Handwörterbuch der Naturwissenschaften.

Zehnter Band.

Handwörterbuch der Naturwissenschaften

Herausgegeben von

Prof. Dr. E. Korschelt-Marburg (Zoologie)
Prof. Dr. G. Linck-Jena (Mineralogie und Geologie)
Prof. Dr. F. Oltmanns-Freiburg (Botanik)
Prof. Dr. K. Schaum-Gießen (Chemie)
Prof. Dr. H. Th. Simon-Göttingen (Physik)
Prof. Dr. M. Verworn-Bonn (Physiologie)
Dr. E. Teichmann-Frankfurt a. M. (Hauptredaktion)

Zehnter Band

Transplantation — Zwittergestein

Nachträge. Sachregister

Mit 788 Abbildungen

SEMPER BONIS ARTIBUS

JENA
Verlag von Gustav Fischer
1915

Inhaltsübersicht.

Nur die selbständigen Aufsätze sind hier aufgeführt. Eine Reihe von Verweisungen findet sich innerhalb des Textes und ein Sachregister am Schluß dieses Bandes gibt nähere Auskunft.

T.

(Fortsetzung.)

U.

V.

W.

X.

Y.

Z.

Nachträge.

T.

(Fortsetzung.)

Transplantation.

1. Begriff. 2. Arten der Transplantation. 3. Die Transplantationsfähigkeit in der Tierwelt. 4. Erfolg und Dauerfähigkeit der Transplantation; biochemische Differenz. 5. Verhalten der Komponenten: a) Erhaltung der Artcharaktere bei heteroplastischen Transplantationen. b) Beeinflussung der Form und Struktur der Komponenten. c) Aenderung der Polarität durch die Transplantation. d) Beeinflussung der äußeren Geschlechtsmerkmale durch Transplantation der Keimdrüsen. 6. Embryonale Transplantation. 7. Transplantation ganzer Organismen. 8. Explantation. 9. Chirurgische Transplantation am Menschen.

1. Begriff. Transplantation ist die Verpflanzung eines Körperteils an eine andere Stelle desselben oder eines anderen Organismus. Der Begriff ist von der pflanzlichen Pfropfung (greffe, grafting) abgeleitet. Bleibt bei der Operation der zu verpflanzende Körperteil durch einen Stiel (Brücke) mit seinem Ursprung verbunden, so spricht man von „Plastik" und unterscheidet diese Art der Verpflanzung von der „freien Transplantation", bei welcher die Loslösung des Transplantats vollständig ist. „Replantation" ist die Wiedereinsetzung eines abgelösten Teiles an seinen alten Platz. „Explantation" ist die Uebertragung lebender Gewebsstückchen in ein Medium, welches das Fortleben des explantierten Gewebes ermöglicht.

2. Arten der Transplantation. Nach dem Material nennt man nach Giard die Transplantation autoplastisch, wenn Teilstücke desselben Individuums vereinigt werden, homoioplastisch bei Vereinigung von Teilstücken verschiedener Individuen derselben Art, heteroplastisch bei Uebertragung von Teilstücken zweier Individuen verschiedener Art, alloplastisch (Marchand) bei Verwendung leblosen Materials (Elfenbein, Fett).

3. Die Transplantationsfähigkeit in der Tierwelt. Nach unserer jetzigen Einsicht ist die Fähigkeit zur Transplantation, wie die zur Regeneration eine allgemein verbreitete Eigenschaft der Tiere und gleicht auch darin der Regeneration, daß sie im allgemeinen leichter und günstiger verläuft bei tiefer stehenden und jüngeren Tieren, als bei den höher organisierten und älteren Individuen. Das erklärt sich leicht aus der Beobachtung, daß jede Transplantation regenerative Vorgänge erfordert, wenn sie Erfolg haben soll.

Schon bei Protozoen wurde eine Wiedervereinigung künstlich durch Deckglasdruck hergestellter Teilstücke von Prowazek (1901) an Glaucoma beobachtet; eine solche Vereinigung schwamm noch nach 24 Minuten lebhaft herum, starb aber nach etwa 30 Minuten ab. Nach einer Mitteilung von B. Hatschek gelang in seinem Institut in Prag die Vereinigung von Teilstücken einer Pelomyxa. Verworn vollzog bei dem Radiolar Thalassicolla nucleata die Transplantation

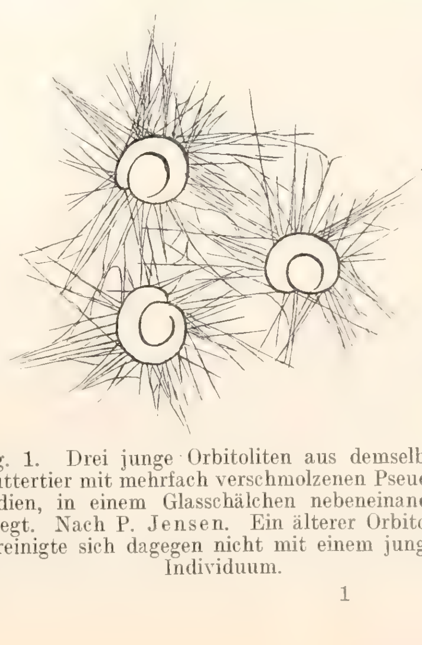


Fig. 1. Drei junge Orbitoliten aus demselben Muttertier mit mehrfach verschmolzenen Pseudopodien, in einem Glasschälchen nebeneinander gelegt. Nach P. Jensen. Ein älterer Orbitolit vereinigte sich dagegen nicht mit einem jungen Individuum.

isolierter Zentralkapseln in kapsellose Massen anderer Individuen (1892) und P. Jensen beobachtete die Verschmelzung junger Orbitoliten mit ihren Weichkörpern (1896).

Unter den Coelenteraten ist Hydra durch die ältesten Transplantationsversuche bekannt geworden, indem Trembley die



Fig. 2 bis 4. Transplantation an Hydra.
Fig. 2. Autoplastische Vereinigung einer zerschnittenen und bei v wieder zusammengeheilten Hydra fusca, auf einer Borste, 3 Stunden nach der Operation.
Fig. 3. Homoioplastische Vereinigung der Teilstücke a und b zweier Hydra fusca, die in c in normaler Richtung verwachsen sind; d ist der Teil des Mundrandes von b, der nicht mit dem Mundrand von a verwachsen ist.
Fig. 4. Heteroplastische Vereinigung einer Hydra grisea (g) mit einer Hydra fusca: b umgebildetes Fußstück, a umgebildete Tentakeln. Nach G. Wetzel.

Vereinigung des vorderen Teilstücks eines Individuums von Hydra fusca mit einem Hinterstück eines anderen Individuums derselben Art ausführte (1744).

Von Würmern sind Planarien (T. H. Morgan) und Anneliden (Korschelt, Joest, Rabes, Leypoldt) zu wichtigen Transplantationsstudien verwandt worden. Natürliche Verwachsungen kommen nach Giard bei Ascidien vor, auch lassen sich künstliche Pfropfungen an ihnen leicht herstellen (1896).

Bei Echinodermen wurden Transplantationen von Przibram an dem Haarstern Antedon ausgeführt, indem er die Scheibe vom Kelch ablöste und auf ein anderes Individuum derselben Art, aber einer anderen Farbenvarietät, übertrug; dabei war eine annähernd richtige Orientierung nötig, weil sonst die Scheibe abgeworfen und neu hergestellt wurde (1901 S. 339).

Merkwürdig sind die Transplantationen an Schmetterlingspuppen, die von H. E. Crampton (1900) so ausgeführt wurden, daß er die Teilstücke mit den

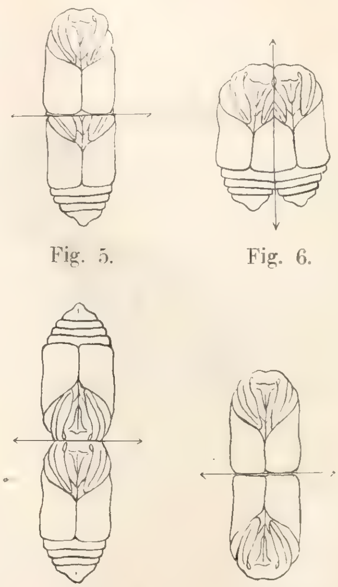


Fig. 5. Fig. 6. Fig. 7. Fig. 8.

Fig. 5 bis 8. Transplantationen an Schmetterlingspuppen verschiedener Arten. Fig. 5. Heteroplastische „Tandem"-Vereinigung zwischen Samia cecropia (vorn) und Callosamia promethea (hinten). Fig. 6. Seitliche Vereinigung zweier Puppen. Fig. 7. Orale Vereinigung. Fig. 8. Aborale Vereinigung durch homoioplastische Transplantation zweier Puppen von Philosamia cynthia. Nach H. E. Crampton, Arch. f. Entw.-Mech. 9 1900.

Wundflächen genau aneinanderfügte und die Wundstellen mit geschmolzenem Paraffin von nicht mehr als 50° C überstrich. Es gelangen seitliche Vereinigungen, „Tandem"-Vereinigungen mit ungleichnamigen Polen, Vereinigung der oralen und aboralen Pole. Unter günstigen Umständen vollzog sich die Verschmelzung eines Vorder- und Hinterstückes so gut, daß an dem metamorphosierten Schmetterling die Verbindungsstelle nicht mehr zu sehen war.

Unter den Wirbeltieren sind die Amphibien, besonders ihre Larven, durch ihre

große Regenerationsfähigkeit auch zu Transplantationsversuchen außerordentlich geeignet. Grundlegend waren die Versuche von G. Born (1894) über Verwachsungsversuche mit Amphibienlarven und von M. Nußbaum über Transplantation von Keimdrüsen bei Amphibien (1906).

Eine Transplantation bei Reptilien führte H. Poll (1905) aus, indem es ihm gelang, nach Verpflanzung der Nebenniere eine Fortzüchtung des Markes mit seinen phäochromen oder chrombraunen Zellen sympathischen Ursprungs zu erzielen.



Fig. 9.



Fig. 10.

Fig. 9. Janusartige Gehirnvereinigung zweier Larven von Rana esculenta.

Fig. 10. Hinterstück einer Larve von Rana esculenta mit dem Bauch einer zweiten zur Verwachsung gebracht. Nach G. Born.

Transplantationsversuche bei Vögeln (Hühnchen) wurden von Florence Peebles (1910) angestellt. Die fortgenommene Beinknospe kann auf den proximalen Teil des Flügels und die Flügelknospe auf den proximalen Teil des Beines aufgepfropft werden, ohne den Embryo, der in feuchter Kammer bei Brüttemperatur weitergezüchtet wird, dauernd zu verletzen. Die transplantierten Extremitätenknospen entwickelten sich am neuen Standort zu einem Teil dieses Gliedes. Das ist auffallend, weil sonst die Organe solchen Stadiums sich durch Selbstdifferenzierung nach ihrer Spezietät ausbilden.

4. Erfolg und Dauerfähigkeit der Transplantation. Zahllose Experimente haben gelehrt, daß der Erfolg der Transplantation von bestimmten Bedingungen abhängig ist. Diese sind geeignete Ernährung und genügend rascher funktioneller Reizanschluß (W. Roux); zur richtigen Ernährung ist ferner die biochemische Uebereinstimmung (A. Oppel) erforderlich. Demgemäß kann man nach dem Erfolge die Transplantation einteilen in:

I. Implantation = funktionelle Transplantation, bei welcher das Implantat einheilt und unmittelbaren funktionellen Anschluß gewinnt (W. Roux 1895).

II. Interplantation = funktionelle Substitution, bei welcher das Implantat allmählich durch körpereigenes Gewebe ersetzt wird und nur mittelbaren funktionellen Anschluß erreicht (A. Oppel 1910).

Das Zusammentreffen günstiger Bedingungen für den Erfolg der Transplantation ist — abgesehen von der Organisationshöhe der Tiere — ganz allgemein abhängig von ihrem Lebensalter.

Was das Lebensalter anbetrifft, so unterscheidet man zweckmäßig mit W. Roux vier kausale Hauptperioden der Ontogenese.

W. Roux unterscheidet erstens die embryonale Periode der vererbten selbständigen Anlagen; drittens die Periode funktionellen Reizlebens; zweitens die dazwischen liegende Periode doppelten ursächlichen Bestimmtseins durch vererbte besondere Gestaltungsfaktoren und durch die gestaltende Nebenwirkung der Funktion; viertens die Periode der normalen, also von Erkrankung freien Senileszenz, des Seniums, die zur Atrophie und zum Tode führt.

In diesen Perioden ist die Möglichkeit der Vereinigung körper- und artfremder Gewebe verschieden groß: in der ersten am größten; abnehmend in der zweiten und dritten, allmählich aufhörend in der vierten Periode. In der ersten und vielfach auch in der zweiten Periode finden sich die günstigen Bedingungen zur Transplantation nicht nur in den Organismen selbst, also bei Autotransplantation, sondern auch in anderen Tieren derselben Art, d. h. bei Homoiotransplantation, und sogar in Tieren anderer Arten und Gattungen, also bei Heterotransplantation (A. Oppel). Beispiele dafür liefern die Verbindungen zwischen Amphibienlarven oder Teilstücken derselben, die G. Born, Th. Morgan, Spemann, Harrison und

Braus ausführten. In der dritten Periode dagegen, also bei erwachsenen Tieren, kommen Dauererfolge mit Erhaltung des Transplantats nach den vielen Erfahrungen der Chirurgen an Säugern und am Menschen nur noch bei Autotransplantation vor. Tieferstehende (wirbellose) Tiere liefern auch in dieser Periode insofern günstigere Objekte, als bei ihnen auch homoioplastische Transplantationen gelingen, wie Korschelts Versuche an Würmern beweisen.

Die eigentliche Ursache für das verschiedene Verhalten der Unterlage zum Transplantat ist schon durch die Erfahrungen der Botaniker beim Pfropfen aufgeklärt worden. H. Vöchting unterschied die Verbindungen von Reis und Grundstock als harmonische und disharmonische, je nachdem es zu einer einheitlich funktionierenden Individualität kommt oder nicht. Er hatte angenommen, daß bei dem schlechten Erfolg einer disharmonischen Pfropfung ein vergiftender Einfluß des Reises vorläge. Bei tierischen Transplantationen machen wir ähnliche Erfahrungen. Denn die geeignete Ernährung des Transplantats, also seine Erhaltung ist unter Voraussetzung gleicher äußerer Umstände abhängig von einer bestimmten Uebereinstimmung in der Konstitution des Plasmas, die von O. Hertwig und G. Born als „vegetative Affinität" (1894), von A. Oppel als „biochemische Uebereinstimmung" (1910) bezeichnet wird und deren Fehlen als „biochemische Differenz" (Borst und Enderlen 1909) die Erfolge der Transplantation beeinträchtigt. Im allgemeinen wird die biochemische Uebereinstimmung durch den Grad der Verwandtschaft bestimmt. Darauf weisen schon Beobachtungen an Protozoen (Max Schultze, P. Jensen u. a.) hin: Die Pseudopodien eines und desselben Individuums (Polythalamien) haben in hohem Maße die Fähigkeit untereinander protoplasmatisch zu verschmelzen, während diejenigen verschiedener Individuen derselben Art abstoßend aufeinanderwirken, falls sie nicht sehr jung sind. Individuen verschiedener Arten aber, z. B. eines Orbitolites und einer Amphistegina, zeigen bei Berührung ihrer Pseudopodien trotz und neben der Abstoßung auch eine Anziehung und gelegentlich Verschmelzung der beiderlei protoplasmatischen Substanz, also eine Art Kampf, der vielleicht auf Nahrungserwerb und -aufnahme hinzielt (P. Jensen 1896 S. 194).

Wir haben hier die Grundlagen für die analogen Erscheinungen im höher differenzierten Organismus, da z. B. die Blutkörperchen eines Tieres in dem Serum eines artverschiedenen aufgelöst werden, nicht aber in dem Serum eines Tieres gleicher Art.

Die Tatsache der „biochemischen Differenz" hat Beziehung zur Lehre von der Immunität (G. Schöne, 1912), so daß für das Versagen körperfremder Transplantationen drei Faktoren in Frage kommen können: a) Erschwerung der Ernährung; b) gegenseitige primäre toxische Schädigung und c) immunisatorische oder anaphylaktische (überempfindliche) Reaktion. Ob die drei Faktoren ganz isoliert voneinander wirken, ist fraglich. Die Immunreaktionen sind anzusehen als Schutzvorrichtungen des hochdifferenzierten Organismus; sie treten auf als Hämolyse, Zytolyse, Agglutination und Präcipitation und beruhen auf der Bildung von „Antikörpern", mit welchen der lebende Organismus auf die Einverleibung nicht nur von Bakterien und ihren Produkten, sondern von körperfremden Stoffen pflanzlicher oder tierischer Herkunft in den weitesten Grenzen antwortet (H. Sachs in Oppenheimer's Handbuch der Biochemie 1912).

Den Einfluß der Verwandtschaft und die Abweisung körperfremder Gewebe bei der Transplantation beweisen sehr deutlich folgende Beobachtungen.

Bei den Transplantationen, welche G. Born an jungen Amphibienlarven vornahm, erwies sich die vegetative Affinität zwischen embryonalen Teilstücken, welche Angehörigen zweier verschiedener, aber nahe verwandter Arten entstammten (Rana fusca, arvalis und esculenta), als ziemlich ebenso groß, wie die zwischen den Teilstücken artgleichen Komponenten. Bei Gattungsverschiedenheit (Rana esculenta und Bombinator igneus) erschien zwar die Affinität „primär" kaum geringer, da die Verwachsung leicht eintrat; später aber gingen alle Zusammensetzungen zwischen Rana esculenta und Bombinator igneus zugrunde, obgleich dieselben gefressen hatten und sich sicher schon ein Blutaustausch hergestellt hatte.

Eine autoplastische Vereinigung von Teilstücken eines und desselben Wurmes (Allolobophora terrestris) unter Drehung des einen Teilstückes um 180° lebte mehrere Jahre, Vereinigungen von Teilen des Regenwurmes bis zu 10 Jahren; auch eine homoioplastische Vereinigung von Teilstücken zweier Individuen derselben Art (Allolobophora terrestris und Lumbricus herculeus) lebte mehrere Jahre. Schwieriger aber war es Teilstücke verschiedener Arten zu vereinigen und am Leben zu erhalten (Korschelt 1898). Bei Versuchen über Transplantation von Hautlappen bei Ratten und Mäusen von Schöne (1912) gelangen außer Autotransplantationen am besten Homoiotransplantationen bei jungen gleichgeschlechtlichen Geschwistern; Heterotransplantationen hatten keinen dauernden Erfolg. Noch schlagender tritt der Einfluß der Verwandtschaft hervor in den Experimenten

11

12

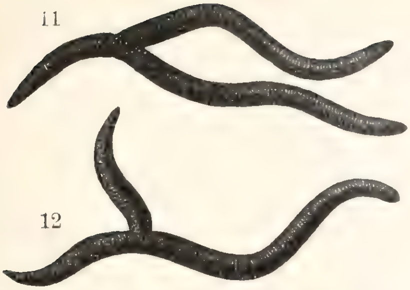


Fig. 11. Homoplastische Transplantation (bei Lumbricus rubellus) eines Schwanzstückes, so daß ein doppelschwänziger Wurm entstand. Das Seitenstück entbehrt der ersten 20 Segmente. Dorsale Ansicht. Natürliche Größe.
Fig. 12. Homoplastische Transplantation eines Vorderstückes eines Lumbricus rubellus, so daß ein doppelköpfiges Tier entstand. Dorsale Ansicht. Natürliche Größe. Beide Figuren nach E. Joest.

von Leo Loeb und Addison (1909): Transplantierte Hautstücke des Meerschweinchens wuchsen am besten nach Autotransplantation, nächstdem nach Homoiotransplantation, am ungünstigsten bei Heterotransplantation und zwar mit Abnahme der Verwandtschaft immer ungünstiger, wie an der Reihe: Meerschweinchen, Kaninchen, Hund, Taube, Frosch erprobt wurde.

Wie fein die Unterschiede im Aufbau des lebendigen Eiweißmoleküls sein müssen, lehren Versuche von H. Braus an der Unke (Bombinator igneus) mit dem Ergebnis, daß eine wichtige biochemische Differenz zwischen embryonalen und ausgewachsenen Körperelementen in Individuen derselben Species besteht (1906). Auf solche feinen Unterschiede weisen auch die Erfahrungen hin, daß das Schicksal transplantierter Gewebe weitgehend von der Natur des Organs abhängt, auf das sie transplantiert werden, so daß z. B. Ovarialgewebe im Hoden viel besser wächst, als in irgendeinem anderen Organ (Stockard 1911).

5. Verhalten der Komponenten. Im allgemeinen gilt für tierische und pflanzliche Objekte die Regel, daß Unterlage und Transplantat das Bestreben haben, ihre Eigenart zu bewahren. Gewisse Beeinflussungen der Komponenten aufeinander sind aber durch die innige Vereinigung möglich und unumgänglich. Grundlegend waren hier vor allem die Untersuchungen Vöchtings über die Wechselbeziehungen zwischen Reis und Grundstock. Er fand ernährungskorrelative und infektiöse Einflüsse, nicht aber differenzierende Wechselwirkungen. So treten z. B. Individuen der Sonnenblume (Helianthus annuus) und des Topinambur (Helianthus tuberosus) nach der Pfropfung zu wohl gedeihenden Lebensgemeinschaften zusammen. Jeder Teil übernimmt die ihm zugewiesene Rolle im Haushalt des Ganzen, mag man ihn als Reis oder als Grundstock verwenden. Beide aber bewahren in der Verbindung ihre spezifische Natur, keine erfährt von der anderen einen ihren Artcharakter verändernden Einfluß. Dagegen wird eine Beeinflussung der Komponenten in bezug auf Struktur, Polarität und Geschlechtsmerkmale beobachtet (E. Korschelt, 1908) und soll an einigen Beispielen erläutert werden.

5a) Erhaltung der Artcharaktere bei heteroplastischen Transplantationen. Bei den Verwachsungsversuchen von G. Wetzel an Hydra ließen sich Individuen der beiden Arten Hydra grisea mit Hydra fusca ohne Schwierigkeit verbinden, während zwischen Teilstücken von Hydra fusca und viridis die Vereinigung nicht so leicht und nur auf kurze Zeit (etwa 3 Tage) gelang und zwischen Stücken von Hydra grisea und Hydra viridis nicht einmal eine vorübergehende Verklebung erzielt wurde. Versuche von C. W. Hargitt, Fl. Peebles u. a. Teilstücke verschiedener Arten von anderen Hydroidpolypen (Eudendrium, Pennaria, Tubularia u. a.) zu vereinigen, führten nur zu einer losen Verbindung ohne Aenderung der Artmerkmale. So konnten z. B. zwei Individuen derselben oder verschiedener Kolonien von Hydractinia zu dauernder Vereinigung aufeinander gepfropft werden, aber der eine Komponent übte auf den anderen keinen Einfluß (Florence Peebles 1900).

Dasselbe Ergebnis hatten die von Korschelt, Joest, Leypoldt, Rabes und Ruttloff vorgenommenen Transplantationen zwischen verschiedenen Arten von Lumbriciden. Die Vereinigungen gelangen zwar und konnten zum Teil bis zu $^3/_4$ Jahren am Leben erhalten werden, aber irgendwelche Veränderung in den Artmerkmalen der vereinigten Teilstücke konnte dabei nicht wahrgenommen werden, selbst wenn nur kleine Stücke der Haut auf den abweichend gefärbten Körper einer anderen Regenwurmart übertragen wurden. Solche Stücke können allmählich resorbiert werden, wobei an Stelle des kontinuierlich gefärbten Hautstückes kleine Pigmentflecke auftreten, die immer heller werden und schließlich ganz verschwinden. Unentwickeltes Gewebe, also Hautstücke von Regeneraten und Hautstücke aus der Region des noch nicht entwickelten Clitellum entwickelt sich in einer fremden Region in der ihm zukommenden Weise, also durch Selbstdifferenzierung im Sinne von W. Roux (Leypoldt 1910).

Nach diesen Erfahrungen verstehen wir, daß bei höheren Tieren die Komponenten

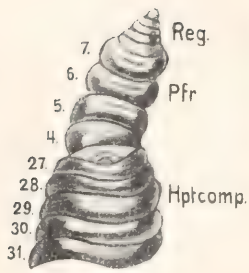


Fig. 13.

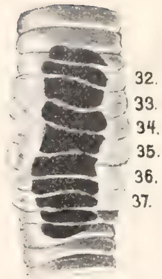


Fig. 14.

Fig. 13. Regeneration eines Kopfes an der aboralen Wundfläche des Pfropfstückes unter Ueberwindung der Polarität. Seitliche Ansicht. Nach C. Ruttloff.

Fig. 14. Heteroplastische Transplantation eines gewöhnlichen Hautstückes eines Lumbricus rubellus in das Clitellum (verdickter Hautring an den Mündungen der Geschlechtsorgane) eines Lumbricus terrestris. Das Transplantat behielt in der gänzlich fremdartigen Umgebung seine Eigenart. Nach H. Leypoldt.

einer artfremden Vereinigung mit noch größerer Zähigkeit an ihrer Spezietät festhalten. R. G. Harrison und T. H. Morgan transplantierten als Ersatz eines amputierten Schwanzendes einer Rana sylvatica das abweichend gefärbte Schwanzstück einer anderen Art (Rana palustris) und beobachteten nach Anlage eines Schnittes durch die beiden Teilstücke, daß jedes Stück nachher spezifisch regenerierte, daß also eine Beeinflussung der Artcharaktere nicht stattfand. Born betont, daß bei reinen Verwachsungsversuchen das Hinzutreten der heterogensten neuen Nachbarschaften, ja die innigste organische Verbindung mit denselben keinen korrelativ ändernden Einfluß auf die Entwickelung der zusammengefügten Teile ausübt, und Harrison erhielt aus Teilstücken einer Rana virescens mit einer Rana palustris ein Tier, welches nach der Operation 143 Tage lebte, aber bis zu seinem Ende, 17 Tage nach der Metamorphose, die spezifische Entwickelung der Komponenten aufwies.

Das Ausbleiben einer wirklichen Verschmelzung artfremder Komponenten kann sich zu einem Kampf zwischen beiden steigern, in welchem das Transplantat entweder ganz abgestoßen oder allmählich aufgesogen und durch körpereigenes Gewebe der Unterlage ersetzt wird. Darüber belehren uns die vielen Transplantationen an Säugern und am Menschen, die weiter unten berührt werden.

5b) Beeinflussung der Form und Struktur der Komponenten. Während bei einfach organisierten und jugendlichen Individuen, wie wir sahen, sehr umfangreiche Teilstücke transplantiert werden können und ihre Eigenart im wesentlichen behalten, können an kleineren Transplantaten Aenderungen der Form und Struktur eintreten, die verschiedene Ursachen haben und sich verschieden äußern.

So kann z. B. eine auf der Funktion der Unterlage beruhende Regulation des Transplantats eintreten. Kleine Körperstücke verschiedener Regionen von Planarien



Fig. 15.



Fig. 16.

Fig. 15 und 16. Hand eines 6jährigen Knaben mit operierter Spina ventosa (Auftreibung durch tuberkulöse Osteomyelitis) der Grundphalanx des Mittelfingers; Ersatz durch ein Periostknochenstück. Operiert von W. Müller. Fig. 15. Röntgenbild, 26 Tage nach der Operation (Supinationsstellung). Fig. 16. Röntgenbild 2 Jahre nach der Operation (Pronationsstellung). Annäherung des Transplantats an die Form der normalen Phalanx durch funktionelle Anpassung. Nach C. Timann.

heilen am angeschnittenen Vorderende ein und werden völlig in den Körper einbezogen, so daß der Kopf zum Teil vom großen, zum Teil vom kleinen Komponenten gebildet wird (L. V. Morgan). Sogar bei Transplantationen von Gewebsstücken des Menschen ist eine solche Regulation durch die Funktion beobachtet worden, wie Figuren 15, 16 mit beigefügter Erläuterung beweisen (W. Müller).

Auch sonst kommen Beeinflussungen der Struktur des Transplantats zur Beobachtung, bei welchen sich der Körper das eingesetzte Stück möglichst anzupassen und funktionell brauchbar zu machen sucht. Das gelingt schwer oder gar nicht bei Uebertragung auf eine andersartige Grundlage, z. B. bei Transplantationen der Schilddrüse in das Peritoneum, die Milz oder das Knochenmark, der Hoden und Ovarien an eine andere Stelle des Peritoneums, der Nieren an die Gefäße des Halses oder der Leistengegend, der Knochen in Muskeln oder Peritoneum (Garrè). Obgleich in manchen Fällen dieser Art die Funktion des Transplantats auf längere Zeit wiederhergestellt wurde, blieb doch ein Dauererfolg aus oder war zweifelhaft. Am günstigsten sind die Ergebnisse bei Autotransplantation, zweifelhaft bei Homotransplantation und negativ bei Heterotransplantation.

Findet die Uebertragung auf eine gleichartige Unterlage statt, so kann durch Beeinflussung von der Unterlage aus das Transplantat allmählich umgeformt und dauernd brauchbar werden. Bekannte Beispiele dieser Art sind die Transplantationen der Haut der Cornea, der Knochen, der Ovarien und anderer Organe. Bei homoplastischer Arterientransplantation wird z. B. die Wundheilung von den körpereigenen Arterien ausgeführt, während das fremde Gefäßstück langsam aufgelöst und durch körpereigenes Gewebe ersetzt wird (Borst und Enderlen, 1909). Beispiele solcher Beeinflussung liefern auch die Transplantationen von Hautstücken. So wurden Hautstückchen des Weißen auf dem Neger allmählich dunkel, des Negers auf dem Weißen hell (Karg, 1888). Von geblendeten auf ungeblendete Bartgrundeln (Nemachilus barbatula) transplantierte Hautstücke bleiben lange unveränderts, schließlich aber, besonders bei sehenden Tieren mit Haut von geblendeten tritt Einwanderung von schwarzem Pigment aus dem Nachbargewebe und Resorption des Transplantats ein (S. Sécerov, 1912).

Umgekehrt gibt es nun auch eine Beeinflussung der Unterlage durch das Transplantat; sie ist in manchen Fällen sicher, in anderen wahrscheinlich. Akute Vergiftungserscheinungen des Wirts stellen sich nach artfremder Bluttransfusion ein. Die Resorption körperfremder Gewebe, z. B. von Leber, Blut usw. kann tödlich wirken (G. Schöne, 1912, S. 73). Wenn nach einer Beobachtung von Schöne Mäuse, auf welchen ein großer körperfremder Hautlappen abstirbt, nicht selten zugrunde gehen, so fragt es sich allerdings, ob die Resorption des lebenden oder des abgestorbenen Gewebes die Ursache ist. Sicher aber kann in manchen Fällen die Einpflanzung eines Organes den Körper günstig beeinflussen oder gar vor dem Tode bewahren. Das gilt z. B. von der Einpflanzung einer Schilddrüse oder einer Nebenniere in das subkutane Gewebe, die Milz usw. bei Tieren, denen die Schilddrüse oder die Nebennieren vorher entfernt waren. Wenn es sich dabei auch lediglich um ein Experiment instructionis causa handelt, so beweist der Erfolg doch den Einfluß des Transplantats auf die Unterlage. Auch bei Transplantationen embryonaler Teile sind Beeinflussungen bekannt geworden. Bei der Vereinigung eines Vorderstückes von Rana sylvatica mit einem Hinterstück von Rana palustris wurde die, eine Reihe von Hautsinnesorganen darstellende, Seitenlinie des dunkeln Vorderstückes allmählich auf das helle Hinterstück verschoben (Fig. 21 und 22).

Wurde das Vorderstück kleiner genommen, so trat der gleiche Erfolg ein, so daß also in diesem Falle der größere Hauptkomponent durch das kleinere Pfropfstück beeinflußt wurde (Harrison). Nach Einpflanzung junger Gliedmaßenknospen bei Bombinatorlarven fand H. Braus, daß das Nervensystem des Wirts eine Verbindung mit den Nerven der implantierten Extremität herstellte, und eine künstlich nervenlos gemachte Gliedmaßenknospe einer Froschlarve, die auf eine normale, d. h. nervenführende Unterlage verpflanzt wurde, erhielt Nerven von der Unterlage (Harrison).

Eine Beeinflussung der Komponenten untereinander macht sich nach Korschelt auch geltend, wenn durch die Transplantation die Komponenten zu einer Regeneration veranlaßt werden, wie sie ihnen sonst nicht eigen ist. Das tritt am schlagendsten hervor, wenn die Körperteile in umgekehrter Lage transplantiert wurden, so daß sie der „Polarität“, d. h. dem Gerichtetsein der Teile, entgegenarbeiten mußten.

5c) Aenderung der Polarität durch die Transplantation. Bei niederen Tieren können Teile des Körpers in umgekehrter Richtung wahrscheinlich dauernd funktionierend einem anderen Organismus eingepflanzt werden, so daß die ursprünglich vorhandene Polarität umgekehrt wird. Vereinigt man z. B. zwei Vorderenden von Hydra

mit den aboralen Polen und schneidet dann das vorderste Stück (Kopf) des einen Komponenten direkt unter dem Tentakelkranz ab, so kann sich hier eine neue Fußscheibe bilden; es kann also ein neues vollständiges Tier entstehen. Ebenso kann ein vollständiges Tier entstehen, wenn zwei Hinterenden mit den oralen Wundflächen vereinigt und nach der Verwachsung beide Stücke in der Nähe der Vereinigungsstelle abgeschnitten werden; es kann dann am einen Ende ein Kopf, am anderen ein Fuß entstehen (Wetzel, Peebles, King). Koelitz konnte zwei Hydren einer Art in entgegengesetzter Orientierung dauernd vereinigen (1910). Bei Transplantationen an Würmern wurden ähnliche Ergebnisse erzielt. Ruttloff vereinigte z. B. die oralen Enden zweier nicht geschlechtsreifer Würmer (Helodrilus longus) in der Weise, daß dem Hauptstück 26 vordere Segmente abgetrennt wurden, während das Pfropfstück aus den Segmenten 4 bis 7 des zweiten Tieres bestand (Fig. 13). An der freien Wundfläche des Pfropfstückes bildete sich nun ein Kopf, dessen mikroskopische Untersuchung ergab, daß der Oesophagus des Pfropfstückes kontinuierlich in den Darm des Hauptstückes überging; es hatte also tatsächlich eine vollständige Ueberwindung der Polarität stattgefunden (Ruttloff 1908 S. 21 bis 24). Da es sich bei diesem Experiment um Bildung eines Kopfes am aboralen Pol handelt, so liegt eine „Heteromorphose" (J. Loeb) vor, bei dessen Entstehung wahrscheinlich Reizwirkungen von den einzelnen Organsystemen (Muskulatur, Nervensystem, Gefäßen, Darmkanal usw.) des Hauptstückes die Organbildung des Pfropfstückes beeinflußten (E. Korschelt 1908 S. 470).

Eine ähnliche Ueberwindung der Polarität wurde auch nach Transplantation von Körperstücken einer Froschlarve auf eine andere (Harrison und T. H. Morgan) und sogar bei Transplantation an erwachsenen Amphibien (Spelerpes ruber, Diemyctylus viridescens) beobachtet. Denn als T. H. Morgan ein Stück des Femur vom Salamander umgekehrt in eine Hauttasche des zentralen Femurstumpfes einpflanzte, bildete das proximale, vorher distale Ende des Pfröpflings eine neue Tibia, Fibula, Tarsalia und Phalangen, nicht aber ein Femur und Becken (1908).

5d) Beeinflussung der äußeren Geschlechtsmerkmale durch Transplantation der Keimdrüsen. Durch Transplantationsversuche an Wirbellosen und Wirbeltieren wurde die Beziehung der sekundären (extragenitalen) Geschlechtscharaktere zu den primären (essentialen), d. h. im wesentlichen den Keimdrüsen studiert. J. Meisenheimer entnahm Schmetterlingsraupen, besonders des Schwammspinners (Ocneria dispar), die noch kleinen unentwickelten Keimdrüsen und brachte sie in eine Raupe des anderen Geschlechts an Stelle der ihr entnommenen eigenen Keimdrüsen. Die Uebertragung gelang zwar bei beiden Geschlechtern, indessen war die Verpflanzung der Eierstöcke in den Körper des Männchens günstiger, da sie ohne Störung sich hier weiter entwickelten. Auch traten sie mit den unterdessen zur Ausbildung gelangten Ausführungsapparaten, bestehend aus Samenleitern, Anhangsdrüsen, unpaarem Ausführungsgang und Begattungsapparat, in Verbindung, ohne daß freilich dieser Weg für die in Menge produzierten Eier benutzbar war. Obgleich nun bei der weiteren Entwickelung der Raupe zur Puppe und zum Schmetterling die Ovarien sich keineswegs zurückbildeten, sondern im wesentlichen sich normal entwickelten, ließ sich ein Einfluß auf die Ausbildung der äußeren Geschlechtsmerkmale nicht feststellen (1909, 1912). Versuche von Kopeć bestätigten dieses Ergebnis (1911).

Dagegen ergaben Versuche von M. Nußbaum, Harms, Meyns, Steinach und J. Meisenheimer, daß durch Kastration bei männlichen Fröschen die Daumenschwielen zur Rückbildung gebracht, aber durch neu dem Körper eingefügte Hodensubstanz zu erneuter Ausbildung angeregt werden können. Diese Wirkung beruht auf einem chemischen Einfluß des Hodensaftes (E. Pflüger), der nicht allein von normalen, lebenden Hoden, sondern auch von der überlebenden, aus dem Zusammenhang mit Gefäßen und Nerven gelösten Hodensubstanz ausgeht (M. Nußbaum 1909). Merkwürdig ist nun die Tatsache, daß dieser Einfluß auf die Brunstorgane nicht nur durch die Substanz des Hodens, sondern — freilich in schwächerem Maße — auch durch die Ovarialsubstanz bewirkt wird (Meisenheimer, Steinach). Eine Wirkung des Hodensaftes auf die sekundären Geschlechtsorgane wurde auch bei anderen Tieren (Ratten, Steinach; Tritonen, Bresca) festgestellt. Nach diesen Versuchen ist also anzunehmen, daß die Abhängigkeit des Geschlechtsapparates von den spezifischen Geschlechtsdrüsen bei Wirbeltieren erheblich größer ist, als bei Wirbellosen.

In diesem Zusammenhange sei noch darauf aufmerksam gemacht, daß auch das befruchtete Ei oder der Embryo einen Reizstoff bildet, der als „Hormon" einen spezifischen chemischen Reiz auf ein sekundäres Geschlechtsmerkmal, die Mammae, ausübt. Wenn nämlich Extrakte von Kaninchenembryonen in die Bauchhöhle von noch nicht gedeckten Kaninchen injiziert werden, so wachsen die Mammae, und bei Kaninchen, die

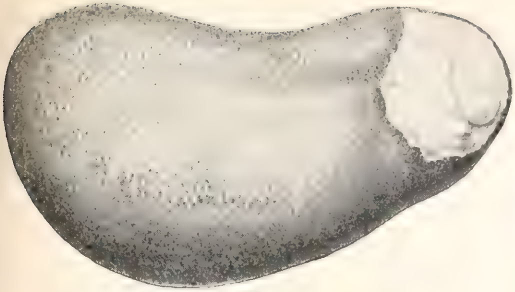


Fig. 17.



Fig. 18.

Fig. 17. Junge Larve von Bombinator igneus, Haut über der Augenanlage abgehoben.
Fig. 18. Junge Larve von Rana esculenta, Haut über der Augenanlage durch Bauchhaut (dunkel) ersetzt. Nach H. Spemann. Unter der transplantierten Bauchhaut liegt der Augenbecher. Da trotzdem die Bauchhaut keine Linse bildet, so folgt daraus, daß entweder keine linsenbildenden Reize vom Augenbecher ausgegangen sind, oder daß die Bauchhaut nicht imstande war, darauf zu reagieren.

schon geworfen haben, tritt Absonderung von Milch ein (Lane-Claypon und Starling 1906). Schon Ribbert hatte (1898) beobachtet, daß eine an das Ohr eines wenige Tage alten Meerschweinchens transplantierte Mamma Milch bildete, als das Tier Junge geworfen hatte. Da die veränderte Lage, die modifizierte Ernährung und das Fehlen des Nerveneinflusses keine Störung der Funktion bedingten, so wurde hier die vom Uterus ausgehende Anregung nur durch den Blutstrom vermittelt.

6. Embryonale Transplantation. Eine Transplantation embryonaler Körperteile wurde zuerst von G. Born (1897), später von Harrison, T. H. Morgan, H. Spemann, Lewis, H. Braus u. a. an Keimen und Larven von Amphibien ausgeführt. Diese Methode, die neuerdings besonders von H. Spemann durch Operation mit feinsten Glasnadeln vervollkommnet wurde, hat zu wichtigen Aufschlüssen über die morphogene Leistung embryonaler Teile geführt und wird von H. Braus systematisch zur Lösung morphologischer Probleme angewandt. Lewis, Spemann, Bell, Le Cron, Stockard, Uhlenhuth u. a. transplantierten Augenanlagen bei jungen Amphibienlarven und untersuchten das Verhalten der Augen am neuen Standort und den Einfluß der Augenblase auf die Bildung der Linse. Durch diese Untersuchungen haben wir erfahren, daß bei einer Anzahl von Wirbeltieren bestimmte Zellen der Haut imstande sind, ohne den Einfluß eines Augenbechers eine Linse zu bilden, während

Fig. 19. Embryo von Rana esculenta, bei welchem rechts ein rechteckiger Lappen der Deckschicht abgelöst und dorsalwärts zurückgeschlagen wurde. Dadurch wurde die tiefe Epidermisschicht und das Hörgrübchen mit Ductus endolymphaticus freigelegt. Das Hörgrübchen wurde aus dem Zusammenhang der Epidermis gelöst und 180° um eine schräg transversale Achse gedreht. 3½ Stunden nach der Operation. Den Erfolg der Verlagerung zeigt ein Querschnitt durch denselben konservierten Embryo in Fig. 20. Vergr. 100 ×. Das verlagerte Labyrinthbläschen liegt im Bilde links und ist um 180° gedreht, so daß der Ductus endolymphaticus nach unten gerichtet ist, während er in normaler Lage nach oben schaut (im Bilde rechts). Nach H. Spemann.



Fig. 19.

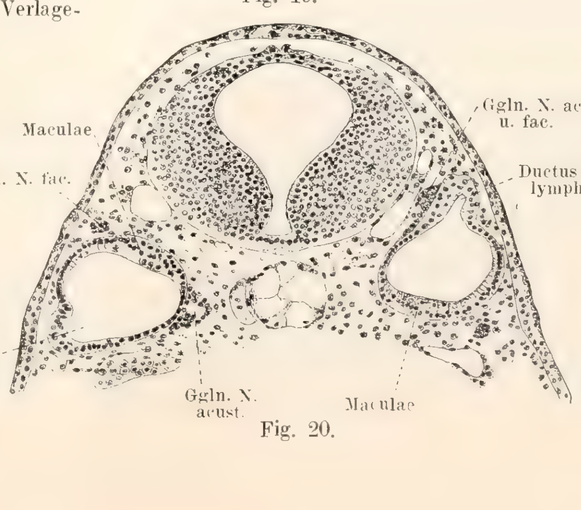


Fig. 20.

bei anderen Tieren der Augenbecher die Fähigkeit hat, Epidermiszellen, welche sonst nie eine Linse bilden würden, durch eine Einwirkung irgendwelcher Art dazu zu veranlassen (H. Spemann 1912). — Auch zur Lösung physiologischer Probleme läßt sich die embryonale Transplantation verwenden. Als Organ der Orientierung im Raum betrachtet man die drei Bogengänge des häutigen Labyrinths. Als nun H. Spemann das Hörbläschen junger Froschlarven herausnahm und in umgekehrter Lage wieder zur Einheilung brachte, zeigte sich nach einiger Zeit, daß die Larve nicht in normaler Weise zu schwimmen vermochte, sondern sich überschlug, Manegebewegungen machte, auf dem Rücken liegen blieb, kurz, in ihrem Orientierungsvermögen in charakteristischer Weise geschädigt war. Die Untersuchung auf Schnitten lehrte, daß das Labyrinth tatsächlich abnorm, z. B. umgekehrt gelagert war (Fig. 19 und 20). Die

Harrison benutzte die embryonale Transplantation zur Beantwortung wichtiger Fragen der Nervenlehre. So fand er, daß die Anlage der Seitenlinie bei Amphibienlarven im Kopf entsteht und erst später die entfernten Gegenden des Körpers durch Wanderung in der „normalen Wachstumsbahn" erreicht, wobei das Spezifische ihrer Entwickelung ihrem hochgradigen Selbstdifferenzierungsvermögen im Sinne von W. Roux zuzuschreiben ist (1904 S. 141ff.; vgl. Fig. 21 und 22). Zur Entscheidung der Frage, ob die Nervenfasern von den Ganglienzellen auswachsen oder stückweise von den Zellen der Schwannschen Scheide gebildet werden, schnitt er bei jungen Froschlarven die Ganglienleiste weg und vereinigte je zwei Larven mit den Wundrändern (Fig. 23 und 24), so daß sie mit der Rückenseite verwuchsen. Diese Doppellarven wuchsen ohne Spinalnerven und wie sich ergab ohne Scheidenzellen auf, da der Ursprung derselben eben-

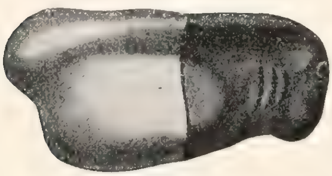


Fig. 21.

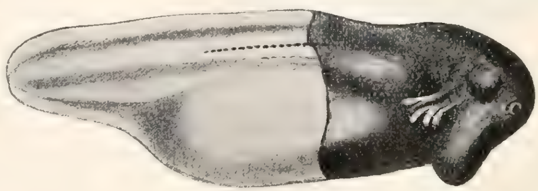


Fig. 22.

Fig. 21. Vereinigung von Rana sylvatica (vorn) mit Rana palustris (hinten). Ver. × 19. 2 Stunden nach der Heilung.

Fig. 22. Dieselbe Vereinigung nach 26 Stunden. Die Haut des Vorderstückes hat sich am Rücken etwas über das Hinterstück verschoben. Der dunkle Strich geht vom dunklen Vorderteil aus und ist die Anlage der Seitenlinie. Nach Harrison.

abweichenden Ergebnisse der Versuche von G. L. Streeter, der ebenfalls das embryonale Labyrinthbläschen bei Amphibienlarven umkehrte und darauf ein fast normales und normal orientiertes Labyrinth fand, wurden durch H. Spemanns weitere Untersuchungen dahin aufgeklärt, daß in Streeters Versuchen das verlagerte Hörbläschen in keinem Falle die vom Experimentator beabsichtigte Orientierung beibehalten hatte, sondern immer in seine normale Lage zurückgeglitten war. Das wichtigste Ergebnis seiner Versuche sieht Spemann darin, daß im Hörgrübchen die Anlagen für die Hauptteile des häutigen Labyrinths virtuell enthalten und der Selbstdifferenzierung fähig sind, ohne differenzierende Wechselwirkungen zwischen diesen Anlagen und ohne Einfluß der Umgebung. — Durch die Reinplantation umgedrehter Hirnteile bei Amphibienembryonen ermittelte Spemann weiter, daß die Wachstumsverhältnisse der einzelnen Hirnteile und die Augenanlagen schon in der offenen Medullarplatte bestimmt sind.



Fig. 23.



Fig. 24.

Fig. 23. Froschembryo von 2,7 mm Länge, welchem die Ganglienleiste in der Linie ab weggeschnitten war. Zwei so operierte Embryonen wurden vereinigt und lieferten das Bild in Fig. 24. Diesem Doppelembryo fehlten die Zellen der Schwannschen Scheide und die Spinalganglien. Nach Roß G. Harrison.

falls in der Ganglienleiste liegt. Es wurden nur motorische Spinalnerven aus den Ganglienzellen der Vordersäulen des Rückenmarks, aber ohne irgendwelche Zellen der Schwannschen Scheide, geliefert. So war bewiesen, daß die Quelle der Scheidenzellen für motorische und sensible Fasern in der Ganglienleiste liegt und daß diese Zellen unwesentlich sind für die Bildung des Achsenzylinders.

Die Transplantationen von H. Braus lieferten ebenfalls wichtige Ergebnisse der experimentellen Morphologie. Die Anlage einer vorderen oder hinteren Extremität konnte bei Larven der Feuerkröte (Bombinator igneus) an eine beliebige ortsfremde Körperstelle verpflanzt werden und entwickelte sich entsprechend ihrer Eigenart, als wenn sie an der normalen Stelle verblieben wäre. So gelang es Braus frei auf den Kopf transplantierte Knospen vorderer Extremitäten aufzuziehen, und der italienische Forscher Bianchi, der nach derselben Methode experimentierte, konnte in der Peribranchialhöhle die Knospen hinterer Gliedmaßen Wurzel fassen lassen. Solche Pfropfungen sind so lebenskräftig, daß sie superregenerative Bildungen erzeugen können, wie sie von Barfurth und Tornier an Amphibienextremitäten experimentell hervorgerufen wurden. So kann aus der transplantierten Gliedmaßenknospe nach Braus' Beobachtungen eine zweite Gliedmaße hervorsprossen, welche sich ganz gleich, aber spiegelbildlich zu ihr verhält. Sehr beachtenswert ist dabei der Befund, daß die transplantierte Anlage Nerven enthält, während die akzessorische Gliedmaße ganz nervenlos ist. Eine verpflanzte Schultergürtelanlage entwickelt sich trotz abnormer Nachbarschaft wie sonst. Innerhalb einer frühen Periode der Entwickelung des Vorderbeins kann sich aus verschieden großen, aus der Anlage des Schultergürtels exzidierten Stückchen je ein ganzer, wohl proportionierter Schultergürtel entwickeln, dessen Gesamtgröße entsprechend geringer ist. Die Schultergürtelanlage ist also ein harmonisch-äquipotentielles Restitutionssystem im Sinne von H. Driesch. Die Selbständigkeit des restituierenden Schultergürtelmaterials äußert sich auch in spiegelbildlichen Verdoppelungen oder Mehrfachbildungen der transplantierten Extremitäten.



Fig. 25. Larve von Bombinator igneus. Der Kopf trägt links eine überzählige Gliedmaße, welche sich aus einer frei hierher transplantierten Knospe der vorderen Extremität einer anderen Larve derselben Art entwickelt hat. Nach H. Braus.

Die embryonale Transplantation ist ferner angewandt worden zum Studium schwieriger Probleme der allgemeinen Pathologie, z. B. der Geschwulstbildung. Die alte Virchow-Cohnheimsche Lehre, daß Geschwülste aus Zellen oder Zellkomplexen entstehen können, die in embryonaler Zeit aus dem organischen Zusammenhange losgelöst werden, wurde von H. Ribbert wieder aufgenommen und dahin erweitert, daß die Loslösung solcher Gewebsteile auch in postembryonaler Zeit erfolgen kann. So hat man versucht experimentell Geschwülste zu erzeugen durch Implantation oder Injektion embryonaler Gewebsteile in den Organismus eines anderen Tieres. Ebenso ist die Transplantation bösartiger Tumoren ausgeführt worden. Ein näheres Eingehen auf dieses große Gebiet ist hier nicht möglich, ich verweise deshalb auf die zusammenfassenden Erörterungen von H. Ribbert, Orth, Marchand, Lubarsch, E. Schwalbe, R. Hertwig, v. Hansemann, O. Hertwig und Poll, Beneke u. a.

Durch Transplantation am Embryo ist auch der Situs viscerum inversus experimentell erzielt worden (Spemann, K. Preßler). Durch Umdrehung eines kleinen Stückes im Dach der Vorderdarmanlage bei Froschlarven läßt sich der ganze Situs viscerum invertieren.

7. Transplantation ganzer Organismen. Als modifizierte Transplantation eines ganzen Embryo ist das interessante Experiment von W. Heape anzusehen, der bei Angorakaninchen 24 bis 32 Stunden nach der Befruchtung die im zwei- bis vierteiligen Furchungsstadium befindlichen Eier aus dem Eileiter entnahm und in den Eileiter eines anderen Kaninchens von einer anderen Rasse übertrug. Die Keime entwickelten sich zu echten Angorakaninchen, ohne daß die Adoptivmutter irgendeinen Einfluß auf sie ausgeübt hätte.

Die Transplantation von Echinococcuskeimen gelang Hosemann beim Kaninchen auf dreifachem Wege: durch Verpflanzung von Stücken der Hydatidenmembran, durch

Verimpfung von Tochterblasen und Injektion von „Hydatidensand", d. h. von Brutkapseln und Skolices, die in Echinokokkenflüssigkeit aufgeschwemmt wurden.

Die Transplantation der Keimzellen (Ovarien) ist auch bei höheren Tieren mit dem Erfolge ausgeführt worden, daß die Zellen wenigstens lange Zeit erhalten blieben (Knauer, Gregorieff, Ribbert, W. Schultz).

Als Transplantation von Keimstoffen kann man mit Kammerer jede Bastardierung ansehen, wie sie neuerdings zu Vererbungsstudien vielfach angewandt werden. W. Harms vertauschte die Geschlechtsregion zweier Regenwurmarten durch Transplantation und befruchtete die Versuchstiere mit einem normalen Exemplar seiner Art. Es entstanden Bastarde mit intermediären Charakteren; sie waren aber nicht besonders entwickelungsfähig und gingen vor der Geschlechtsreife zugrunde. Eine Beeinflussung der Keimzellen von der Nährmutter aus fand wahrscheinlich nicht statt.

Im übrigen ergaben die Gonadentransplantationen bei Hennen (Guthrie, Davenport), Kaninchen (Magnus), Meerschweinchen (Castle), Mäusen (Poll), Ciona intestinalis (T. H. Morgan) noch kein einheitliches Resultat, da einige Experimentatoren einen Einfluß der Nährmutter auf die transplantierten Keimzellen wahrnahmen, andere nicht. Kammerer meint, daß seine Ovarientransplantationen an Tritonen vielleicht zur Aufklärung der Widersprüche dienen können, da eine Beeinflussung des transplantierten Ovariums durch das Soma der Tragamme nur dann stattfand, wenn die Tragamme keiner alten Naturrasse angehörte (1911).

Eine echte Totaltransplantation mit nachfolgender Verschmelzung von Embryonen wird gelegentlich von der Natur selber oder durch den Eingriff eines Experimentators hervorgerufen. Das fanden z. B. Sala und Zur Strassen bei der Verschmelzung von einzelnen Ascariseiern zu Riesenbildungen, die Zur Strassen (1906) in seiner Untersuchung über die T-Riesen von Ascaris beschrieb. Die Verschmelzung mehrerer Blastulae zu einer großen Larve war schon von Metschnikoff beobachtet worden. C. Herbst sah in seinen Salzkulturen von Echinideneiern das Verschmelzen von Lithionlarven und armlosen Pluteis, und bei Sphaerechinus beobachtete T. H. Morgan die Verschmelzung von Blastulae. Experimentell gelang es dann H. Driesch (1900) die Vereinigung zweier Echinidenblastulae zu einem Individuum dadurch herbeizuführen, daß er die durch Schütteln membranlos gewordenen Eier nach dem Vorgange von Herbst in alkalisch gemachtes kalkfreies Seewasser brachte. Die zwei zu einer Großbildung verschmolzenen Keime entwickelten sich zu Larven, die unter Wahrung der Proportionen sich nur durch ihre erheblichere Größe von normalen Larven unterschieden; diese Größe beruhte auf der doppelten Zahl von Zellen in den einzelnen Organen. In der Regel verschmolzen also zwei Individualitäten zu einer, aber es kamen auch Fälle vor, in denen ein Individuum prädominierte.

In jüngster Zeit sind nun auch Totaltransplantationen ganzer erwachsener Organismen ausgeführt worden. Sauerbruch und Heyde vereinigten zwei Kaninchen desselben Wurfs, desselben Geschlechts und von jugendlichem Alter so, daß die Bauchhöhlen beider Tiere in Verbindung gebracht wurden; es entstand auf diese Weise eine „Parabiose". Nach doppelseitiger Nierenexstirpation übernahmen die Nieren des anderen kompensatorisch die Funktion für beide bis zu einem gewissen Grade. Bei Unterbindung einer Dünndarmschlinge bei dem einen Tiere zeigte das andere starke Temperatursteigerung, die Sauerbruch auf Resorption zurückführt. Es kommt vor, daß von zwei so vereinigten Tieren das eine verkümmert, während das andere sich kräftig entwickelt; wahrscheinlich nimmt dieses Tier dem anderen Nahrungsstoffe weg.

Ueber eine Totaltransplantation zweier bunter Ratten in der beschriebenen Weise berichten G. Schöne (s. Fig. 26), Leischner



Fig. 26. Zwei bunte Ratten in Parabiose. Bauchhöhlen in Kommunikation. Der linken Ratte sind die Nieren exstirpiert worden. Nach Schöne.

und Köhler. In diesem letzteren Falle hatte die Exstirpation der Epithelkörperchen eines der beiden Tiere bei solchen parabiotischen Ratten keine Tetanie im Gefolge, woraus wohl auf eine Gemeinsamkeit der Körpersäfte geschlossen werden darf. Enderlen erzielte bei seinen parabiotischen Hunden direkten Blutaustausch durch Vereinigung der Karotiden und Venae jugulares beider Tiere. Indessen ließ sich die Parabiose nicht länger als 3 Tage aufrecht erhalten und die transplantierten Nieren, die bei den Tieren gegenseitig vertauscht wurden, verfielen der Nekrose (1910). In Versuchen Morpurgos an jungen parabiotischen Ratten wurde nach Entnierung des einen Partners kompensatorische Nierenhypertrophie des anderen Partners beobachtet, aber der entnierte Partner verfiel trotzdem einer langsam fortschreitenden Kachexie.

8. Explantation. Als „Explantation" bezeichnet W. Roux (1905 S. 54) die Methode, bei welcher Gewebsteile und Organe dem Körper entnommen und zur Beobachtung der Gestaltungsvorgänge in ein indifferentes Medium übertragen werden. So hatte schon Max Schultze (1865) das Verhalten lebender Blutkörperchen außerhalb des Organismus mit Hilfe des heizbaren Objekttisches unter dem Mikroskop studiert. W. Roux entdeckte bei seinen kausalanalytischen Studien isolierter in filtriertem Hühnereiweiß fortlebender Blastomeren des braunen Grasfrosches den Cytotropismus der Furchungszellen (1893). Harrison, Burrows, Braus u. a. untersuchten die Entwickelung isolierter embryonaler Gewebsteile in Lymphe usw., z. B. der Nervenfaser aus der Ganglienzelle (Fig. 27 und 28). Alexis Carrel züchtete mit Burrows und Ruth (1910) die Gewebe erwachsener Säugetiere und maligner Geschwülste in Blutplasma oder Serum, Ringerlösung usw., am besten in Plasma aus dem Blut desselben oder eines anderen Tieres. Kleine Gewebsstückchen werden auf dem Objektträger ausgebreitet, mit schnell gerinnendem Plasma bedeckt und im Brütofen bei 37 bis 39° C gezüchtet; größere Kulturen werden in Uhrschälchen mit Plasma gebracht. So gelang die Zucht von Teilen der Schilddrüse, der Milz, von Ganglienzellen (Fig. 29), von Sarcomen usw. A. Oppel beobachtete an Präparaten dieser Art aktive Epithelbewegung, Bildung von Mitosen u. a. (1911 bis 1912). — Eine Mittelstufe zwischen Transplantation und Explantation bildet nach A. Oppel die „Replantation", bei welcher Gewebsstücke dem Organismus entnommen und später demselben oder einem anderen Individuum wieder eingepflanzt werden. Diese Versuche ergaben eine „Vita propria" solcher Gewebsstücke (Wentscher, Morpurgo, A. Henle u. a.), indem sie unter günstigen Umständen (in indifferenten Medien, im Eisschrank) wochenlang sich so konservierten, daß sie bei Transplantation anheilten. Die Replantation von Zähnen


27


28


29

Fig. 27. Isolierte Ganglienzelle mit verästeltem Nervenfortsatz aus dem Branchial-Sinnesorgan eines Froschembryo. An der Ganglienzelle liegt eine kleine Zelle, die mit einer benachbarten durch einen Protoplasmafortsatz verbunden ist. Präparat in Lymphe. Nach R. G. Harrison.

Fig. 28. Sukzessives Auswachsen (2 Stadien) eines Neuriten aus der Ganglienzelle am lebenden Objekt in koaguliertem Plasma (Deckglaskultur) beobachtet. Bei E ein rotes Blutkörperchen aus dem Plasma des Versuchstieres (Bombinator igneus). Nach H. Braus.

Fig. 29. Ganglienzelle mit Achsenzylinder. Nach Alexis Carrel.

gelingt nach Reinmöllers Methode ohne Schwierigkeit (1910). Vgl. hierzu den Artikel „Explantation".

9. **Chirurgische Transplantation zu Heilzwecken.** Die Transplantation zu chirurgischen Zwecken ist im Grunde nur ein Notbehelf zum Ersatz der fehlenden oder ungenügenden Regeneration. Wenn der Mensch ein verlorenes Glied so leicht regenerierte wie ein Triton, so wäre die schwierige Transplantation eines ganzen Röhrenknochens oder eines Gelenkes unnötig. Auch die Bedeckung von Wundflächen mit transplantierten Epidermis- oder Hautstücken hat ja lediglich den Zweck, die zu langsame und unzulängliche Regeneration zu unterstützen. Die Transplantation verläuft am günstigsten, wo die Regeneration leicht und kräftig einsetzt: bei jugendlichen Individuen mit energischem Wachstum und bei Geweben mit bleibender Matrix, z. B. Epidermis, Knochen. Dieser gute Verlauf setzt, wie im Eingange dargetan wurde, gute Ernährung und baldige Ausübung der Funktion voraus, ohne die ein Gewebe der Involution verfällt. Deshalb gelingt die Ueberpflanzung eines Organs mit bloß „innerer" Sekretion, z. B. der Schilddrüse, verhältnismäßig leicht, die eines sehr anspruchsvollen Organs mit „innerer" und „äußerer" Sekretion, z. B. des Hodens, sehr schwer, die der Niere mit „Exkretion" nur bei Wiederherstellung des Kreislaufs und Abfluß des Exkrets. Da die Gefäßnaht und die Herstellung des Kreislaufs (Gluck und Murphy, Garrè, Stich, Makkas, Dowmann, Capelle, Carrel und Guthrie u. a.) die beste Garantie für gute Ernährung liefert, so hat sie für die Transplantation große Erfolge geschaffen.

Auf richtiger Ernährung beruht wohl auch der Erfolg der Autotransplantation, während die Homoiotransplantation zweifelhafte, die Heterotransplantation in der Regel gar keine dauernden Erfolge hat. Indessen werden Homo- und Heterotransplantation in der Praxis auch dann vielfach geübt werden, wenn das transplantierte Gewebe allmählich resorbiert und von der Nachbarschaft oder der mitverpflanzten Matrix aus ersetzt wird. Denn auch eine Transplantation dieser Art und sogar eine alloplastische Einpflanzung von Elfenbein, Paraffin, Fett usw. kann dem Organismus über kritische Lagen allerlei Art hinweghelfen.

Eine Uebersicht über die wichtigsten Leistungen dieser Transplantation findet man bei Marchand, Garrè, Korschelt, Barfurth, E. Lexer, Heller, G. Schöne u. a. Hier können nur einige Beispiele mitgeteilt werden. Die ersten Transplantationen beim Menschen fanden wohl Anwendung bei den Versuchen, abgeschnittene Körperteile (Nasen, Finger) wieder anzuheilen (15. und 16. Jahrhundert); später bildete sich die Methode plastischer Operationen, namentlich an der Nase, aus. Allgemeiner bekannt wurde die Methode durch die Hauttransplantationen von J. Reverdin (1869) und Thiersch (1886). Der ursprüngliche Enthusiasmus, der große Wunden durch heteroplastische Ueberpflanzungen von Hautstücken z. B. sogar vom Frosch auf den Menschen (A. Reverdin) bedecken wollte, hielt den Erfahrungen nicht stand: die fremden Hautstücke dienen nur als schützende Decke für die sich bildenden Granulationen, werden aber nachher als Fremdkörper abgestoßen; die Heilung erfolgt von den Wundrändern und dem Wundboden aus durch Regeneration (Beresowsky, Garrè). — Auch die heteroplastische Transplantation der Hornhaut des Auges z. B. von Meerschweinchen auf Kaninchen gelingt nicht, weil die Elemente des Transplantats durch einwandernde Zellen der Kaninchenhornhaut ersetzt werden (Ribbert 1904). Besser waren die Resultate bei homoioplastischer Verpflanzung von einem Menschen auf den anderen (Fuchs, Zirm), obgleich auch hierbei im günstigsten Falle die verlagerte Hornhaut nicht unverändert einheilt (Salzer 1908); auch ist in den günstigsten Fällen nicht auf ein normales Sehvermögen zu rechnen wegen der Ungleichmäßigkeit des sich bildenden Epithelüberzuges (W. Löhlein 1910). — Auch an anderen Schleimhäuten wurde erfolgreich transplantiert. Raehlmann transplantierte autoplastisch Lippenschleimhaut auf die intermarginale Fläche der Augenlidränder (1898). Credé heilte die Stenosis vaginae durch Einnähen eines Hautlappens von den großen Schamlippen, Küstner durch Transplantation eines Stückes frisch operierter menschlicher Dünndarmschleimhaut (1890). Defekte der Harnröhre werden ersetzt durch Vaginalschleimhaut und Stücke der Vena saphena (A. Becker). Die Transplantation von Hautstücken wird verwertet bei der Thoracoplastik, bei welcher Haut mit der Wundfläche auf das viscerale Blatt der Pleura oder auf die Lunge (Küttner, Sauerbruch) oder bei Dekortikation des Herzens auf das viscerale Pericardium gelegt wird (A. Henle). In geeigneten Fällen wurden Hautlappen in ihrer ganzen Dicke mit Drüsen und Haaren nach Krauses Methode übertragen und heilen auf Wundflächen mit guter Gefäßversorgung an, z. B. zur Neubildung von Augenbrauen und zum Ersatz verlorener Schädelhaut. — Auch kann die Haut mit anhaftendem Knorpel oder Knochen überpflanzt werden. Eine auf der Mensur abgeschlagene Nasenspitze kann von einem

flinken Paukarzt bei richtiger Asepsis wieder angesetzt und angeheilt werden; das untere Augenlid ist mehrfach durch ein Stück des Ohrläppchens ersetzt worden. Haut in Verbindung mit Knochen wird in den Haut-Periost-Knochenlappen nach einer von Franz König ersonnenen Methode verpflanzt, wobei auch eine „Verschiebung von Knochenstücken" (J. Wolff) angewendet werden kann. Periostknochenlappen wurden neuerdings von Fritz König (1908) zur Sicherung unsicherer Nahtstellen als Lötmaterial verwandt.

Eine früher nicht zu ahnende Bedeutung hat die Transplantation von Knochen in der Chirurgie erlangt. Es gelingt unschwer, bei Tier und Mensch aus dem Verbande getrennte Knochenstücke an ihrem Ursprungsorte, oder in einem anderen Defekte des lebenden Skeletts wieder einzuheilen und zu knöcherner Vereinigung mit dem betreffenden Skelettknochen zu bringen. Während nun toter Knochen und lebendfrischer Knochen ohne Periost nach der Transplantation resorbiert wird (Barth), heilt der lebendfrische mit Periost bekleidete Knochen nach der Verpflanzung ein und verwächst knöchern, wobei es keinen großen Unterschied macht, ob der Knochen von demselben Menschen stammt oder von einem anderen. Das Periost bleibt am Leben, der Knochen stirbt ab, wird resorbiert und in demselben Maße vom Periost aus durch neugebildeten ersetzt (Kausch 1909). Autotransplantation liefert in solchen Fällen die schnellste und reichste Knochenbildung; bei homoioplastischer Transplantation lebte das verpflanzte Stück in der Mehrzahl der Fälle weiter, aber nicht immer, und bei Heterotransplantationen waren die Ergebnisse ungünstig (Axhausen 1909). In günstigen Fällen kann also ein Knochentransplantat in Verbindung mit seiner Matrix, dem Periost, dauernd weiterleben, denn die stattfindende Resorption und Neubildung von Knochensubstanz entspricht lediglich dem physiologischen Verhalten des normalen Knochens in Abhängigkeit vom Periost und der übrigen Nachbarschaft. So gelang nicht nur die Transplantation ganzer Röhrenknochen, sondern auch ganzer Gelenke (Lexer 1909). Hierbei verwandte Lexer zum Ersatz eines kranken Kniegelenks das resezierte Kniegelenk frisch amputierter Beine, während H. Küttner zweimal das obere Femurende mit dem Hüftgelenkkopf und einmal das obere Tibiastück mit Gelenkfläche aus der Leiche erfolgreich auf den Lebenden transplantierte (1911). Nach den Erfahrungen Enderlens an überpflanzten Kniegelenken wird der transplantierte Knochen nekrotisch, dient aber als Stütze und wird allmählich durch lebenden Knochen ersetzt (1911).

Knorpeltransplantationen haben sich auch bei Homoioplastik zur Einlagerung eingesunkener Stellen des Gesichts bewährt. Einen nach Oberkieferbruch gesunkenen Bulbus hat zur Beseitigung von Doppelbildern A. Henle nach Unterschieben von Rippenknorpel, Perthes von Knochen gehoben. Auch Fetttransplantation ist zur Unterpolsterung eingesunkener Stellen geeignet. Muskeln sind selbst bei Autoplastik unfügsam. Indessen gelang die Transplantation von Streifen des Musculus glutaeus maximus zur Bildung eines Mastdarmschließmuskels mit willkürlichem Afterverschluß (Schoemaker, Frangenheim 1911). Die Einheilung von Muskelsubstanz wurde in Versuchen von Jores durch die Funktion (Kontraktion) begünstigt, als er schwache faradische Ströme zur Reizung verwandte; nach Wrede aber tritt schließlich immer Nekrose und bindegewebiger Ersatz ein (1912). Merkwürdig ist die Beobachtung vieler Chirurgen, daß die in Wunden transplantierte Substanz von Muskeln und Fascien fast augenblicklich die Blutung stillt. Freie Sehnentransplantation wird zur Uebertragung von Muskelfunktionen, an Stelle neuer Sehnen oder zur Ausfüllung von Sehnendefekten angewandt. Frühzeitige Bewegung nach der Wundheilung ist nötig. Zur Transplantation kann die Sehne des Musculus palmaris longus, eine der Sehnen des langen Zehenstreckers usw. verwandt werden. Gefäßtransplantationen sind auf Grund der Gefäßnaht möglich geworden (Borst und Enderlen, 1909). Lexer exzidierte ein arterielles Aneurysma der Asteria poplitea und füllte den Defekt durch ein Stück der Vena saphena des anderen Beines aus.

Von Transplantationen drüsiger Organe ist die Verpflanzung der Schilddrüse unter die Halshaut von Th. Kocher (1883) grundlegend gewesen; später gelang von Eiselsberg (1892) die Transplantation und Einheilung einer Katzenschilddrüse in die Bauchdecke des Tieres. Neuerdings ist die Drüse erfolgreich in das Knochenmark (Serman), in die Milz (E. Payr) usw. eingepflanzt worden. In letzterem Falle wurden die Krankheitserscheinungen eines schwereren Myxödems erheblich gebessert und auch sonst bestanden Transplantationen, z. B. mit Hilfe der Gefäßnaht (Garrè und Stich), die Feuerprobe, indem die Exstirpation dieser Schilddrüse sofort Tetanie und Kachexie hervorrief. Wir wissen durch neuere Experimente, daß der Ausfall der „Epithelkörperchen" (Glandulae parathyreoideae) die Tetanie zur Folge hat.

Andere Drüsen, z. B. die Nebennieren, Thymus, Hypophysis sind zwar zunächst mit gutem Erfolge transplantiert worden,

aber ein Dauererfolg mit Erhaltung der Struktur ist noch nicht gesichert, obgleich bei der Nebenniere (H. Coenen, H. Poll, Christiani, Schmieden, Stilling, von



Fig. 30.

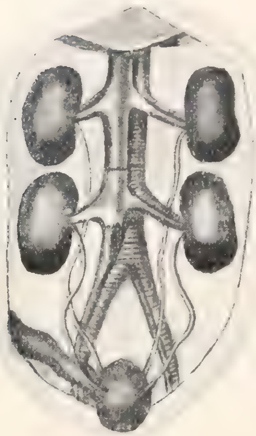


Fig. 31.

Fig. 30. Transplantation eines Venenstückes in eine Arterie; das Venenstück angeschwollen durch den Blutdruck.

Fig. 31. Nieren eines Hundes, darunter transplantierte Nieren eines anderen Hundes. Das Versuchstier lebte 18 Tage. Nach Enderlen und Borst.

Haberer und Stoerk) und bei der Hypophysis (del Conte, Carraro) nach der Transplantation sogar Regenerationserscheinungen auftraten.

Die Transplantation der Niere wurde erst möglich, als die Herstellung des Kreislaufs in derselben durch geeignete Vereinigung der Gefäße gesichert wurde, wie W. Roux für seine „funktionelle Transplantation" vorausgesagt hatte (1895 I. Bd. S. 404 Anm.). Mit Hilfe der Gefäßnaht wurde die Niere von Hunden am Halse, in der Leistengegend, an der Milz usw. mit den Gefäßen dieser Gegend verbunden. Nach autoplastischer Vereinigung der Nierengefäße mit den Milzgefäßen erfreuten sich nach Beobachtungen von Enderlen und Borst (1910) die Tiere (Hunde) guter Gesundheit, bis sie getötet wurden; dagegen ergab die Verpflanzung von Nieren anderer Hunde keine Dauererfolge.

Die Einheilung transplantierter Nervenstücke mit Wiederherstellung der Funktion hielt man nach den ersten Erfolgen für sicher. Aber spätere Untersuchungen ergaben, daß die Restitution nicht etwa dem Wiederzusammenwachsen der durchschnittenen Nervenenden zu verdanken war, sondern daß die Fasern von der zentralen Einpflanzungsstelle her in den eingepflanzten Nerven hineingewachsen waren (Kramer und Gottstein, 1895) und daß die regenerierenden Achsenzylinder die Einpflanzung lediglich wie ein Leitseil benutzen.

Am Magendarmkanal sind Transplantationen aller Art erfolgreich gewesen. Reerink heilte Stücke des Dickdarms von Hunden in die Magenwand ein, Enderlen transplantierte Teile des Netzes auf Defekte des Magens und der Blase; W. v. Brunn deckte Harnblasendefekte mit gestielten Serosa-Muscularislappen aus dem Darm (1904), Fenwick verband nach Resektion der Flexura sigmoidea die beiden Darmstümpfe durch Transplantation eines Dünndarmstückes (1911). Die Einpflanzung des Jejunums in die Magenwand bei Erkrankungen des Duodenums (Gastero-Enterostomose), oder in den Oesophagus am Halse bei Oesophagusstenose mittels antethorakaler Verlagerung (Oesophago-Jejunostomie), die beim Menschen ausgeführt wird, ist zwar keine echte Transplantation, aber doch eine verwandte Operation. Der Wurmfortsatz wurde neuerdings mehrfach homoioplastisch in den hypospadischen Penis als Harnröhre transplantiert, wobei charakteristischerweise die Einheilung nur erfolgte, wenn der Serosaüberzug entfernt und durch Eröffnung zahlreicher kleiner Gefäße eine schnelle Ernährung möglich wurde (Streißler, Lexer 1911).

Bindegewebige Membranen, z. B. Dura mater, Fascien usw., auch das Peritoneum finden neuerdings eine ausgedehnte Verwendung bei Transplantationen aller Art.

Als Transplantation eines flüssigen Gewebes kann die Uebertragung (Transfusion) einer Blutmenge von einem Individuum auf ein anderes angesehen werden. Nach vielen schlechten Erfahrungen wird sie nur noch in schweren Fällen von Anämie in der Regel nur unter nahe verwandten Individuen angewandt (Carrel, Enderlen).

Die Transplantation von Gliedmaßen, die O. Kurz bei Tritonen insofern gelang, als transplantierte Extremitätenteile sich in einer Hauttasche zu ganzen Gliedmaßen regenerierten, ist bei Säugern von Carrel und Guthrie (1906) und von Lexer (1911) versucht worden, hatte aber keinen bleibenden Erfolg.

Literatur. *Da die Literatur über Transplantation außerordentlich groß ist, habe ich nur eine Auswahl der einschlägigen Arbeiten angeben können, die ich der leichteren Uebersicht wegen in alphabetischer Ordnung liefere.* — ***D. Barfurth,***

Regeneration und Involution. Ergebnisse der Anat. u. Entw., Bd. I *bis* XX, *1891 bis 1912.* — **Derselbe**, *Regeneration und Transplantation in der Medizin. Jena 1910.* — **Derselbe**, *Regeneration und Verwandtes. Fortschr. d. naturw. Forschung,* VI. *Bd., 1912.* — **P. Bert**, *De la greffe animale. Paris 1863.* — **G. Born**, *Ueber Verwachsungsversuche mit Amphibienlarven. Archiv f. Entwickelungsmech., Bd.* 4, *1897.* — **M. Borst und E. Enderlen**, *Ueber Transplantation von Gefäßen und ganzen Organen. Deutsche Zeitschr. f. Chir., Bd.* 99, *1909.* — **Dieselben**, *Beiträge zur Gefäßchirurgie und zur Organtransplantation. Münch. mediz. Woch., 1910.* — **H. Braus**, *Pfropfung bei Tieren. Verhandl. des naturhist.-mediz. Vereins Heidelberg, N. F., Bd.* 8, *H. 5, 1908.* — **Derselbe**, *Experimentelle Beiträge zur Morphologie, Bd.* 1, *H. 1 u. 2, 1906; H. 3, 1909.* — **Derselbe**, *Die Entstehung der Nervenbahnen. Ges. Deutsch. Naturf. u. Aerzte. Verh. 1911.* — **A. Carrel**, *Die Kultur der Gewebe außerhalb des Organismus. Berliner klin. Woch., Bd.* 48[2], *1911.* — **H. Cristiani**, *La greffe thyroidienne chez l'homme. La Semaine Medicale, 1904.* — **H. Driesch**, *Studien über das Regulationsvermögen der Organismen. 4. Die Verschmelzung der Individualität bei Echinidenkeimen. Arch. für Entwickelungsmech., Bd.* 10, *1900.* — **Derselbe**, *Neue Versuche über die Entwickelung verschmolzener Echinidenkeime. Arch. für Entwickelungsmech., Bd.* 30, *1910.* — **E. Enderlen**, *Transplantation. Deutsche Med. Woch., 1911.* — **C. Garrè**, *Transplantationen in der Chirurgie. (Vortrag vor der 78. Vers. D. Naturf. u. Aerzte.) Münch. medizin. Woch., Bd.* 41, *1906.* — **M. A. Giard**, *Ya-t-il antagonisme entre la „Greffe" et la „Régénération"? C. rend. Soc. Biol., 10. sér., T. III, 1896.* — **A. J. Goldfarb**, *Studies in the Production of grafted Embryos. Biol. Bulletin, Vol. 24, 1913.* — **G. Ross Harrison**, *Experimentelle Untersuchungen über die Entwickelung der Sinnesorgane der Seitenlinie bei den Amphibien. Arch. f. mikr. Anat., Bd.* 63, *1904.* — **Derselbe**, *Embryonic Transplantation and Development of the nervous System. The Anatomical Record, Vol.* II, *1908.* — **A. P. Hazen**, *The regeneration of a head instead of a tail in an earthworm. Anatom. Anzeiger, Bd.* 16, *1899.* — **Heller**, *Transplantation. Ergebnisse der Chir. und Orthop., Bd.* 1, *1910.* — **O. Hertwig**, *Allgemeine Biologie. Jena 1906.* — **P. Jensen**, *Ueber individuelle physiologische Unterschiede zwischen Zellen. Archiv. f. ges. Physiol., Bd.* LXII, *1896.* — **P. Kammerer**, *Zucht- und Transplantationsversuche über Vererbung körperlich erworbener Eigenschaften bei Tieren und Pflanzen. Verhandl. d. k. k. zool.-bot. Ges. Wien, 1911.* — **H. Kolaczek**, *Ueber freie Transplantation von Peritonaeum. Habilitationsschrift. Tübingen 1912.* — **Fr. König**, *Neue Wege der plastischen Chirurgie (Verlötung und Ueberbrückung). Verhandl. der Deutschen Ges. f. Chir. 40. Kongr. zu Berlin 1911.* — **St. Kopeć**, *Untersuchungen über Kastration und Transplantation bei Schmetterlingen. Archiv f. Entwickelungsmech., Bd.* 33, *1911.* — **E. Korschelt**, *Ueber Regenerations- und Transplantationsversuche an Lumbriciden. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges. Leipzig 1898.* — **Derselbe**, *Regeneration und Transplantation. Jena 1907.* — **Derselbe**, *Beeinflussung der Komponenten bei Transplantation. Medizinisch-naturwissenschaftl. Arch., Bd.* 1, *1908.* — **Oscar Kurz**, *Ueber die Regeneration ganzer Extremitäten aus transplantierten Extremitätenteilen vollentwickelter Tiere. Centralbl. f. Physiol., Bd.* 22, *1908.* — **S. E. Lane-Claypon und E. H. Starling**, *An experimental inquiry into the factors which determine the growth and activity of the mammary glands. Proc. Roy. Soc. 1906, Bd.* 77, *Serie B.* — **E. Lexer**, *Ueber freie Transplantation. Verhandl. d. deutschen Ges. für Chir. 40. Kongr. zu Berlin 1911.* — **H. Leypoldt**, *Transplantationsversuche an Lumbriciden. Arch. f. Entwickelungsmech., Bd.* 31, *1910.* — **F. Marchand**, *Der Prozeß der Wundheilung mit Einschluß der Transplantation. Deutsche Chirurgie, Liefer. 16. Stuttgart 1901.* — **T. H. Morgan**, *Further Experiments on the Regeneration of Tissue composed of Parts of two Species. Biological Bulletin, Vol. II, Nr. 3, 1900.* — **Derselbe**, *Experiments in grafting. The Americ. Naturalist, Vol.* XLII, *1908.* — **M. Nussbaum**, *Ueber die Beziehungen der Keimdrüsen zu den sekundären Geschlechtscharakteren. Arch. ges. Physiol., Vol.* 129, *1909.* — **Derselbe**, *Die experimentelle Morphologie. Leipzig 1911.* — **A. Oppel**, *Ueber die gestaltliche Anpassung der Blutgefäße unter Berücksichtigung der funktionellen Transplantation. Mit einer Originalbeigabe von* **W. Roux** *enthaltend seine Theorie der Gestaltung der Blutgefäße einschließlich des Kollateralkreislaufs. Vorträge und Aufsätze über Entwickelungsmech. H. 10, 1910.* — **Derselbe**, *Kausal-morphologische Zellenstudien. IV. Mitteil. Die Explantation von Säugetiergeweben — ein der Regulation von seiten des Organismus nicht unterworfenes Gestaltungsgeschehen. Arch. f. Entwickelungsmech., Bd.* 34, *1912. V. Mitteil. Die aktive Epithelbewegung, ein Faktor beim Gestaltungs- und Erhaltungsgeschehen. Ebenda, Bd.* 35, *1912.* — **C. Oppenheimer**, *Handbuch der Biochemie des Menschen und der Tiere.* II. *Bd., 1. Hälfte. Biochemie der Zelle. H. Sachs, Antigene und Antikörper.* — **Florence Peebles**, *Experiments in Regeneration and in Grafting of Hydrozoa. Archiv f. Entwickelungsmech., Bd.* 10, *1900.* — **H. Poll**, *Zur Lehre von der Nebennierenverpflanzung. Mediz. Klinik., 1905.* — **S. v. Prowazek**, *Beiträge zur Protoplasmaphysiologie. Biol. Centralbl., Bd.* 21, *1901.* — **H. Przibram**, *Experimentelle Studien über Regeneration. I. Crustaceen, II. Crinoideen. Archiv f. Entwickelungsmech., Bd.* 11, *1901.* — **Derselbe**, *Regeneration. Eine Zusammenfassung der durch Versuche ermittelten Gesetzmäßigkeiten tierischer Wiedererzeugung (Nachwachsen, Umformung, Mißbildung.) Leipzig 1909.* — **O. Rabes**, *Transplantationsversuche an Lumbriciden. Arch. f. Entwickelungsmech., Bd.* 13, *1901.* — **J. Reinmöller**, *Ueber Zahnplantationen. Vortrag im Rostocker Aerzteverein, 1910.* — **H. Ribbert**, *Ueber Veränderungen transplantierter Gewebe. Archiv f. Entwickelungsmech., Bd.* 6, *1897.* — **Derselbe**, *Ueber Transplantation auf Individuen anderer Gattung. Verhandl. Deutsch. pathol. Ges. Breslau 1904.* — **W. Roux**, *Gesammelte Abhandlungen über Entwickelungsmechanik,* 2 *Bände. Leipzig 1895.* — **Derselbe**, *Vorträge und Aufsätze über Entwickelungsmech., H. 1. Die Entwickelungsmechanik, ein neuer Zweig der biologischen Wissenschaft.*

Leipzig 1905. — **C. Ruttloff,** *Transplantationsversuche an Lumbriciden. Inaugural-Dissertation. Marburg 1908.* — **G. Schöne,** *Die heteroplastische und homöoplastische Transplantation. Berlin 1912.* — **W. Schultz,** *Bastardierung und Transplantation. I. Arch. f. Entwickelungsmech., Bd.* 35, *1912.* — **M. Schultze,** *Ueber den Organismus der Polythalamien. Leipzig 1854.* — **E. Schwalbe,** *Die Morphologie der Mißbildungen des Menschen und der Tiere. Jena.* — **H. Spemann,** *Ueber eine neue Methode der embryonalen Transplantation. Verhandl. d. Deutsch. zool. Gesellsch., 1906.* — **Derselbe,** *Zur Entwickelung des Wirbeltierauges. Zool. Jahrb.,* 32. *Bd., 1912.* — **Derselbe,** *Ueber die Entwickelung umgedrehter Hirnteile bei Amphibienembryonen. Zool. Jahrb., Supplement 15, Bd.* 3, *1912.* — **H. Stilling,** *Versuche über Transplantation. Beitr. zur pathol. Anat. u. z. allgem. Pathol.,* 47. *Bd., 1909.* — **Ch. R. Stockard,** *The Fate of Ovarian Tissues when planted on different Organs. Arch. f. Entwickelungsmech., Bd.* 32, *1911.* — **C. Thesing,** *Experimentelle Biologie II. Aus Natur und Geisteswelt,* 337. *Bd. Leipzig 1911.* — **M. Verworn,** *Die physiologische Bedeutung des Zellkerns. Arch. f. ges. Physiol., Bd.* LI, *1891.* — **G. Wetzel,** *Transplantationsversuche mit Hydra. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd.* 45, *1895 und Bd.* 52, *1898.*

D. Barfurth.

Transplantation. Pfropfung. Pfropfbastarde.

1. Definitionen. Die Transplantation (das Pfropfen, Veredeln, früher auch Impfen, Pelzen genannt) ist ganz allgemein die künstlich herbeigeführte Verwachsung von Pflanzenteilen. Sie besteht gewöhnlich darin, daß man von einer Pflanze einen Teil abschneidet und ihn auf einer anderen im Boden wurzelnden Pflanze, die in geeigneter Weise zurechtgeschnitten wurde, zum Anwachsen bringt. Der übertragene Teil heißt das Reis (Edelreis, Pfropfreis, Auge), der tragende die Unterlage (Grundstock, Grundstamm, Wildling).

2. Geschichte des Pfropfens. Welchem Volke die Erfindung des Pfropfens zu verdanken ist, wissen wir nicht; es mögen vielleicht verschiedene Völker unabhängig voneinander zu der Erfindung gekommen sein. Natürlich können nur seßhafte Völker in Betracht kommen. Die Phönizier kannten die Kunst der Veredelung schon, auch die Chinesen haben sie schon vor Jahrtausenden ausgeübt; bei den alten Griechen und Römern stand sie in hoher Blüte. Durch die Römer wurde sie über ganz Europa verbreitet, geriet aber im Mittelalter in Verfall und wurde erst gegen Ende des 18. und im 19. Jahrhundert richtig ausgebaut. Die erste kritische Darstellung gab Thouin. (Einige weitere geschichtliche Angaben finden sich z. B. in dem am Schluß zitierten Werk von Vöchting).

3. Zweck der Transplantation. Das Pfropfen wird in der gärtnerischen Praxis sehr vielfach benutzt und ist vor allem für die Obstbaumzucht eine ganz unentbehrliche und sehr wertvolle Operation geworden. Ihr Hauptzweck ist die Erhaltung und rasche Vermehrung im großen von Nutzpflanzen, vor allem von Obstsorten, die, weil sie Bastarde sind, aus Samen nicht treu kommen, und die aus Stecklingen nur schwer zu erziehen sind. Ferner wird die Pfropfung auf eine andersartige Unterlage dazu benutzt, gewissen Pflanzen das eigene Wurzelsystem durch ein anderes zu ersetzen, das widerstandsfähiger gegen Wurzelschädlinge, Bodenfrost, bestimmte Bodenbestandteile usw. ist. So wird vor allem der Weinstock seit der Einführung der Reblaus aus Nordamerika in den meisten Ländern auf amerikanischen Vitis-Arten als Unterlagen kultiviert, weil deren Wurzeln widerstandsfähig gegen die Reblaus sind, und in Südafrika pfropft man jetzt alle Apfelsorten auf Northern Spy-Apfel als Unterlage, weil diese Sorte immun gegen die Blutlaus ist. Auch verwertet man in gewissen Fällen die Erfahrung, daß manche Reiser auf bestimmten Unterlagen Wachstumsänderungen aufweisen (stärkere oder schwächere Kronenbildung, rascheres Blühen, reichlicheres Fruchten usw.). Endlich können durch die Pfropfung kranke zu beseitigende Aeste durch gesunde ersetzt werden; bei diözischen Gewächsen kann man beide Geschlechter auf demselben Baume vereinigen (geschieht z. B. oft bei Gingko, Pistacia und anderen Pflanzen); bei der Züchtung regelmäßiger Kronenformen, wie sie z. B. dem Spalierobst gern gegeben werden, können störende Lücken durch Einsetzen von Pfropfreisern ausgefüllt werden usw. Es bedarf keiner Erwähnung, daß die Transplantation natürlich auch für zahlreiche wissenschaftliche Untersuchungen eine wertvolle Methode ist.

4. Arten der Transplantation. Es gibt eine sehr große Anzahl von Veredelungsmethoden: Thouin beschrieb im Jahre 1810 ihrer 119, Noisette im Jahre 1826 sogar 137. Alle diese verschiedenen gewöhnlich nach ihrem Erfinder benannten Arten der Transplantation unterscheiden sich vonein-

ander indessen meistens nur durch geringe und unwesentliche Nebenumstände, und für die Praxis ist nur eine beschränkte Anzahl von wirklichem Wert.

Alle die verschiedenen Transplantationsmethoden lassen sich auf drei Hauptarten zurückführen: die Ablaktierung, die Kopulierung und die Okulierung.

Die Ablaktierung ist diejenige Art der Pfropfung, bei der man den als Reis dienenden Pflanzenteil zunächst nicht von der Mutterpflanze abtrennt. Bei der Kopulierung und Okulierung dagegen wird das Reis sofort vollständig von der Mutterpflanze losgelöst, und der Unterschied zwischen den beiden Arten der Pfropfung besteht darin, daß bei der Okulierung das Reis aus einem ganzen Zweig oder einem mit mindestens einer Knospe besetzten Teile eines solchen besteht, während bei der Okulierung im wesentlichen lediglich eine einzige Knospe übertragen wird.

4a) Die Ablaktierung. Für die Ablaktierung ist also charakteristisch, daß das als Reis dienende Stengelstück nicht sofort von dem Mutterstamm abgeschnitten, sondern mit diesem vorerst im Zusammenhang gelassen wird, bis die Verwachsung vollständig oder nahezu vollendet ist. Es ist dabei natürlich gleichgültig, ob die Zweige, die miteinander verwachsen sollen, zwei verschiedenen Individuen angehören oder nur einem einzigen. Da bei der Ablaktierung das Reis zunächst wenigstens fortfährt, seinen Wasserbedarf von seinem Mutterstamm zu beziehen, so ist es hier nicht wie bei den anderen Hauptarten der Veredelung nötig, die älteren Blätter des Reises abzuschneiden; diese Operation würde im Gegenteil zur Folge haben, daß das Anwachsen und die Entwickelung des Reises langsamer vonstatten gingen. Man entfernt daher nur die Blätter, die bei der Ausführung der Operation hinderlich sind. Wichtig ist, daß die Berührungsfläche zwischen Reis und Unterlage nicht zu klein ist, und daß die „Entwöhnung", d. h. die Abtrennung des Reises unterhalb der Veredelungsstelle von seinem Mutterstamm nicht zu früh vorgenommen wird. In manchen Fällen ist es empfehlenswert, die Trennung nach und nach und nicht auf einmal vorzunehmen.

Man wendet, wenn es sich um die Verwachsung zwischen zwei verschiedenen Individuen handelt, die Ablaktierung dann an, wenn die Verwachsung schwierig ist oder nur sehr langsam erfolgt; denn sie ermöglicht es, die Berührungsstellen zwischen Reis und Unterlage sehr lange in engem Kontakt zu halten, ohne daß das Reis abstirbt. Sehr vielfach wird sie, besonders in der Obstbaumzucht, aber auch innerhalb des Verzweigungssystems ein- und derselben Pflanze benutzt. So z. B. zur Ausfüllung von Lücken, wie das Figur 1 veranschaulicht. Ferner

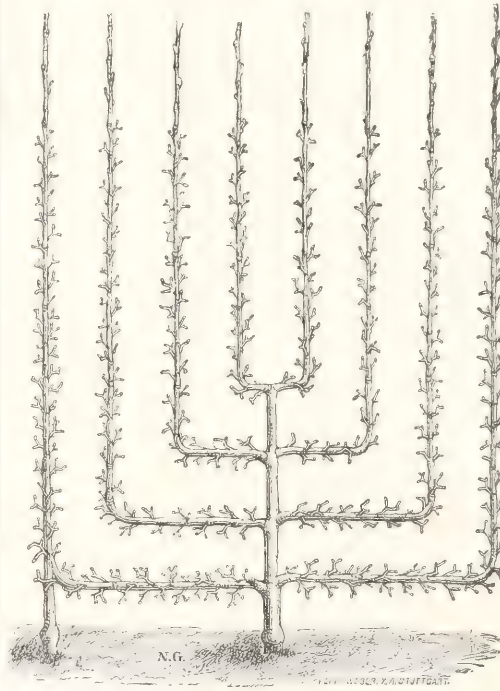


Fig. 1. Ablaktierung eines Astes an einen kräftigen aufrechten Kordon zur Ausfüllung einer Lücke, die durch einen zu schwachen Ast entstanden war. Nach Gaucher.

zur Ueberbrückung erkrankter Stellen (vgl. Fig. 2 und 3). Endlich zur Erzielung besonders großer Früchte, indem man diese durch geeignete Ablaktierung eines Laubtriebes in die Nähe ihrer Anheftungsstelle in besonders gute Ernährungsbedingungen versetzt (vgl. Fig. 4).

4b) Die Kopulierung. Sie ist diejenige Methode der Pfropfung, bei der das Reis aus einem von der Mutterpflanze vollständig losgelösten Zweig oder Zweigstück mit mindestens einer Knospe besteht. Man setzt in der Praxis das Reis meist auf Stengel, in manchen Fällen aber auch auf Wurzeln. Die Kopulation ist die im allgemeinen am meisten verwendete Veredelungsart. Man unterscheidet demgemäß sehr viele Kopulationsarten, von denen wir nur die wichtigsten namhaft machen können. Bei allen Arten der Kopulation ist zu beachten, daß das Reis nicht zu lang geschnitten und mit gar keinen oder nur ganz wenigen Blättern versehen ist, damit es nicht durch die Transpiration zu viel Wasser verliert. Denn dieses kann, solange die Verwachsung nicht geschehen ist, nicht oder nur in ganz unge-

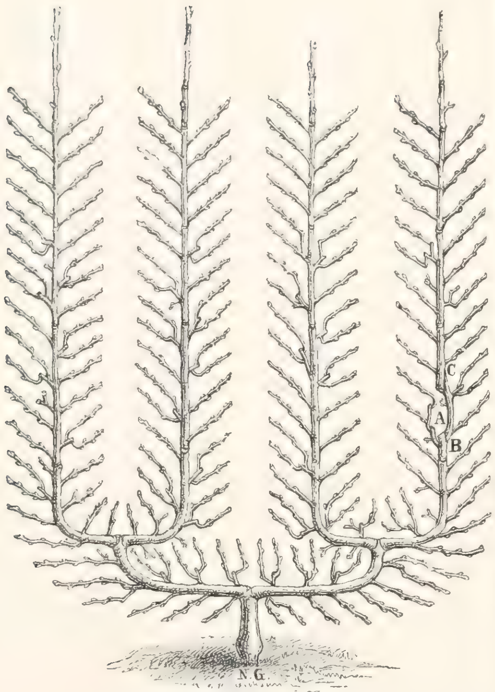


Fig. 2. Pfirsich, doppelte U-form, deren einer Ast bei A Gummifluß bekam. Der obere Teil des Zweiges wurde dadurch gerettet, daß der Zweig B über die herausgeschnittene kranke Stelle nach C ablaktiert wurde. Nach Gaucher.

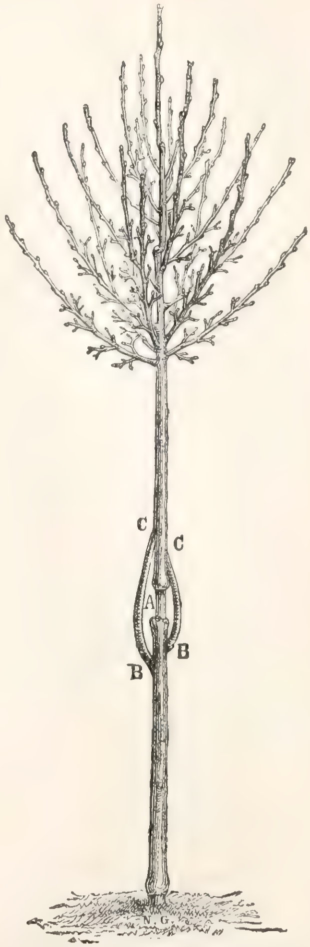


Fig. 3. Kirschen-Hochstamm, der bei A durch Gummifluß zerstört und durch Ablaktierung der Zweige B nach C gerettet wurde. Nach Gaucher.

nügender Menge aus der Unterlage entnommen werden. Das ist natürlich dann ganz besonders wichtig, wenn, wie das in der Praxis meistens geschieht, die Kopulation im Freien vorgenommen wird. Wenn man das Reis durch Ueberstülpen von Glasglocken oder



Fig. 4. Ablaktierung eines Laubtriebes an den Anheftungspunkt einer Pfirsichfrucht. Nach Gaucher.

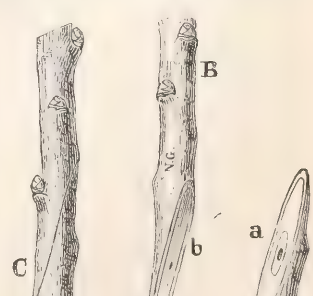


Fig. 5. Einfaches Kopulieren. Nach Gaucher.

Vornahme der ganzen Operation in einem feucht gehaltenen Gewächshaus vor Wasserverlust genügend schützen kann, dann kann es sehr wohl den größten Teil seiner Blätter behalten.

Das eigentliche Kopulieren. Die Figuren 6 und 7 unmittelbar ersichtlich ist. Ebenso bei dem Kopulieren mit Sattel (Fig. 8). Bei der richtigen Anwendung dieser Kopulierungsarten lassen sich selbst Pfropfreiser von mehreren Meter Länge und von mehreren Zentimeter Durchmesser mit Erfolg auf ent-

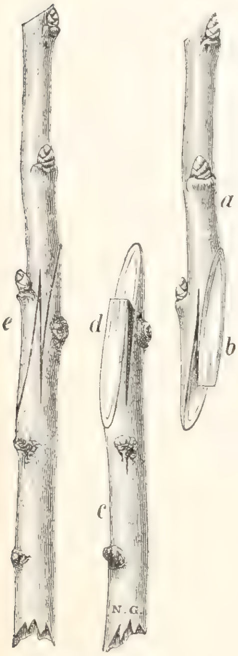


Fig. 6.



Fig. 7.

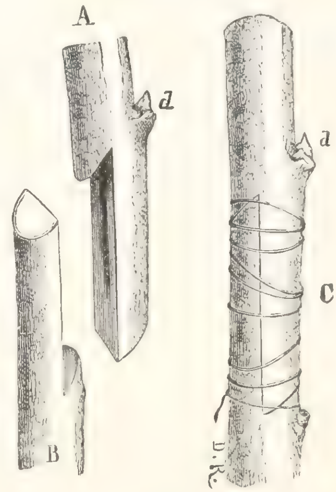


Fig. 8.

Fig. 6. Kopulieren mit Gegenzungen. Nach Gaucher.

Fig. 7. Aeltere Verwachsungsstelle einer Kopulation mit Gegenzungen. Nach Gaucher.

Fig. 8. Kopulieren mit Sattel. Nach Gaucher.

Kopulation im engeren Sinne findet vor allem dann Anwendung, wenn Reis und Unterlage etwa die gleiche Stärke besitzen. Im einfachsten Falle schneidet man das Reis an seinem unteren und die Unterlage an ihrem oberen Ende schräg so zurecht, daß die beiden Schnittflächen möglichst gleich groß sind und genau aufeinander passen. Daß man die beiden Pflanzenteile mit schräger, und nicht mit gerader (d. h. senkrecht zur Längsachse der Zweige verlaufender) Schnittfläche aufeinander paßt, ist leicht verständlich: man bekommt durch den Schrägschnitt eine größere Berührungsfläche zwischen Reis und Unterlage, was das Verwachsen erleichtert und später nach geschehener Verwachsung das Auseinanderbrechen erschwert. Demgemäß beruhen alle „verbesserten" Kopulationsmethoden darauf, daß durch die Art der Schnittlegung die Verwachsungsfläche vergrößert wird. So vor allem bei dem Kopulieren mit Gegenzungen, wie das aus den sprechend zugeschnittene Unterlagen veredeln.

Das Schäften oder Anplatten. Wenn das Edelreis nicht so stark ist wie die Unterlage, — und das ist in der Praxis der Obstbaumpfropfung gewöhnlich der Fall, — dann sind verschiedene Kopulationsmethoden möglich. Eine davon ist das Schäften oder Anplatten, das (vgl. Fig. 9) in wesentlich derselben Weise vorgenommen wird wie die Kopulation im engeren Sinne. Es kann wie diese wieder mit Gegenzungen oder Sattel oder, wie Figur 10 es darstellt, mit beiden Modifikationen durchgeführt werden.

Das Pfropfen in den Spalt. Das ist die Veredelungsmethode, die am meisten angewendet wird, wenn das Reis schwächer ist als die Unterlage, also besonders dann, wenn es sich darum handelt, dünne Reiser auf starke Aeste älterer Bäume aufzusetzen. Die Unterlage wird dabei, nachdem sie quer abgesägt wurde, auf eine Länge von einigen

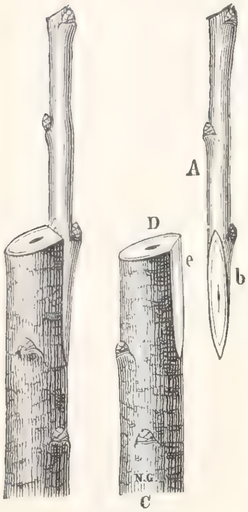


Fig. 9.

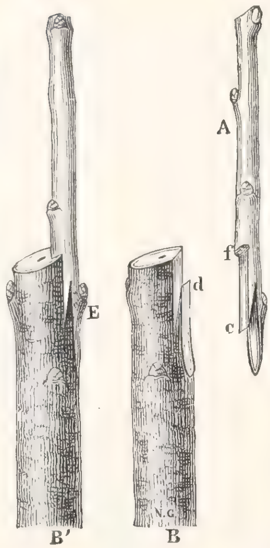


Fig. 10.

Fig. 9. Einfaches Schäften oder Anplatten. Nach Gaucher.

Fig. 10. Schäften mit Gegenzungen und Sattel. Nach Gaucher.

Zentimetern längsgespalten, und an beiden Enden des Spaltes wird je ein entsprechend zurechtgeschnittenes Reis eingesetzt (vgl. Fig. 11). Will man vier Reiser einsetzen, was bei genügend starker Unterlage leicht geschehen kann, so wird der Spalt in Kreuzform ausgeführt. Es ist bei dieser Art der Veredelung nötig, die Spalten durch Ueberdecken mit einem Rindenstück (g in der Figur) zu schließen, damit weder Regenwasser noch das zum Verschluß der Pfropfung dienende Baumwachs in die Wunde eindringen kann. — Bei manchen Holzgewächsen wird die Spaltpfropfung nicht an einem abgestutzten Ast, sondern in die Endknospe hinein vorgenommen; das geschieht besonders bei den Nadelbäumen (vgl. Fig. 12). —

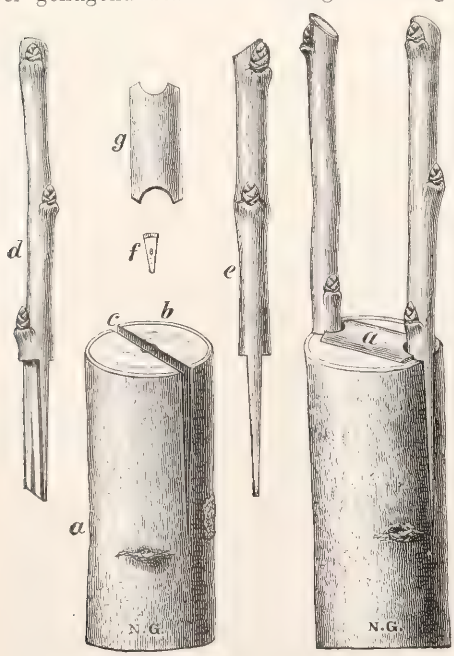


Fig. 11. Pfropfen in den Spalt. Nach Gaucher.

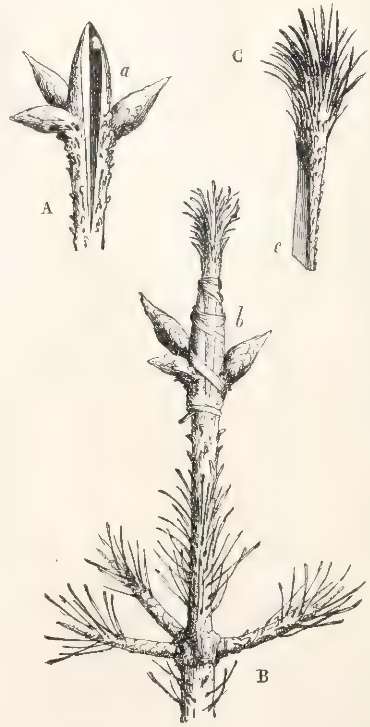


Fig. 12. Spaltpfropfung in die Endknospe. Nach Gaucher.

Gewissermaßen eine umgekehrte Spaltpfropfung ist es, wenn das Reis von unten her spaltförmig eingeschnitten und auf die entsprechend keilförmig zugestutzte Unterlage gesetzt wird (vgl. Fig. 13).

Das Pfropfen zwischen Holz und Rinde. Dabei wird die Rinde an einer bestimmten Stelle so vom Holze der wagrecht abgeschnittenen Unterlage abgehoben, daß das Kambium mit dem Splintholz verbunden bleibt, und in den so geschaffenen Spalt wird das zugespitzte Reis eingeschoben (vgl. Fig. 14). Man läßt dem Reis dabei gewöhnlich drei Knospen. Diese Art der Pfropfung leitet über zu der Okulierung.

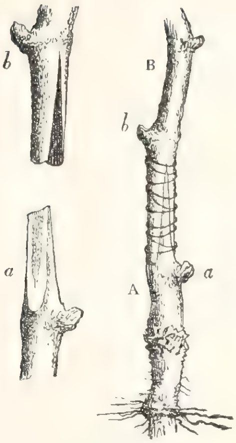


Fig. 13.

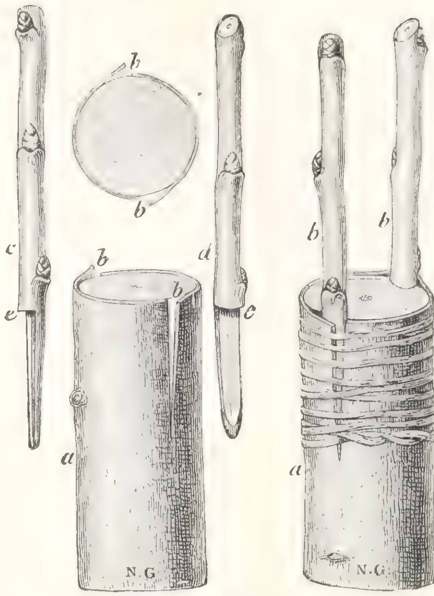


Fig. 14.

Fig. 13. Pfropfung durch Einkerbung des Reises und keilförmiges Zustutzen der Unterlage. Nach Gaucher.

Fig. 14. Pfropfen zwischen Holz und Rinde. Nach Gaucher.

4c) Die Okulierung. Während bei der Kopulierung das Reis aus einem Zweigstück besteht, das mindestens eine Knospe besitzt, wird bei der Okulierung nur eine Knospe (das „Auge") allein übertragen, an der ein mehr oder weniger großes Holz- und Rindenstück belassen wird. Sie kann bei allen Pflanzen, die sich überhaupt pfropfen lassen, mit Erfolg durchgeführt werden und wird bei manchen Gewächsen als einzige Veredelungsmethode benutzt, wie z. B. bei Pfirsichen, Aprikosen, Rosen u. a. Man kann „mit schlafendem Auge" okulieren, wobei das eingesetzte Auge erst im kommenden Frühjahre treiben soll, oder „mit treibendem Auge", wobei das auf eine kräftige saftreiche Unterlage okulierte Auge bald austreiben und der aus ihm entstehende Trieb noch bis zum Herbst ausreifen soll. Die Operation selbst besteht darin, daß das Auge mitsamt einem kleinen Holz- und Rindenstreifen vom Reis abgelöst und auf der Unterlage an einer Stelle, wo das Kambium durch einen T-förmigen Schnitt in die Rinde und Aufbiegung der so entstandenen Rindenlappen freigelegt ist, festgebunden wird. Vorher werden die Rindenlappen über die Ränder des Auges darübergeschlagen (vgl. die Fig. 15). Wenn die zu okulierende Unterlage so dünn ist, daß die Augen nicht zwischen die Rinde eingeschoben werden können, wendet man die Okulierung durch Anplatten an (vgl. Fig. 16). Gewöhnlich setzt man in unseren Breiten die Augen an der Nord- oder Ostseite der Unterlage ein, weil sie so am besten gegen die direkte Sonnenbestrahlung geschützt sind.

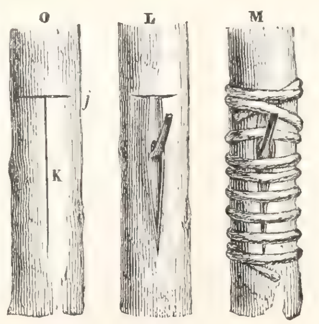


Fig. 15.

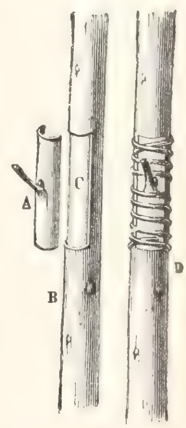


Fig. 16.

Fig. 15. Okulierung. Nach Gaucher.

Fig. 16. Okulierung durch Anplatten. Nach Gaucher.

5. Bedingungen, von denen der Erfolg der Pfropfung abhängt. Damit eine Transplantation zu einer dauernden Verwachsung der miteinander vereinigten Pflanzenteile führt, ist es zunächst erforderlich, daß Reis und Unterlage von Pflanzen genommen werden, die zu derselben Art oder zu miteinander verwandten Arten gehören. Mindestens zu derselben Familie müssen zwei Arten gehören, um erfolgreich aufeinander gepfropft werden zu können; doch ist damit keineswegs gesagt, daß zwischen

allen Arten einer Familie Transplantation möglich sei. In vielen Fällen verwachsen nicht einmal Angehörige verschiedener Gattungen miteinander. Wenn somit auch die systematische Verwandtschaft eine Vorbedingung für das Gelingen der Pfropfung ist, so gibt doch der Grad der Verwandtschaft keinen Maßstab für die Möglichkeit der Pfropfung. Auch die sexuelle Affinität geht nicht mit ihr parallel: es lassen sich sehr viele Pflanzen aufeinander pfropfen, die sich nicht miteinander bastardieren lassen. So muß also in jedem einzelnen Falle empirisch festgestellt werden, ob zwei verschiedene Arten derselben Familie sich aufeinander pfropfen lassen.

Wenn zwei miteinander verwandte Pflanzen sich nicht zu einer dauernden Pfropfsymbiose bringen lassen, so sind uns die Gründe dieses Verhaltens meistens unbekannt. Nur in einzelnen Fällen können wir sie angeben. Z. B. dann, wenn die habituellen Unterschiede zwischen den beiden Komponenten der Pfropfung so groß sind, daß sie keine lebensfähige Einheit bilden können, wie etwa eine Wasser- und eine Landpflanze. Doch können manchmal ziemlich beträchtliche Habitusunterschiede vorhanden sein, ohne daß deshalb die Pfropfsymbiose ausgeschlossen wäre. So lassen sich z. B. krautige und holzige Pflanzen miteinander vereinigen, laubabwerfende und immergrüne, annuelle und perennierende.

In der Praxis wendet man dann, wenn zwei Arten oder Sorten nur schwer miteinander verwachsen, häufig die sogenannte „Zwischenpfropfung" an, d. h. man veredelt zunächst auf die Unterlage eine andere Sorte, die rasch auf ihr anwächst und sich dauernd gut auf ihr entwickelt, und pfropft dann auf diese das Reis, das man eigentlich übertragen wollte. So wird z. B. der Birnbaum fast ausschließlich auf der Quitte als Unterlage kultiviert. Nun gibt es aber gerade unter den besten Birnensorten eine ganze Anzahl, z. B. die Napoleons Butterbirne, die mit dem Quittenunterstamm schlecht verwächst. Man pfropft daher zuerst auf die Quitte etwa ein Reis der Pastorenbirne und veredelt dieses, nachdem es gut angewachsen ist, mit der ersterwähnten Sorte.

Eine gewisse systematische Verwandtschaft und nicht allzu große habituelle Unterschiede sind also Vorbedingungen für ein erfolgreiches Verwachsen zweier verschiedenartiger Pflanzen. Wenn diese Vorbedingungen erfüllt sind, ist aber noch einiges Weitere erforderlich, damit die Transplantation gelingt.

Zunächst muß bei allen Veredelungsmethoden darauf geachtet werden, daß möglichst genau das Kambium des Reises mit dem der Unterlage in Berührung kommt. Die Verwachsung ist zwar in den meisten Fällen nicht ausgeschlossen, wenn die beiden Kambien sich nicht direkt berühren, da sich in dem trennenden Rindengewebe eine Kambiumbrücke ausbilden kann; aber sie geschieht natürlich um so leichter, je kleiner die zu überbrückende Gewebemasse ist.

Ferner muß der als Reis dienende Zweig oder Zweigteil in normaler Lage mit der Unterlage zur Verwachsung gebracht werden, d. h. so, daß der Wurzelpol des Reises auf den Sproßpol der Unterlage trifft. Das hängt mit der den Pflanzenteilen und ihren einzelnen Zellen innewohnenden Polarität zusammen (vgl. den Artikel „Entwickelungsmechanik oder Entwickelungsphysiologie der Pflanzen" in Band III, S. 653ff.). Wird ein Reis in inverser Stellung aufgepfropft oder eine Knospe in umgekehrter Lage okuliert, so findet eine Verwachsung entweder gar nicht oder nur nach Ueberwindung großer Schwierigkeiten und unter Geschwulstbildung statt und führt nur selten zu dauernder Vereinigung.

Daß das Reis in der ersten Zeit nach geschehener Pfropfung möglichst vor Wasserverlust zu schützen ist, wurde schon erwähnt und ist selbstverständlich. Denn es entbehrt ja — abgesehen von der Ablaktierung — der eigenen Wurzeln und muß seinen ganzen Wasserbedarf aus der Unterlage beziehen. Das begegnet aber natürlich Schwierigkeiten, solange die wasserleitenden Elemente von Reis und Unterlage noch nicht in organischem Zusammenhange stehen, und es bedarf daher das Reis des Schutzes gegen Wasserverlust, damit es nicht verwelkt. Aus diesem Grunde schneidet man von ihm alle oder wenigstens die älteren Blätter ab, durch die hindurch vor allem die Wasserverdunstung geschieht.

Damit die Pfropfung gelingt, ist es nicht unbedingt nötig, daß die benutzten Pflanzen im Safte stehen; man kann mit Erfolg in vielen Fällen auch zur Zeit der Wachstumsruhe transplantieren und demgemäß Pfropfungen das ganze Jahr hindurch vornehmen. Die einzelnen Arten verhalten sich darin verschieden.

Das Vorhandensein von mindestens einer Knospe an dem Reis ist in vielen Fällen erforderlich, um das Anwachsen des Reises an die Unterlage zu ermöglichen, und in der Praxis werden natürlich auch immer nur Reiser verwendet, die mindestens ein Auge tragen. Doch trifft es nicht zu, wenn neuerdings (von Kabus) behauptet wird, daß knospenlose Pflanzenteile, soweit sie von oberirdischen Pflanzenteilen stammen, als Reiser nicht zum Anwachsen zu bringen seien. Denn es gelingt z. B. leicht, bei vielen Pflanzen abgeschnittene Blätter mit Erfolg auf Zweige zu pfropfen, und bei besonders

geeigneten Objekten wachsen sogar knospenlose Internodialstücke an. Soviel aber ist richtig, daß das Verwachsen bei der Pfropfung sehr erleichtert und beschleunigt wird, wenn am Reis mindestens eine Knospe vorhanden ist.

6. Der Vorgang der Verwachsung. Ueber den Vorgang der Verwachsung im einzelnen liegt eine Reihe von Untersuchungen vor, aus denen sich ergibt, daß dabei, gleichgültig um welche Art der Transplantation es sich handelt, zwei Phasen zu unterscheiden sind. Die erste besteht in der Hauptsache darin, daß Reis und Unterlage eine vorläufige Verkittung durch Kallusbildung erfahren, d. h. dadurch, daß sich von beiden Pflanzenteilen aus Wund- und Füllgewebe bildet, das die kleinen selbst bei festem Anziehen des Verbandes bleibenden Lücken ausfüllt und damit eine kontinuierliche Gewebeverbindung zwischen Reis und Unterlage herstellt. Für die eigentliche Verwachsung entscheidend ist aber erst die zweite Phase, die darin besteht, daß die beiderseitigen Kambien miteinander verschmelzen. Das geschieht so, daß sich zwischen dem oberen Ende des Kambiums der Unterlage und dem unteren Ende des Kambiums des Reises eine verbindende Kambiumbrücke ausbildet, die aus Kalluszellen hervorgeht. Die Kalluszellen ihrerseits werden vorwiegend von den Kambien von Reis und Unterlage, aber auch von deren sekundärer Rinde und bei solchen Pflanzen, die zur Zeit der Operation noch lebende Markzellen besaßen, auch von dem Marke geliefert.

Wenn die Kambien durch die Kambiumbrücke verbunden sind, erzeugt das nun einheitliche Kambium der Pfropfsymbiose rasch sekundäre wasserleitende Elemente nach innen und sekundäre Rindenzellen nach außen, so daß sowohl die Wasserversorgung des Reises als auch der Transport von organischem Nährmaterial aus dem Reis in die Unterlage möglich sind. Da aber oft sich auch zahlreiche Kalluszellen zu Tracheiden, also zu wasserleitenden Elementen umwandeln, so kann ein beschränkter Wassertransport in das Reis unter Umständen schon vor der Kambienverschmelzung stattfinden, und auch Kohlehydrate mögen wohl durch die Kalluszellen hindurch aus dem Reis in die Unterlage einwandern können. Das Holz, das im Verwachsungsjahre von dem Kambium der Verwachsungsregion gebildet wird, weicht übrigens häufig in der Orientierung, Länge, Art und Verteilung seiner Elemente vom normalen Holze der betreffenden Pflanze ab.

7. Der Einfluß der Pfropfsymbiose auf Reis und Unterlage. Die Pfropfung als solche hat keinen Einfluß irgendwelcher Art auf die dazu benutzten Pflanzen oder Pflanzenteile. Wenn man also einen Pflanzenteil abschneidet und ihn an der Schnittstelle wieder aufpfropft, so ist, gute Verwachsung vorausgesetzt, weder am Reis noch an der Unterlage irgendwelche Aenderung bemerkbar. Eine solche kann aber eintreten, wenn das Reis auf eine andersartige Unterlage gepfropft wird. Das beruht vor allem darauf, daß mit jeder Pfropfung verschiedener Pflanzenarten aufeinander für beide Pfropfkomponenten eine mehr oder weniger einschneidende Aenderung der Ernährungsverhältnisse verknüpft ist. Diese wird um so größer sein, je mehr die beiden benutzten Pflanzenarten sich spezifisch und habituell voneinander unterscheiden.

So kann sich z. B. die Intensität des Wachstums und die Art der Verzweigung bei dem Reis unter dem Einfluß einer andersartigen Unterlage ändern; ist die Unterlage sehr viel kräftiger und mit einem leistungsfähigeren Wurzelsystem ausgestattet als die Pflanze, von der das Reis genommen ist, so kann dieses eine üppigere Entwickelung und reichere Verzweigung auf der Unterlage als auf den eigenen Wurzeln bekommen. Das hat man im großen z. B. im französischen Weinbau beobachtet: in Frankreich wird die Rebe, Vitis vinifera, allgemein auf reblausfeste amerikanische Vitisarten (V. riparia, V. Berlandieri und andere) gepfropft; diese sind ausnahmslos kräftiger im Wuchs als Vitis vinifera, und man hat nun fast immer beobachtet, daß sie den Viniferasorten eine so kräftige Entwickelung verleihen, wie sie diese freiwurzelnd niemals erreichen. Umgekehrt kann eine kräftige Pflanzenart zu Zwergwuchs gezwungen werden, wenn sie auf eine geeignete Unterlage mit weniger leistungsfähigem Wurzelsystem gesetzt wird. So werden z. B. in der Obstbaumzucht die Zwergformen des Apfels durch Pfropfen auf den Paradiesapfel, die der Kirsche durch Pfropfen auf Prunus mahaleb erhalten.

Auch die Lebensdauer des Reises kann durch die Unterlage verlängert oder verkürzt werden. So sollen Apfelbäume, die an sich bis zu 200 Jahre alt werden können, höchstens 25 Jahre alt werden, wenn sie auf dem Paradiesapfel als Unterstamm wachsen; die Pistazie dagegen, die als Sämling höchstens 150 Jahre alt wird, kann ein Lebensalter von 200 Jahren erreichen, wenn sie auf Pistacia terebinthus gedeiht. Auch krautige einjährige Pflanzen können in der Pfropfsymbiose mit perennierenden Gewächsen mehrere Jahre am Leben bleiben.

Endlich hat man in der Obstbauzucht auch wiederholt beobachtet, daß die Größe und die Süßigkeit der Früchte durch die Unterlage vermehrt werden können, was wahrscheinlich mit einer Anstauung von orga-

nischem Nährmaterial in den Zweigen des Reises zusammenhängt.

Alle diese Aenderungen beruhen auf der Aenderung in den Ernährungsverhältnissen, wie sie für das Reis mit der Pfropfung auf die andersartige Unterlage verbunden ist. Der Zustrom von Wasser und den darin gelösten anorganischen Bodensalzen aus der Unterlage sowie der Abfluß der organischen Nährstoffe in die Unterlage können sich für das Reis quantitativ wie qualitativ wesentlich anders gestalten, als wenn es auf den eigenen Wurzeln vegetierte.

Es muß aber scharf hervorgehoben werden, daß diese Aenderungen niemals spezifischer Natur sind. Sie bedeuten niemals eine dauernde Verschiebung der spezifischen Art- oder Sorteneigenschaften, sondern nur vorübergehende Modifikationen, die mit dem Aufhören der Pfropfsymbiose wieder verschwinden, und die in der Hauptsache nur quantitative Veränderungen darstellen. Die spezifischen Eigenschaften einer Pflanzenart oder einer Obstsorte werden dagegen niemals durch die Pfropfung auf eine andersartige Unterlage irgendwie verändert. Daher kann man eben auch die Transplantation benutzen, um Rassen, die als Bastarde nicht samenbeständig sind, mit allen ihren Eigenschaften dauernd zu erhalten.

8. Die Pfropfbastarde. Wenn es demnach auch ausgeschlossen erscheint, daß eine Pflanze durch die Pfropfung in ihren spezifischen Eigenschaften dauernd verändert werden kann, so ist es dennoch möglich, durch die Transplantation Bastarde zu erzeugen, die man demgemäß Pfropfbastarde nennt.

Bastarde im allgemeinen sind Lebewesen, an deren Erzeugung zwei zu verschiedenen Arten oder Rassen gehörige Eltern beteiligt sind. Sie entstehen durch natürliche oder künstliche Kreuzbefruchtung, also auf geschlechtlichem Wege (sexuelle Bastarde). Für eine Pflanze indessen, den Cytisus Adami, der 1825 in den Baumschulen des Gärtners Adam zu Vitry bei Paris entstanden ist, wurde von jeher behauptet, sie sei ein durch Pfropfung entstandener Bastard zwischen Cytisus laburnum und Cytisus purpureus. Doch wurde erst ganz neuerdings erwiesen, daß es in der Tat Pfropfbastarde gibt, und daß auch der Cytisus Adami ein solcher ist (Winkler 1907).

Pfropfbastarde entstehen stets als Adventivknospen an der Stelle, wo die artfremden Gewebe der beiden Pfropfsymbionten miteinander verwachsen sind. Das kann entweder so geschehen, daß bei der Konstitution des Vegetationspunktes für den Adventivsproß Zellen sowohl des Reises wie der Unterlage sich beteiligen, oder so, daß Zellen des Reises paarweise mit Zellen der Unterlage verschmelzen, ähnlich wie die Keimzellen bei der Befruchtung sich vereinigen, und daß der Vegetationspunkt des Adventivsprosses sich ausschließlich oder vorwiegend aus diesen miteinander verschmolzenen Zellen aufbaut. Pfropfbastarde, die auf die erstere Art und Weise entstehen, heißen Chimären, solche, die durch Zellverschmelzung entstehen, Burdonen. Ueber die letzteren ist bisher noch so wenig bekannt, daß hier nur die Chimären besprochen werden sollen.

Chimären sind also Organismen, die als Adventivsprosse an der Verwachsungsstelle von Pfropfsymbiosen verschiedenartiger Pflanzen entstanden sind, und bei denen artreine Zellen von beiden Pfropfkomponenten ohne Zellverschmelzung zum gemeinsamen Aufbau eines neuen Individuums zusammengetreten sind. Je nach der räumlichen Verteilungsweise der artverschiedenen Zellen im Vegetationspunkte der Chimären kann man diese einteilen in 1. Sektorialchimären, bei denen die verschiedenartigen Zellen im Vegetationspunkt durch Längsflächen getrennt sind, 2. Periklinalchimären, bei denen die periklinalen Schichten des Vegetationspunktes teils von der einen, teils von der anderen Elternpflanze geliefert werden, und 3. Hyperchimären, bei denen der Vegetationspunkt mosaikartig aus Zellen beider Elternarten zusammengesetzt ist. Die letzteren sind auf die Dauer als solche nicht existenzfähig, da bei dem Weiterwachsen des Vegetationspunktes nach den Gesetzen der Zellteilung und Gewebebildung das Zellmosaik sich auflösen muß, so daß die Hyperchimäre wieder in die eine Elternart oder in eine der beiden anderen Chimärenarten übergeht.

Sektorialchimären. Da bei den Sektorialchimären die verschiedenartigen Zellen im Vegetationspunkt durch Längsflächen getrennt sind, besteht später ein mehr oder weniger großer Sektor vom Querschnitte durch den Stengel aus Gewebe der einen Art, der Rest aus Gewebe der anderen Art. Die Grenze zwischen den beiden Gewebearten markiert sich meistens ganz scharf. Morphologisch kommt das natürlich auch zum Ausdruck: die Sektorialchimäre trägt zweierlei Blätter, Blüten und Früchte. Wenn also der Vegetationspunkt genau zur Hälfte aus Gewebe der Art A und zur anderen Hälfte aus Gewebe der Art B zusammengesetzt ist, dann gleichen alle Organe, die aus der einen Stengelhälfte entspringen, denen der Art A, alle Organe der anderen Seiten denen der Art B. Entspringt aber ein Organ gerade der Trennungslinie zwischen den beiden verschiedenartigen Geweben, so ist es zur Hälfte der Art A, zur Hälfte der Art B gleichgestaltet. Wenn die beiden Eltern der Chimäre sehr verschieden gestaltete Blätter und

Blüten besitzen ,wie das z. B. bei dem Nachtschatten (Solanum nigrum) und der Tomate (S. lycopersicum) der Fall ist, zwischen denen mehrere Sektorialchimären hergestellt worden sind, so ergeben sich sehr eigentümliche Blatt-, Blüten- und Fruchtformen (vgl. Fig. 17).



Fig. 17. Photographie einer aus zwei Periklinalchimären zusammengesetzten Sektorialchimäre. Die Komponente mit den zusammengesetzten Blättern ist Solanum Koelreuterianum, die mit den einfachen verkrümmten Blättern Solanum Gaertnerianum.

Periklinalchimären. Bei den Periklinalchimären überdecken sich im Vegetationspunkte die beiderlei Zellarten schichtenweise derart, daß die äußerste Schicht oder die beiden äußeren oder x äußere Schichten von der Art A, der Kern des Vegetationspunktes dagegen von der Art B stammt. Natürlich sind hier noch manche andere Kombinationen möglich; es kann z. B. die äußerste Schicht von der Art A stammen, das ganze Innere auch, aber beide sind voneinander durch die subepidermale von B herrührende Schicht getrennt. Wenn drei oder mehr verschiedene Arten in geeigneter Weise aufeinandergepfropft werden, können sich natürlich auch drei oder mehr Arten am Aufbau der Chimäre beteiligen.

Das Wachstum der Periklinalchimären ist vollständig einheitlich, und die Zellteilungs- und Wachstumsvorgänge erfolgen in dem Vegetationspunkte, dessen Schichten und Zellen verschiedenen Arten angehören, durchaus ebenso wie in artreinen Vegetationspunkten. Wenn bei einer Periklinalchimäre nur das Dermatogen des Vegetationspunktes von der einen Art, das ganze Innere von der anderen Art stammt, so ergibt sich ein Individuum der letzteren Art, das auf seiner ganzen Ausdehnung überzogen ist von einer Epidermis der anderen Art. Gehören im Vegetationspunkte der Chimäre die beiden äußeren Schichten der Art A an, das Innere der Art B, so entsteht eine Pflanze, deren Epidermis derjenigen der Art A gleicht, und bei der außerdem alle diejenigen Gewebe von der Art A aufgebaut werden, die aus der subepidermalen Gewebelage des Vegetationspunktes entstehen. Das sind bei den meisten Pflanzen z. B. auch die Keimzellen. Die durch die Selbstbefruchtung erzeugten Nachkommen von Periklinalchimären werden also stets zu derjenigen Elternart zurückschlagen müssen, von der die Gewebelage des Vegetationpunktes geliefert wurde, aus der die Mikro- und die Makrosporen entstehen. Die Erfahrung hat das immer bestätigt.

Es ist nun besonders bemerkenswert, daß sich der Aufbau des Vegetationskegels der Periklinalchimären aus Gewebeschichten, die verschiedenen Arten angehören, nicht nur im anatomischen Bau der fertigen Pflanze insofern widerspiegeln, als auch deren Gewebe teils denen der Art A, teils denen der Art B gleichen, sondern daß er auch morphologisch das Zustandekommen von Zwischenformen zwischen A und B zur Folge hat. Eine Periklinalchimäre, deren Epidermis von der Art A stammt, während alle ihre anderen Gewebe von der Art B geliefert werden, gleicht keineswegs morphologisch durchaus der Art B und ist nur anatomisch von einer A-artigen Oberhaut überzogen; sondern sie nimmt ähnlich wie ein sexueller Bastard morphologisch eine Mittelstellung zwischen den Arten A und B ein, steht aber in allen morphologischen Charakteren B näher als A. Umgekehrt ist das bei der Periklinalchimäre, bei der nur die Epidermis von B, der ganze Kern von A stammt: sie ist morphologisch A ähnlicher als B. Stammen aber die zwei äußeren Schichten von A, der Kern von B, so ist die Aehnlichkeit mit A schon größer als wenn nur die Epidermis von A geliefert wird, und so gilt im allgemeinen die Regel, das eine Periklinarchimäre morphologisch derjenigen Art am meisten gleicht, die sich am stärksten

am Aufbau ihres Vegetationspunktes beteiligt, und daß überhaupt der Grad der Aehnlichkeit einer Periklinalchimäre mit einem ihrer Eltern proportional dessen Anteil an dem Aufbau ihres Vegetationspunktes ist.

Wir kennen jetzt schon eine größere Anzahl von Periklinalchimären, die teils künstlich im Experiment erzeugt, teils spontan an Pfropfungen verschiedener Arten aufeinander erhalten worden sind. Erst die experimentelle Erzeugung von Chimären aber führte zum Verständnis des Wesens und Aufbaues der spontan entstandenen. Zu den letzteren gehört der schon erwähnte Cytisus Adami, der an einer Pfropfung von Cytisus purpureus auf C. laburnum an der Verwachsungsstelle entstand. Er ist eine Periklinalchimäre, bei der ein reines Innere von Cytisus laburnum überzogen ist von einer C. purpureus-Epidermis. Der stärkeren Beteiligung des Laburnum-Gewebes am Baue des Vegetationspunktes entspricht eine größere habituelle Aehnlichkeit des Pfropfbastardes mit dem Goldregen. Die anderen möglichen Periklinalchimären zwischen den beiden erwähnten Cytisusarten sind noch nicht bekannt. Dagegen sind mehrere von den möglichen Periklinalchimären entstanden zwischen der Mispel, Mespilus germanica, und dem Weißdorn, Crataegus monogyna. Sie entstanden spontan gegen 1900 in Bronvaux bei Metz an einer alten Pfropfung der Mispel auf Crataegus an der Verwachsungsstelle und neuerdings noch einmal in Saujon. Die eine Form, Crataegomespilus Asnieresii genannt, ist eine Periklinalchimäre, deren Crataegus-Vegetationspunkt von einer Mespilus-Epidermis überzogen ist; die andere Form, Crataegomespilus Dardari genannt, besitzt zwei periphere Lagen von Mespiluszellen, sonst aber nur Crataeguszellen im Vegetationspunkt. Welche Formverschiedenheiten sich aus dieser verschiedenen Zusammensetzung des Stammscheitels für die Pfropfbastarde ergeben, zeigen die Figuren 18 bis 21, aus



Fig. 19. Blüten und Blätter des Weißdorns, Crataegus monogyna. Nach Daniel.



Fig. 20. Blüten und Blätter von Crataegomespilus Dardari. Nach Daniel.



Fig. 18. Blüten und Blätter der Mispel, Mespilus germanica. Nach Daniel.



Fig. 21. Blüten und Blätter von Crataegomespilus Asnieresii. Nach Daniel.

denen auch die Unterschiede zwischen den Crataegomespilis und ihren beiden Elternarten ersichtlich sind.

Experimentell erzeugt sind Pfropfbastarde bisher nur innerhalb der Gattung Solanum, deren Arten sehr leicht Adventivsprosse bilden. Verlegt man im Experiment den Ort dieser Adventivsproßbildung an die Verwachsungsstelle zwischen zwei Pfropfsymbionten, die verschiedenen Solanumarten angehören, so entstehen neben zahlreichen artreinen Adventivtrieben in gar nicht geringem Prozentsatz auch Sektorial- und Periklinalchimären. Hier sind von den möglichen Periklinalchimären schon eine ganze Reihe bekannt; bis jetzt näher beschrieben sind die folgenden, die alle an Pfropfungen der Tomate, Solanum lycopersicum, auf den Nachtschatten, S. nigrum, erhalten wurden: Solanum tubingense (Nachtschatten, von einer Tomatenepidermis überzogen), Solanum Koelreuterianum (Tomate, von einer Nachtschattenepidermis überzogen), Solanum proteus (bei dessen Vegetationspunkt die zwei äußeren Schichten von der Tomate, alles andere vom Nachtschatten stammt) und Solanum Gaertnerianum (bei dem die Gewebeverteilung im Scheitel gerade umgekehrt wie bei Solanum Koelreuterianum ist).

Bei allen Pfropfbastarden ist zu beobachten, daß gelegentlich an ihnen einzelne Zweige zu einer der beiden Elternarten zurückschlagen. Das war es gerade, was bei dem Cytisus Adami seit seinem Bekanntwerden solche Verwunderung erregte; er liefert sehr oft Rückschlagszweige zu Cytisus laburnum, seltener solche zu Cytisus purpureus. Auch an den Crataegomespilis sind Rückschläge zur Mispel wie zum Weißdorn nicht gerade selten, und von den Solanum-Pfropfbastarden bringen einige sogar ziemlich häufig Rückschlagssprosse. Die Rückschläge können sich an Zweigen, Blüten oder einzelnen Blättern zeigen und diese Organe ganz oder partiell ergreifen; im letzteren Falle ergeben sich Chimärenbildungen, die morphologisch teils genau der einen Elternart, teils dem Pfropfbastard angehören. Sie ergeben sich aus Aenderungen in der Verteilung der beiden die Chimäre aufbauenden Komponenten am Vegetationspunkte. Daraus, daß die Rückschläge immer vollständig und in jeder Hinsicht artrein sind, auch bei dem Cytisus Adami die Rückschläge zu C. purpureus, obwohl hier die eine Epidermislage von C. purpureus seit bald 100 Jahren in der denkbar innigsten Symbiose mit dem Gewebe der anderen Art lebt, ergibt es sich, daß die beiden Komponenten eines Pfropfbastardes sich gegenseitig absolut nicht in ihren spezifischen Eigenschaften verändern

Literatur. *Die wichtigste Literatur über den Gegenstand findet sich in den zitierten Werken von* **Vöchting** *und von* **Winkler** *angeführt. —* **Ch. Baltet,** *L'art de greffer, 6. éd. Paris 1898. —* **N. Gaucher,** *Die Veredelungen, 2. Aufl. Stuttgart 1891. —* **F. Herse,** *Beiträge zur Kenntnis der histologischen Erscheinungen bei der Veredlung der Obstbäume. Landwirtsch. Jahrbücher, 1908. Ergänzungsbd.* **4**, *S. 71 bis 136. —* **B. Kabus,** *Neue Untersuchungen über Regenerationsvorgänge bei Pflanzen. Beiträge z. Biol. d. Pflanzen, Bd.* **II**, *S. 1 bis 53, 1912. —* **L. Noisette,** *Vollständiges Handbuch der Gartenkunst. Uebersetzt von Sigwart, Bd.* **2**. *Stuttgart 1826. —* **M. Ohmann,** *Ueber die Art und das Zustandekommen der Verwachsung zweier Pfropfsymbionten. Dissert. Berlin 1908. —* **St. Olbrich,** *Vermehrung und Schnitt der Ziergehölze, 2. Aufl. Stuttgart 1910. —* **Fr. Schmitthenner,** *Ueber die histologischen Vorgänge beim Veredeln. Dissert. Würzburg 1907. —* **A. Thouin,** *Sur les greffes. Annales du mus. d'histoire natur., T. 16, p. 209 bis 239, 350 bis 375, 1810. —* **H. Vöchting,** *Ueber Transplantation am Pflanzenkörper. Tübingen 1892. —* **Hans Winkler,** *Untersuchungen über Pfropfbastarde, I. Teil. Jena 1912.*

Hans Winkler.

Transportmaschinen.

1. Transportwiderstände. a) Gewichtswiderstand. b) Massenwiderstand. c) Luftwiderstand. d) Reibungswiderstand. 2. Transport-Elemente. a) Laufrad. b) Zahnstange. c) Zugseil. 3. Antrieb (Energie-Zufuhr). a. Kraftwerk auf dem Fahrzeug. b) Kraftwerk feststehend, Energie-Uebertragung auf das Fahrzeug durch Drahtseil. c) Kraftwerk festehend, Energie-Uebertragung auf das Fahrzeug durch elektrischen Strom. 4. Bremsen (Energie-Abfuhr). a) Gewichte und Massen. b) Reibungsbremsen. c) Kurzschlußbremsen. d) Nutzstrombremsen. 5. Ferntransport. a) Auf Schienen. b) Auf Drahtseil. c) Auf Straßen. 6. Umschlagverkehr mit unterbrochenem Betrieb. a) Nur senkrechte Bewegung. b) Senkrechte und geradlinig wagrechte Bewegung. c) Senkrechte und kreisförmig wagrechte Bewegung. d) Senkrechte, kreisförmig wagrechte und radiale Bewegung. e) Senkrechte, geradlinig wagrechte und kreisförmig wagrechte Bewegung. 7. Umschlagverkehr mit stetigem Betrieb. a) Vorwiegend wagrechte Bewegung. b) Vorwiegend senkrechte Bewegung. c) Wagrechte und senkrechte Bewegung.

Die Transportmaschinen haben zwei verschiedene Aufgaben zu bewältigen: den Fernverkehr und den Umschlagverkehr. Dem Fernverkehr dienen die bekannten Eisenbahnen, ferner die sogenannten Seilbahnen, bei denen statt der auf den Erdboden gelegten Schienen ein auf Stützpfeilern ausgespanntes Drahtseil als Laufbahn dient und endlich die Kraftwagen, die als Laufbahn die Landstraße benützen. Der

Fernverkehr bewegt sich hauptsächlich in wagrechter Richtung; er überwindet jedoch auch Steigungen und Gefälle, die bei Zahnradbahnen und Seilbahnen recht beträchtlich werden können; dagegen kommt senkrechte Bewegung bei den Transportmaschinen nicht vor.

Der Umschlagverkehr hat die Umladung von Gütern zwischen Schiff, Bahn und Lagerplatz in den verschiedensten Zusammenstellungen zu besorgen. Eine senkrechte und eine oder mehrere wagrechte Bewegungen in verschiedenen Richtungen müssen meist zusammenwirken, um diese Umladung in der gewünschten Form zustande zu bringen.

Die Bewegung kann sowohl beim Fernverkehr wie beim Umschlagverkehr stetig oder unterbrochen sein. Unterbrochene Bewegung findet statt bei den Eisenbahnen und den Kranen: der Wagenzug oder der Förderkübel wird im Stillstand beladen, vorwärts bewegt, im Stillstand entladen und leer zurück bewegt. Stetige Bewegung wird angewendet bei Seilbahnen und Becherwerken: eine endlose Reihe von Wagen oder Bechern bewegt sich in gleichmäßigem Kreislauf ohne Unterbrechung; die Beladung und Entladung erfolgt entweder während der Bewegung oder dadurch, daß der zu beladene Wagen auf kurze Zeit aus dem Kreislauf ausgeschaltet wird.

Zur Bewältigung der Transportwiderstände muß den Transportmaschinen Energie zugeführt werden; diese kann als mechanische Energie vermittels eines Drahtseils zugeführt werden wie bei den Seilbahnen, Aufzügen und Fördermaschinen oder als elektrische Energie, wie bei den elektrischen Bahnen und den Laufkranen oder als chemische Energie, wie bei den Dampfbahnen und Kraftwagen.

Die der bewegten Last innewohnende kinetische Energie muß in Form von Wärme abgeführt werden, sobald die Last stillgehalten werden soll; diesem Zweck dienen die sogenannten Bremsen.

1. Transportwiderstände. Sobald die Förderbahn schief oder senkrecht ansteigt, muß das Gewicht der Förderlast gehoben werden und mit ihm meist auch das Gewicht des Wagens oder Förderkübels; nur in Ausnahmefällen gelingt es, diese Totlast durch ein Gegengewicht oder durch das Eigengewicht eines gleichzeitig niedergehenden Förderkübels auszugleichen. Bei dem Beginn jeder Bewegung müssen die Massen der Nutzlasten, ihrer Behälter und aller Triebwerkteile beschleunigt werden; nur selten kann die für die Beschleunigung der Massen aufgewendete Energie bei der Verzögerung vor dem Anhalten teilweise wieder gewonnen werden. Lasten und Krangerüste, die im Winde bewegt werden, müssen den Windwiderstand überwinden, der besonders bei dem dem Winde ausgesetzten Hafen- und Werftkrane beträchtliche Werte erreichen kann. Schnell bewegte Fahrzeuge wie die Schnellzüge der Eisenbahnen schaffen sich durch ihre Eigengeschwindigkeit hohen Luftwiderstand. Zu diesen Widerständen kommt schließlich noch der Reibungswiderstand auf der Laufbahn. Ueber die Größe dieser Widerstände geben folgende Ueberlegungen Aufschluß.

1a) Der Gewichtswiderstand hängt von dem Neigungswinkel α der Bahn ab: $W_1 = G . \sin\alpha$. Gewichtswiderstand eines D-Zuges von 11 Wagen auf 1:40 Steigung $= 440\,t \cdot \frac{1}{40} = 11$ t. Zur Ueberwindung ist bei einer Geschwindigkeit von 50 km-St. eine Leistung von $11000 . \frac{50.1000}{3600} \cdot \frac{1}{75} = 2037$ PS. erforderlich. Gewichtswiderstand einer Fördermaschine für senkrechten Schacht und für 8 Kohlenwagen = 4,8 t. Erforderliche Leistung bei 20 m-sk Geschwindigkeit $= 4800 . 20 . \frac{1}{75} = 1280$ PS. Gewichtswiderstand des größten Werftkrans = 250 t. Leistung bei 0,028 m-sk Hubgeschwindigkeit = 94 PS.

1b) Der Massenwiderstand wirkt während der Anlaufzeit entgegengesetzt dem Sinne der Bewegung, während der Bremszeit im Sinne der Bewegung; er wächst mit dem Winkel β der Geschwindigkeitskurve im Zeitdiagramm: $W_2 = \pm \frac{G}{g} . \mathrm{tg}\beta$. Der Massenwiderstand eines D-Zuges von 11 Wagen bei $\mathrm{tg}\beta = 0,3$ wird $\frac{440}{0,81} . 0,3 = 13,4$ t. Der Massenwiderstand einer Fördermaschine mit 4,8 t Nutzlast und 50 z Totlast bei $\mathrm{tg}\beta = 1,0$ beträgt $\frac{4,8 + 50}{9,81} . 1,0 = 5,5$ t.

1c) Der Luftwiderstand ergibt sich aus dem Winddruck und aus dem durch die Eigengeschwindigkeit hervorgerufenen Luftwiderstand. Der Winddruck kommt besonders zur Geltung bei den hochragenden Eisenkonstruktionen weitgestreckter Krane. Meist wird verlangt: Standfestigkeit des Krans bei dem größten vorkommenden Winddruck von etwa 200 kg-qm und Arbeitsfähigkeit (Fahrbarkeit) des Kranes bei einem Winddruck bis zu 20 kg-qm. Der Luftwiderstand infolge der Eigenbewegung wird groß bei Geschwindigkeiten von mehr als 20 m-sk.

1d) Der Reibungswiderstand setzt sich zusammen aus dem Rollwiderstand der Laufräder auf der Bahn und aus der Zapfen-

reibung der Achsen in ihren Lagern. Der Rollwiderstand hängt vom Zustand der Bahn ab; er ist am kleinsten auf der Eisenbahnschiene, am größten auf der Landstraße. Weiteren Einfluß üben das Material und die Abmessungen der Laufräder aus.

2. Transportelemente. 2a) Laufrad. Der Maschinenteil, auf den sich der ganze Landverkehr aufbaut, ist das Laufrad, bestehend aus einer Scheibe, die drehbar auf einen Zapfen aufgesteckt ist. Es löst zwei Aufgaben: als Traglaufrad ermöglicht es die Fortbewegung von Lasten mit um so geringerem Reibungswiderstand, je vollkommener Laufrad und Laufbahn gebaut sind; bei Eisenbahnen sinkt dieser Reibungswiderstand bis auf $\frac{1}{200}$ der bewegten Last. Als Zug-Laufrad versieht es auf der Ebene und auf geringen Steigungen den gleichen Dienst, den das Zahnrad der Bergbahn auf steilen Steigungen leistet.

Das Laufrad muß der Laufbahn angepaßt sein. Es erhält einen stahlharten Laufkranz von kegelförmiger Gestalt bei dem Eisenbahnrad, das auf der schmalen Schiene nur geringe Stützfläche findet, das Kurven durchlaufen muß und mit großer Geschwindigkeit dahinrast. Im Gegensatz dazu muß das Kraftwagenrad sich der unregelmäßigen Landstraße anpassen und wird darum mit dem weichen Hohlgummireifen ausgerüstet, der mit breiter Abplattungsfläche sich aufstützt und kleine Hindernisse durch Formänderung überwindet.

Der Laufradkranz ist zylindrisch beim Kranrad, das nur auf gerader Schiene läuft, kegelförmig beim Eisenbahnrad, das Kurven durchlaufen muß, ballig beim Gummireifen des Kraftwagens. Infolge der Formänderung des Laufrades entsteht eine Abplattungsfläche von rechteckiger bezw. elliptischer oder ellipsenähnlicher Gestalt. Das Material des Laufrades erleidet eine Druckspannung σ, die nach den Untersuchungen von Hertz die Werte annimmt:

$$\sigma = 0{,}418 \sqrt{\frac{Q.E}{b.r}}$$

wobei Q der Raddruck, E der Elastizitätsmodul, b die Schienenbreite und r der Radhalbmesser ist. Der Gesamtreibungswiderstand Zr des Laufrades, im Teilkreis des Zahnrades gemessen, setzt sich zusammen aus dem Rollwiderstand und aus dem Zapfenreibungswiderstand (Fig. 1).

$$Z_r = \frac{1}{r}\,[Q.m + Q.\mu.\varrho]$$

wobei Q der Raddruck, r der Radhalbmesser, ϱ der Zapfenhalbmesser, μ der Zapfenreibungskoeffizient und m der Hebelarm der rollenden Reibung ist. Die Größe des letzteren liegt ungefähr zwischen 0,5 und 1 mm; über seine Abhängigkeit vom Material und anderen Einflüssen ist Genaueres nicht bekannt.

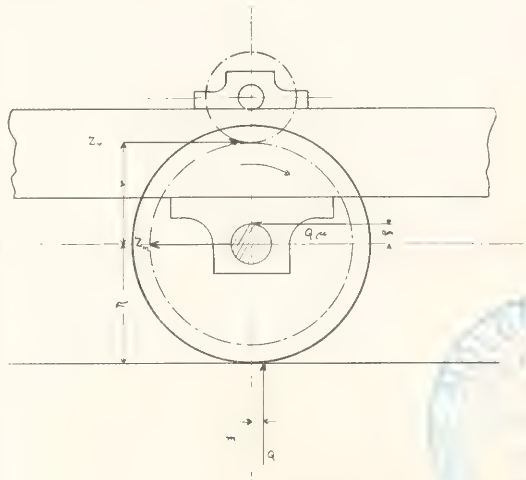


Fig. 1. Laufradwiderstand.

Typische Gestalten der Laufräder: Kranlaufrad: geringe Geschwindigkeit (v bis zu 2 m-sk), große Belastung (bis zu 20 t), gegossenes Material (meist Stahlguß), auf gerader Schiene laufend (zylindrischer Kranz). Eisenbahnrad: große Geschwindigkeit (v bis zu 30 m-sk), mäßige Belastung (bis zu 7t), Kranz gewalzt Siemens-Martin-Stahl), durch Kurven laufend (kegelförmiger Kranz. Kraftwagenrad: große Geschwindigkeit (v bis zu 30 m-sk), geringe Belastung (bis zu 0,75 t), Hohlgummireifen, durch enge Kurven laufend; Luftseilbahnrad; kleine Geschwindigkeit (v bis zu 2 m-sk), geringe Belastung (bis zu 0,3 t), gegossenes Material, auf gespanntem Seil laufend.

Ersatz der gleitenden Zapfenreibung durch rollende. Die Nabe enthält zwei Ringe aus gehärtetem Stahl mit ausgeschliffener Rinne; den Zapfen umgeben zwei ebensolche Ringe mit nach außen gewendeten Hohlrinnen. Zwischen den Ringen laufen Kugeln aus gehärtetem Stahl, die durch einen Kugelkäfig geführt werden. Druckverteilung auf die Kugeln nach Stribeck unter der Annahme zu ermitteln, daß die Ringe starr sind. Druck auf die höchst belastete Kugel $\simeq \frac{Q}{\frac{1}{5}\,i}$. Infolge der Formänderung der Kugel entsteht eine elliptische Abplattungsfläche Die Druckspannung σ des Materials der Kugel in der Mitte dieser Stützfläche wird nach Hertz

$$\sigma = \sqrt[3]{0{,}059\,\frac{P.E^2}{r^2}},$$

wenn man sich angenähert die Ringfläche durch eine ebene Fläche ersetzt denkt.

Der Reibungswiderstand eines solchen Kugellagers ist nach den Versuchen von Stribeck unabhängig von der Geschwindigkeit und nur abhängig von der Belastung (Fig. 2).

Im Gegensatz dazu ist der Reibungswiderstand eines Gleitlagers sehr abhängig von der Geschwindigkeit und namentlich beim Anlauf wegen der Reibung der Ruhe sehr groß (Fig. 3). Mit sinkender Belastung nimmt auch hier der Reibungskoeffizient ab (Fig. 4).

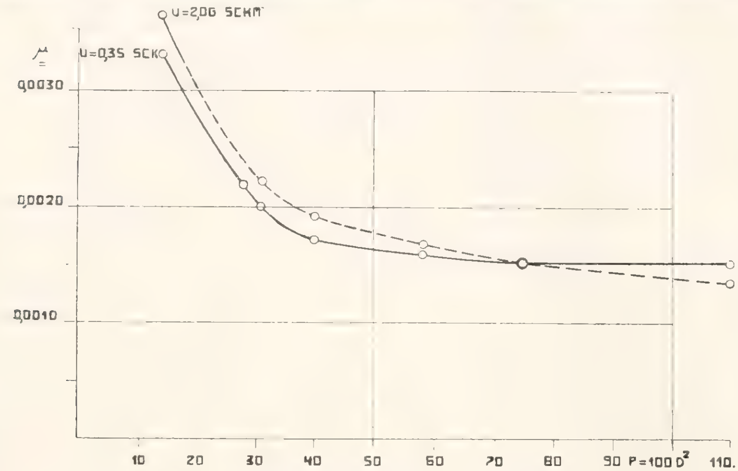


Fig. 2. Kugellagerwiderstand. Nach Stribeck.

Erfolgt die Fortbewegung durch den Antrieb des Laufrades, dann kann die Zugkraft höchstens gleich dem Widerstand der gleitenden Reibung zwischen Rad und Schiene sein. Bei nasser Schiene beträgt dieser $^1/_5$ bis $^1/_7$ des Raddruckes. Werden alle Laufräder angetrieben, dann ist eine höchste Steigung von $\sin\alpha = \frac{1}{5}$ bis $\frac{1}{7}$ erklimmbar. Werden nur die Laufräder der Lokomotive angetrieben, dann verringert sich die größte mögliche Steigung entsprechend.

2b) Zahnstange. Solange der Fahrwiderstand kleiner ist als die gleitende Reibung zwischen Laufrad und Schiene,

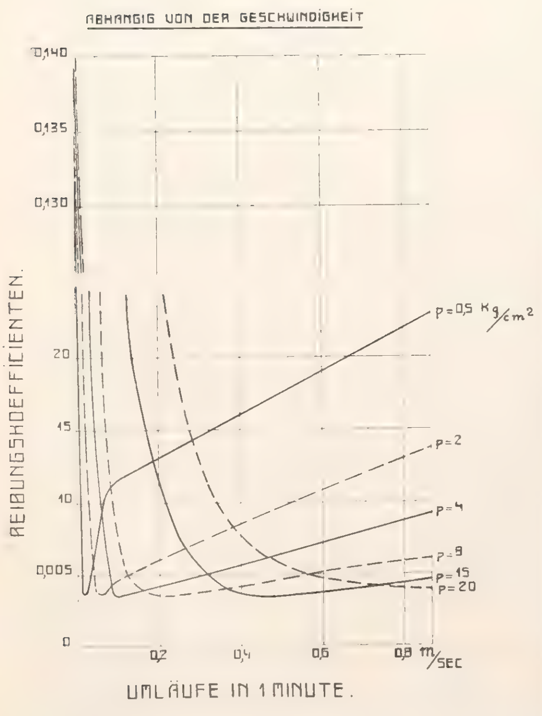


Fig. 3. Gleitlagerwiderstand abhängig von der Geschwindigkeit. Nach Stribeck. Z. d. V. d. J. 1902, S. 1341.

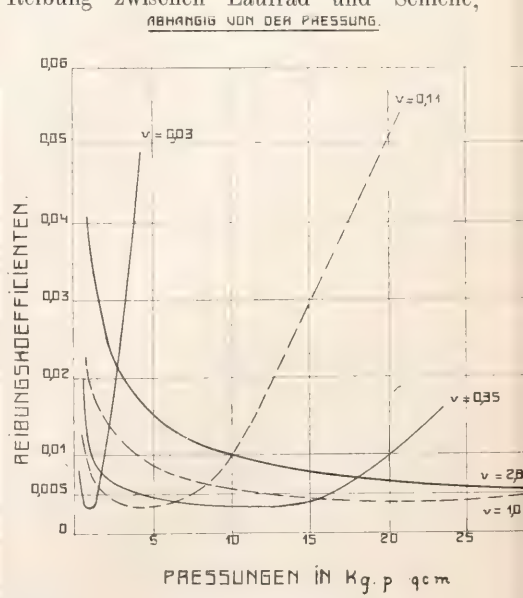


Fig. 4. Gleitlagerwiderstand abhängig von der Pressung. Nach Stribeck. Z. d. V. d. J. 1902, S. 341.

treibt man einfach das Laufrad durch einen Motor an; wird aber die Steigung so groß, daß das Laufrad auf der Schiene gleiten würde, dann ist man gezwungen, die Laufbahn mit einer Zahnstange auszurüsten und an dem Fahrzeug ein Zahnrad zu lagern, das in die Zahnstange eingreift und durch einen Motor angetrieben wird. Die Zahnstange muß so gestaltet sein, daß sie einen hohen Zahndruck mit großer Bruchsicherheit aushält, daß sie auch in Kurven anwendbar ist und daß sich weder Sand noch Eis in den Zähnen festsetzen kann. Sie wird darum als schmale Schiene aus gewalztem Stahl hergestellt, aus der die Zähne herausgefräst werden. Nach dem Vorschlag von Strub wird der Schienenkopf keilförmig so gestaltet, daß das Fahrzeug im Notfall sich mittels einer Zange an den Schienenkopf anklammern kann. Die Zahnteilung wird in der Regel zu 100 mm ausgeführt, die Breite des Kopfes zu 60 mm. Eine solche Schiene hält einen Zahndruck bis zu 7000 kg auf ein Zahnrad aus. Die Zähne werden dabei auf Biegung beansprucht, wobei die Biegungsbeanspruchung bis auf

$$k = \frac{7000.5.6}{6.7^2} \sim 700 \text{ kg cm}^2$$

steigt. Die meisten Bergbahnen arbeiten mit dem Element der Zahnstange.

2c) Zugseil. Die Zahnstange hat nur ein beschränktes Verwendungsgebiet, weil sie nur dann gebraucht werden kann, wenn der Motor auf dem Fahrzeug selbst aufgestellt werden kann. Da das Eigengewicht des Motors um so größer sein muß, je steiler die Fahrbahn und je größer die Geschwindigkeit ist, so ist die Aufstellung des Motors auf dem Fahrzeug unwirtschaftlich bei senkrechter Förderung. Um so geeigneter ist für solche Fälle das neben dem Laufrad wichtigste Element des Hebemaschinenbaues: das Drahtseil.

Solange man auf die Kette als Zugmittel angewiesen war, mußte man ein im Verhältnis zur Zugkraft sehr großes Eigengewicht in den Kauf nehmen; denn die Kette muß aus Rundeisen geschweißt werden, besteht also einerseits aus einem Stoff von verhältnismäßig geringer Festigkeit und erleidet andererseits wegen der gekrümmten Form der Kettenglieder außer der Zugbeanspruchung noch eine beträchtliche Biegungsbeanspruchung. Die Erfindung von Albert beruht auf dem Gedanken, Stahldrähte durch Verseilung mit einer Hanfseele zu einem biegsamen Zugkörper zu vereinigen, der aus einem Stoff von hoher Festigkeit und von solchem Gefüge besteht, daß nahezu reine Zugbeanspruchung auftritt.

Im geraden Trum verteilt sich die Belastung annähernd gleichmäßig auf die Querschnitte aller Tiegelstahldrähte (Bruchfestigkeit des ganzen Seils nur um etwa 10 v. H. kleiner als die Summe der Bruchfestigkeiten aller Drähte).

Im gebogenen Trum (auf den Seilrollen und Seiltrommeln) tritt zu der Zugspannung noch die Biegungsspannung. Letztere beträgt nach der Berechnung von Hrabak

$$\sigma = \frac{\delta}{D} \cdot \frac{E}{\cos^4 w}$$

für ein aus Litzen gedrehtes Seil, wobei δ die Drahtstärke, D der Trommeldurchmesser, E der Elastizitätsmodul des Drahtes und w der Flechtwinkel der Litze und des Seils ist. Bezeichnet man mit L die Länge eines Seilstückes und mit L_1 die Länge der Litze des Stückes, dann ist

$$\cos w = \frac{L}{L_1}.$$

Bei dem Aufwickeln des Seils auf die Trommel muß eine Biegungsarbeit geleistet werden. Der infolge unvollkommener Elastizität entstehende Arbeitsverlust ergibt einen Wirkungsgrad η, der sich nach Löffler durch einen Wälzarm f ausdrücken läßt:

$$\eta = \frac{1}{1 + \frac{f}{R}\left[1 + \frac{1}{e^{\mu\omega}}\right]}$$

Dabei ist R der Trommelhalbmesser, μ der Reibungskoeffizient zwischen Seil und Trommel und ω der umspannte Bogen.

Wird das eine Seilende an der Trommel befestigt, dann muß der Trommelmantel so groß sein, daß er die ganze Seillänge aufzunehmen vermag. Bei der Reibungstrommel wird das Seil in ein oder zwei Windungen umgeschlagen; das ablaufende Seiltrum muß dann durch ein Gewicht belastet werden, das groß genug ist, um Gleiten des Seils zu verhindern. Bezeichnet man die Belastung im aufzuwickelnden Seiltrum mit T, die Belastung im abzuwickelnden Seiltrum mit t und den Reibungskoeffizienten zwischen Seil und Trommel mit μ, dann muß

$$t > \frac{T}{e^{\mu\omega}}$$

sein. Dabei sind T und t die Summen der statischen und dynamischen Widerstände.

In dieser Formel kommt der Trommeldurchmesser nicht vor, es ist also scheinbar gleichgültig, wie groß dieser gewählt wird. Tatsächlich trifft dies nicht zu, weil der Reibungskoeffizient nicht unveränderlich sondern abhängig von der Pressung ist. Bezeichnet man als durchschnittliche Pressung zwischen Seil und Trommel den Wert

$$p_m = \frac{T + t}{2\ Rd}$$

wobei R der Trommelhalbmesser und d die Seildicke ist, so muß

$$p_m < 8 at$$

sein, wenn die Werte $\mu = 0,13$ für Drahtseil auf Gußeisen, $= 0,16$ für Drahtseil auf Eichenholz erreicht werden sollen.

3. Antrieb (Energiezufuhr). 3a) Kraftwerk auf dem Fahrzeug. Die für den Antrieb des Fahrzeuges notwendige Energie läßt sich diesem am einfachsten in Form von chemischer Energie (Kohle, Benzin) zuführen. Es muß dann das Kraftwerk auf dem Fahrzeug selbst untergebracht werden; dies kann nur geschehen, wenn Raum und Gewicht des Kraftwerks auf das Aeußerste beschränkt werden. Durch besondere Ausbildung des Kessels und der Dampfmaschine (Heizröhren, Blasrohr, Hochdruck, große Kolbengeschwindigkeit, Heißdampf) hat man auf der Dampflokomotive eine Leistung von 2000 PS. untergebracht, trotzdem die Breite und Höhe durch das Normalprofil der Eisenbahnen begrenzt ist und trotzdem das Gewicht nicht mehr als 14 t auf jede Achse betragen darf. In ähnlicher Weise hat man die Benzinmaschine durch besondere Ausgestaltung im Raum und Gewicht so beschränken können, das ein Renn-Kraftwagen eine Leistung von 100 PS. entwickeln kann, trotzdem seine Achsenbelastung nicht mehr als 7 t beträgt. Diese Benzinmaschinen von geringem Eigengewicht haben zugleich die Lösung des Flugproblems gebracht; Lenkballon und Flugmaschine wurden erst möglich, als diese leichte Kraftmaschine geschaffen war. Voraussichtlich wird der Benzolmotor auch die Kraftmaschine für leichte und mittlere Lokomotiven werden.

3b) Kraftwerk feststehend. Energieübertragung auf das Fahrzeug durch Drahtseil. Bei steiler oder senkrechter Bahn würde der Einbau des Kraftwerks in das Fahrzeug sehr unwirtschaftlich werden, weil die Kraftmaschine wegen des großen Geschwindigkeitswiderstandes sehr schwer werden müßte und weil das große Gewicht der Kraftmaschine mit gehoben werden müßte. In diesen Fällen muß die Kraftmaschine feststehend angeordnet und ihre Energie durch ein Drahtseil auf das Fahrzeug übertragen werden. Dies kann mit zwei verschiedenen Verfahren erreicht werden.

α) Das Fahrzeug wird an dem Ende eines Drahtseils befestigt, dessen anderes Ende an einer Seiltrommel fest gemacht ist, die durch die Kraftmaschine in dem einen oder anderen Sinn gedreht wird. Seil und Fahrzeug führen in diesem Fall eine hin- und hergehende Bewegung aus. In dieser Weise arbeiten Personenaufzüge, die eine senkrechte Bahn mit einer Geschwindigkeit bis zu 2 m-sk und mit einer Leistung bis zu 200 PS. durchlaufen, ferner Fördermaschinen, die eine Geschwindigkeit bis zu 20 m-sk bei einer Leistung bis zu 2000 PS. erreichen, und Bergbahnen, die sich auf einer geneigten Bahn mit einer Geschwindigkeit bis zu 9 m-sek und einer Leistung bis zu 1000 PS. bewegen.

β) Die Seilübertragung ist auch dann vorteilhaft, wenn auf einer wagrechten oder geneigten Bahn von mäßiger Länge (bis zu etwa 50 km) eine gleichmäßige Förderleistung erreicht werden muß. In diesem Fall wird aber nicht ein hin- und hergehendes sondern ein endloses, stetig in einer Richtung umlaufendes Drahtseil benützt, das mit einer oder mehreren Umschlingungen über ein Paar Seilscheiben gelegt ist, von denen die eine durch die Kraftmaschine stetig in gleichem Drehsinn angetrieben wird. Die Fahrzeuge, die bei dieser Uebertragung stets in großer Anzahl vorhanden sind, werden vermittels besonderer Klemmvorrichtungen so an das Drahtseil angeklemmt, daß sie sich in Abständen von etwa 30 bis 50 m folgen, und daß sie zum Zweck der Beladung und Entladung von dem Seil gelöst werden können. Diese Anordnung findet man bei den Ketten- und Seilbahnen der Bergwerke, die auf Schmalspurgleisen laufen und bei den Hängebahnen, die ein ausgespanntes feststehendes Drahtseil als Schiene und ein stetig unlaufendes Zugseil als Uebertragungsmittel benützen. Diese Bahnen sind wagrecht oder geneigt mit Steigungen bis zu 45^0 angelegt und arbeiten mit Geschwindigkeiten bis zu 2 m-sk und mit Leistungen bis zu 250 PS.

3c) Kraftwerk feststehend. Energieübertragung auf das Fahrzeug durch elektrischen Strom. An Stelle des Drahtseils tritt hier die blanke Kontaktleitung, die den vom Kraftwerk erzeugten elektrischen Strom dem Elektromotor zuführt, der auf dem Fahrzeug aufgestellt ist. Die erreichbare Entfernung steigt mit der Höhe der Spannung: für Straßenbahnen genügt Oberleitung mit Gleichstrom von 600 Volt Spannung, für Vorortbahnen Stromzuführung durch eine dritte Schiene mit Gleichstrom bis zu 1000 Volt. Vollbahnen müssen mit Oberleitung und Einphasenstrom von 15000 Volt Spannung betrieben werden. Da der Elektromotor wenig Raum bedarf und da sich die Leistung auf mehrere Motoren verteilen läßt, so kann die Leistung einer elektrischen Lokomotive beliebig gesteigert werden: Leistungen von 4000 PS. auf einer Lokomotive sind bereits erreicht worden.

4. Bremsen (Energieabfuhr). 4a) Gewichte und Massen. Der Massendruck

eines D-Zuges von 11 Wagen bei einer Verzögerung von 0,6 wird $\frac{440}{9,81}.0,6 = 26,8$ t. Muß der Zug auf einem Gefälle von 1:40 halten, so kommt zu dem Massendruck der Gewichtsdruck mit $440.\frac{1}{40} = 11$ t, so daß die Bremsen einen Gesamtdruck von 26,8 + 11 = 37,8 t aufnehmen müssen. Hat der Zug dabei noch eine Geschwindigkeit von 25 km-st, so wird die Bremsleistung

$$37\,800 \cdot \frac{50.1000}{3600} \cdot \frac{1}{75} = 7000 \text{ P.S.}$$

Der Massendruck einer Fördermaschine mit 4,8 t Nutzlast und 50 t Totlast bei einer Verzögerung von 1,0 beträgt $\frac{4,8 + 50}{9,81}.1,0 =$ 5,5 t. Hierzu kommt das Gewicht der einzuhängenden Last mit 4,8 t, so daß ein Gesamtdruck von 5,5 + 4,8 = 10,3 t entsteht. Bei einer Senkgeschwindigkeit von 20 m-sk entsteht eine Bremsleistung von

$$10\,300.20.\frac{1}{75} = 2750 \text{ P.S.}$$

4b) Reibungsbremsen. Die Bremsarbeit wird meistens in Reibungsarbeit verwandelt. Die Reibungsbremsen müssen so gebaut sein, daß ein möglichst kleiner Teil dieser Reibung in Formänderungsarbeit und ein möglichst großer in Wärme umgesetzt wird und zwar so, daß die Temperatur unter der für die Materialien der Bremsen zulässigen Grenze bleibt. Die Reibungsbremsen bestehen stets aus einer auf die abzubremsende Welle gekeilten Bremsscheibe, gegen die Klötze oder Bänder aus weicherem Material als die Scheibe gepreßt werden. Bei Hebemaschinen meist Bremsscheiben aus Gußeisen mit Holzklötzen oder ledergefütterten Stahlbändern. Bei Eisenbahnen dienen die Stahlbandagen der Laufräder als Bremsscheiben, gegen die Klötze aus Gußeisen gepreßt werden.

Anpressung der Klötze an die Bremsscheibe durch ein Belastungsgewicht bei Hebemaschinen, durch Dampf bei Dampffördermaschinen, durch Druckluft bei elektrisch angetriebenen Fördermaschinen und bei Eisenbahnen. Abheben der Klötze bei Hebemaschinen durch einen Handhebel oder durch einen Elektromagnet. Letzterer muß so gebaut sein, daß er großen Hub besitzt: kegelförmiger Anker. Gegensatz zu Tragmagneten, die möglichst große Streuung besitzen müssen. Kurz geschlossene Bremsmotoren bei Wechselstrom.

4c) Kurzschlußbremsen. Die Bremsarbeit wird auch hier in Wärme umgesetzt aber nicht auf dem Weg über Reibungsarbeit sondern über elektrische Energie. Der Gleichstrommotor, der die Seiltrommel antreibt, wird beim Senken kurz geschlossen, wobei ein Regelwiderstand eingeschaltet wird, und arbeitet beim Senken als Generator. Der erzeugte Strom wird im Widerstand in Wärme umgesetzt.

4d) Nutzstrombremsen. Die Arbeit der sinkenden Last wird in nutzbaren Strom verwandelt. Diese Wirkung tritt ohne weiteres ein, wenn der Motor Nebenschlußwickelung hat, aber nur bei einer Senkgeschwindigkeit, die um etwa 10 v. H. größer als die Hubgeschwindigkeit ist. Durch Verstärken des Feldes läßt sich die Senkgeschwindigkeit bis auf etwa den vierten Teil verringern. Bei Anwendung der Leonardschaltung läßt sich die Senkgeschwindigkeit bis auf Null herunter regeln. In beiden Fällen fließt der Bremsstrom in das Netz und entlastet das Kraftwerk.

5. Ferntransport. 5a) Auf Schienen. Die schnelle Verbreitung der Eisenbahnen beruht auf zwei Elementen: auf der Stahlschiene und auf der Dampflokomotive. Die Stahlschiene löste die Aufgabe, eine genaue Bahn zu schaffen, die fest und hart genug war, um auf der winzigen Stützfläche des Laufrades eine Last von 7 t zu tragen und dadurch die Möglichkeit schuf, schwere Lasten mit einem Reibungswiderstand von nicht mehr als $\frac{1}{200}$ der Last zu bewegen. Die Dampflokomotive erfüllte die Bedingung, ein fahrbares Kraftwerk auf engstem Raum und mit geringstem Gewicht zu vereinigen. Die feststehende Dampfmaschine war zu Beginn des 19. Jahrhunderts in ihren wesentlichen Grundzügen ausgebildet; schon ein Jahrzehnt später war auch die Flußdampfermaschine fertig; die Lokomotive aber entstand erst nach weiteren zwei Jahrzehnten, nachdem es gelungen war, Kessel und Maschine auf das Aeußerste zusammenzudrängen.

Ist die Geschwindigkeit des Beharrungszustandes erreicht, der Massenwiderstand also Null geworden, und bewegt sich der Zug auf wagrechtem Gleis, also mit dem Gewichtswiderstand Null, so ist noch der Reibungs- und der Luftwiderstand zu überwinden. Auf Grund mehrfacher Versuche und Erfahrungen sind verschiedene Formeln für diese beiden Widerstände berechnet worden, die in Figur 5 graphisch dargestellt sind. Ein Gesamtbild des Widerstandes sowie der Geschwindigkeit und Leistung während einer ganzen Fahrt geben Figur 6 und 7.

5b) Auf Drahtseil. Die Anlage einer Eisenbahn ist um so kostspieliger, je bergiger das Gelände ist. Man kam daher frühzeitig auf den Gedanken, ein ausgespanntes Drahtseil als Schiene zu verwenden. Die Fahrzeuge

müssen in diesem Fall so gestaltet sein, daß sie an diesem Seil hängen. Als Stützen für das Drahtseil sind nur einzelne Maste erforderlich, die als Fachwerk aus Holz oder Eisen hergestellt werden. Die Entfernung der Maste wird in der Ebene nicht größer als 80 m gewählt, weil die Mastenhöhe des Seildurchhanges wegen sonst unwirtschaftlich groß gewählt werden muß. Bei Ueberbrükkung von Tälern und Schluchten ist die Mastenentfernung aber bereits auf 1100 m gesteigert worden. Eine solche Seilbahn gestattet Ueberschreitung des unwegsamsten Geländes auf kürzestem Wege, mit geringsten Grunderwerbskosten und Erdarbeiten, also mit sehr viel niedrigeren Anlagekosten als bei einer Eisenbahn.

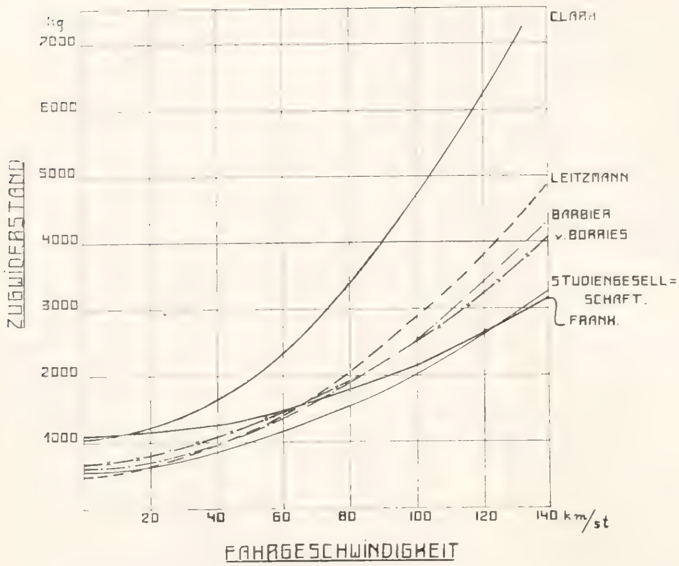


Fig. 5. Eisenbahnwiderstand. Z. d. V. d. J. 1913, S. 258.

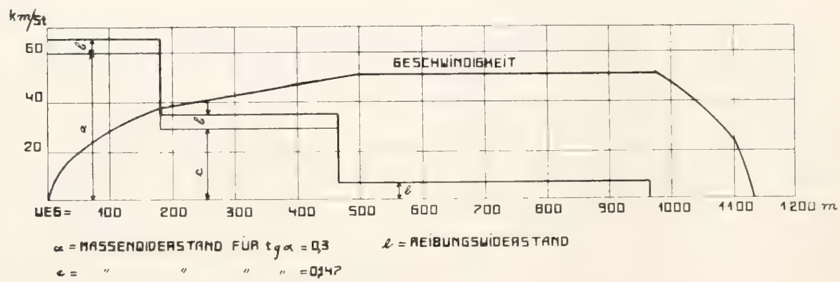


Fig. 6. Stadtbahnzug-Widerstand. Nach Obergethmann. M. d. B. B. d. J. 1913, S. 60.

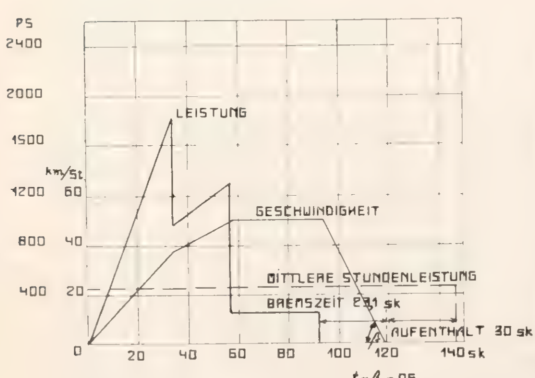


Fig. 7. Stadtbahnzug-Leistung. Nach Obergethmann. M. d. B. B. J. 1913, S. 60.

Wesentlich dabei ist möglichst gleichmäßige Verteilung der Last über die ganze Bahn durch Anordnung einer großen Zahl von Einzelwagen, die sich in Abständen von mindestens 30 m folgen und eine Tragkraft von höchstens 1000 kg besitzen. Der Antrieb kann entweder durch ein stetig umlaufendes Zugseil bewirkt werden, an das die Fahrzeuge angeklammert werden, oder durch je einen Elektromotor an jedem Wagen. Dem Tragseil wird durch ein Belastungsgewicht eine bestimmte Spannung -S- erteilt; der Durchhang -h- des leeren Tragseils hängt von dieser Spannung -S-, von dem Mastenabstand -a- und von dem Eigengewicht q ab:

$$h = \frac{q \cdot a^2}{8S}$$

Infolge der Einzellasten der Wagen nähert sich der Durchhang des Tragseils einer polygonalen Gestalt. Die Wagen laufen ab-

wechselnd abwärts und aufwärts; der Widerstand des einzelnen Wagens schwankt infolgedessen sehr: da aber alle Wagen an das gleiche Zugseil geklammert sind, so findet ein völliger Ausgleich statt. Die Antriebsmaschine hat daher nur den durchschnittlichen Widerstand sämtlicher Wagen zu überwinden.

5c) Auf Straßen. Der Widerstand ist hier in hohem Maße von der Beschaffenheit der Straße abhängig. Figur 8 zeigt den Rollverlust der Triebräder und Figur 9 den Rollverlust der Vorderräder eines 35 PS. Büssing - Armeelastwagens auf dem Prüfstand des Laboratoriums für Kraftfahrzeuge an der Technischen Hochschule zu Berlin. Man erkennt, daß der Rollverlust mit der Geschwindigkeit zunimmt. Figur 10 gibt den Wirkungsgrad der Triebradreifen (Vollgummi)

6. Umschlagverkehr mit unterbrochenem Betrieb. 6a) Nur senkrechte Bewegung. Aufzüge in Warenhäusern, Gasthöfen, Miethäusern werden meist so eingerichtet, daß das Gewicht der leeren Fahrzelle und das Gewicht der halben Nutzlast ausgeglichen ist. Es tritt dann sowohl beim Heben der größten Last wie beim Senken der leeren Fahrzelle als größter Gewichtswiderstand nur die halbe Nutzlast auf. Die Antriebsmaschine kann infolgedessen kleiner gewählt werden und erhält Belastung sowohl beim Heben wie beim Senken. Als Massenwiderstand macht sich vor allem der des Ankers der Elektromotors bemerkbar. Figur 11: Schema der Seilanordnung, Figur 12: Diagramm der Kräfte, Geschwindigkeiten und Leistungen beim Heben und Senken.

Fördermaschinen arbeiten fast immer mit zweitrümiger Förderung: es sind zwei Förderschalen vorhanden, von denen die eine hochsteigt, während die andere sich senkt. Es wird dadurch die Zeit des Senkens ausgenützt um gleichzeitig die andere Schale zu heben. Ferner gleichen sich die Eigengewichte der Schalen aus. Das wechselnde Gewicht des Seils wird durch ein Unterseil ausgeglichen. Figur 13: Schema der Seilanordnung. Figur 14: Diagramm

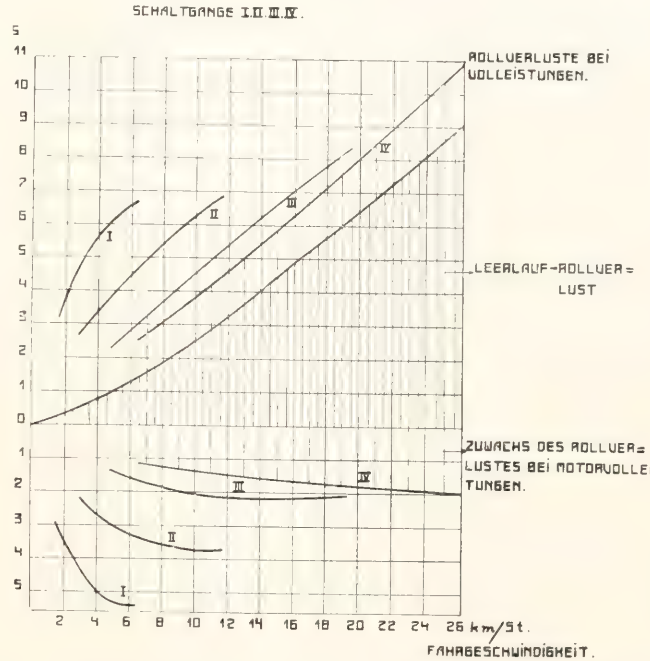


Fig. 8. Rollverlust der Triebräder. Nach Riedler. Wissenschaftliche Automobil-Wertung Berichte VI—X, S. 28.

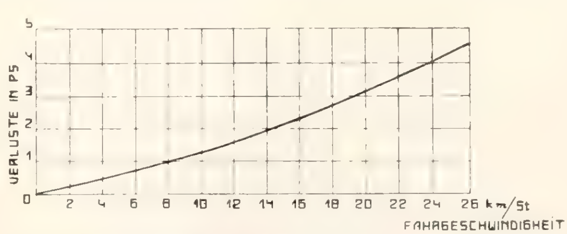


Fig. 9. Rollverlust der Vorderräder. Nach Riedler. Wissenschaftliche Automobil-Wertung Berichte VI—X, S. 30.

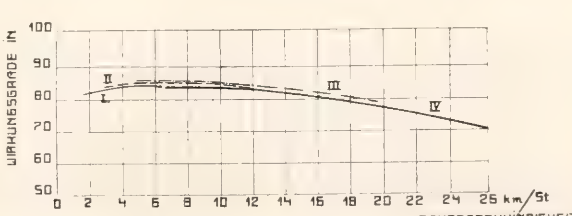


Fig. 10. Wirkungsgrad der Triebradreifen. Nach Riedler. Wissenschaftliche Automobil-Wertung Berichte VI—X, S. 30.

der Kräfte, Geschwindigkeiten und Leistungen.

6b) Senkrechte und gradlinig wagrechte Bewegung. Die Vereinigung dieser beiden Bewegungen läßt sich dadurch erzielen, daß auf einer Hochbahn ein Wagen — eine sogenannte Laufwinde — angeordnet

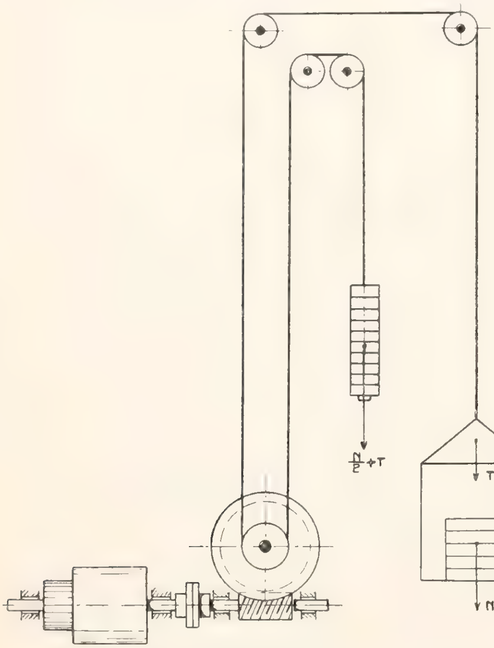


Fig. 11. Seilanordnung eines Aufzugs.

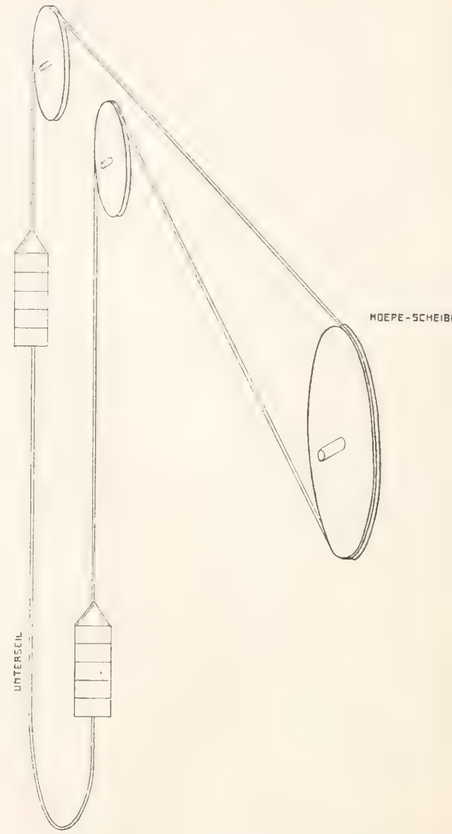


Fig. 13. Seilanordnung einer Fördermaschine.

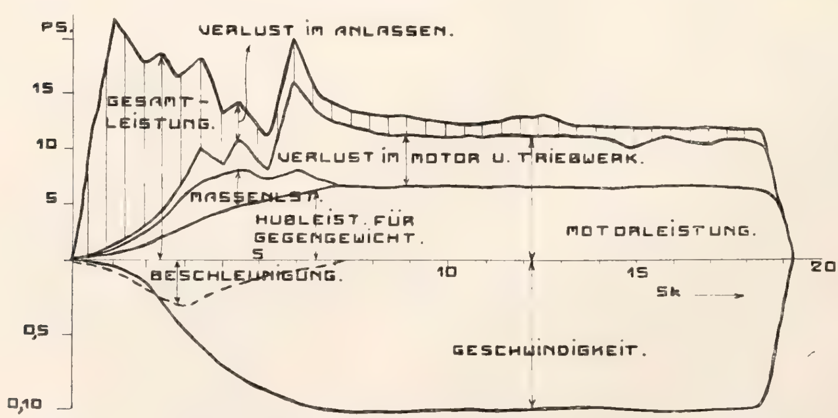


Fig. 12. Kräftewirkung eines Aufzugs. Elektrische Bahnen und Betriebe 1906.

wird, der eine Seiltromme für die zu hebende Last, einen Elektromotor zum Antrieb dieser Seiltrommel und außerdem einen zweiten Motor trägt, der die Laufrädeı antreibt. Das Eigengewicht der Laufwinde fällt um so größer im Verhältnis zur Nutzlast aus, je größer die Leistung des Hubmotors gewählt werden muß, das heißt je größer die Hubgeschwindigkeit sein soll. Das Eigengewicht vergrößert den Reibungswiderstand und den Massenwiderstand des Fahrwerks. Figur 15 zeigt die Widerstände eines Laufwindenfahrwerks.

Wird gefordert, daß die Last in zwei ver-

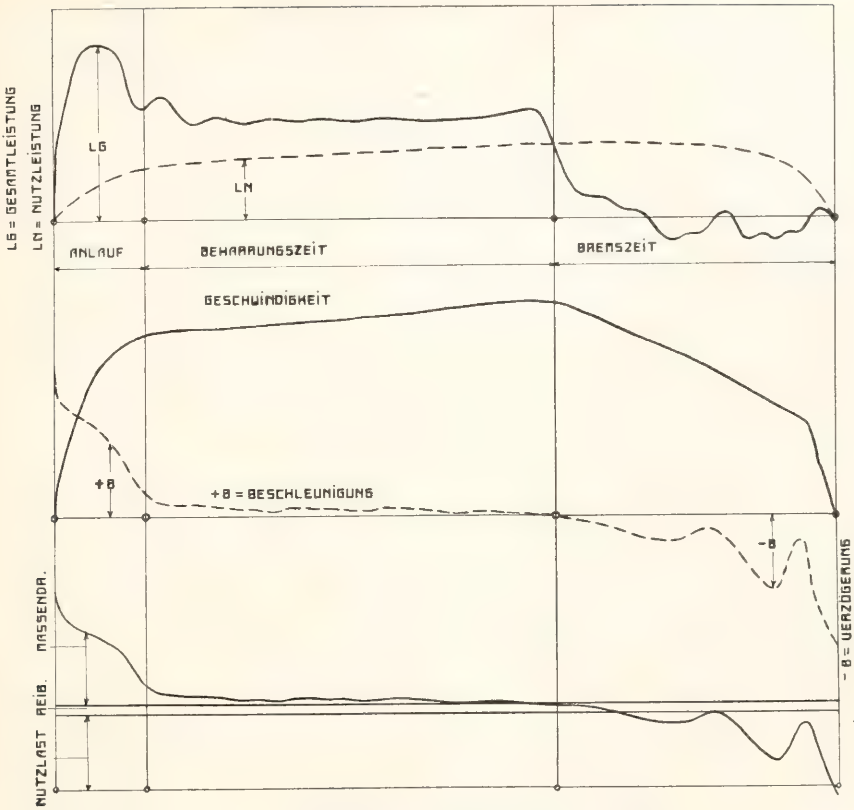


Fig. 14. Kräftewirkung einer Fördermaschine.

schiedenen wagrechten Richtungen bewegt werden kann, so muß die Laufwinde auf einer Brücke fahrbar sein, die ihrerseits auf einer Schienenbahn quer zur Bewegungsrichtung der Laufbahn verfahren werden kann. Das Eigengewicht des Laufkrans wächst mit seiner Spannweite und vergrößert den Reibungs- und Massenwiderstand des Brückenfahrwerks. Figur 16 gibt die Widerstände eines Laufkranfahrwerks. Brückenkrane unterscheiden sich von Laufkranen im wesentlichen nur dadurch, daß die Brücke nicht auf einer Hochbahn, sondern auf ebenerdigen Schienen läuft; zur Verbindung der Laufräder mit der Brücke sind Stützen erforderlich, deren Höhe etwas größer sein muß als die Hubhöhe der Last. Die Spannweite ist meist sehr viel größer als bei Laufkranen — 50 bis 100 m bei ersteren gegen 10 bis 30 m bei letzteren — während die Nutzlast beträchtlich kleiner ist — 4 bis 10 t bei Brückenkranen gegen 10 bis 150 t bei Laufkranen. Es werden daher hier die Eigengewichte ganz besonders groß im Verhältnis zur Nutzlast.

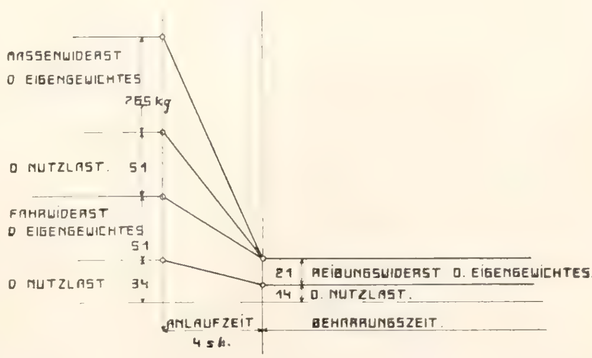


Fig. 15. Widerstände eines Laufwindenfahrwerks.

Fig. 17 stellt die Widerstände eines Brückenkranfahrwerks dar.

6c) Senkrechte und kreisförmig wagrechte Bewegung. In der einfachsten Form wird die Vereinigung dieser beiden Bewegungen dadurch verwirklicht, daß ein Kragarm an seinem inneren Ende um eine

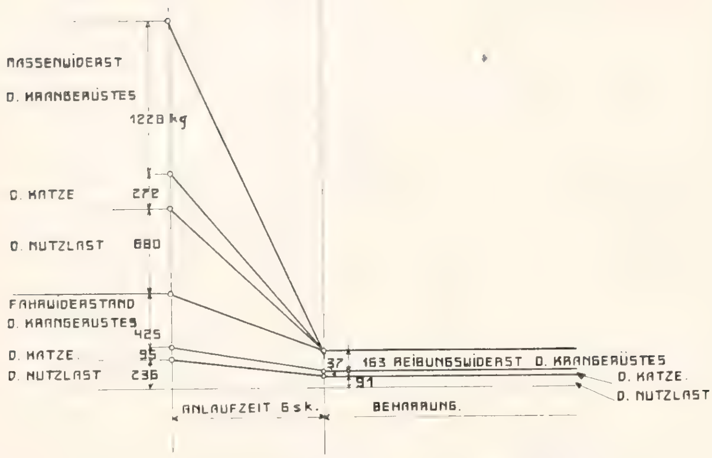


Fig. 16. Widerstände eines Laufkranfahrwerks.

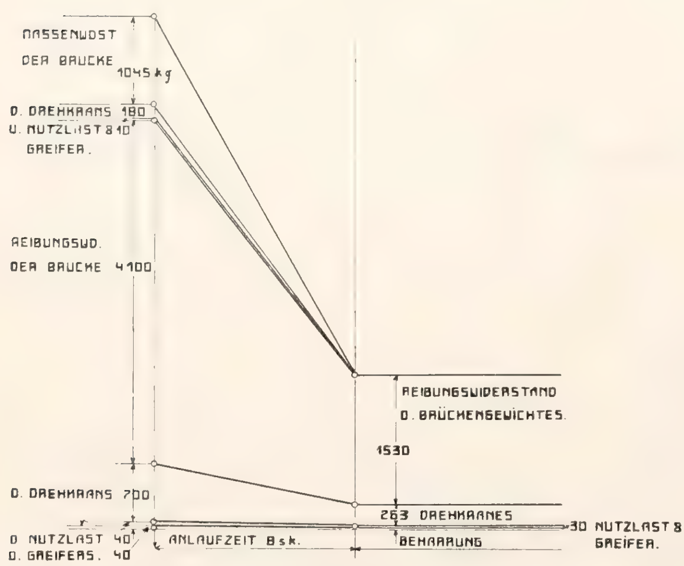


Fig. 17. Widerstände eines Brückenkranfahrwerks.

lotrechte Achse schwenkbar aufgehangen wird; das äußerste Ende des Kragarms trägt eine Seilrolle, von der das Seil nach abwärts zur Last und nach einwärts zu der am Kragarm gelagerten Seilrolle des Hubwerks geleitet ist. Die Schwenkbarkeit des Arms kann mit verschiedenen technischen Mitteln erreicht werden: Lagerung des Arms auf zwei übereinander liegenden senkrechten Zapfen oder auf einer wagrechten Kreisbahn. Die Reibungs- und Massenwiderstände der Schwenkbewegung hängen von der Art dieser Lagerung ab. Die Massenwiderstände sind bei Drehkranen verhältnismäßig klein, weil nur das Trägheitsmoment des Kragarms bezogen auf seine Drehachse zur Geltung kommt.

6d) Senkrechte, kreisförmig wagrechte und radiale Bewegung. Wenn die Seilrolle fest am Kragarm — dem Ausleger — gelagert ist, dann kann die Last nur eine Kreislinie im Grundriß beschreiben. Die Bestreichung einer Kreisfläche wird möglich, wenn zu der Schwenkbewegung eine Radialbewegung tritt. Letztere läßt sich dadurch erzielen, daß der Kragarm als Laufbahn ausgebildet wird, auf der eine Laufwinde in radialer Richtung gefahren werden kann. Der Massenwiderstand der Schwenkbewegung ist bei dieser Anordnung größer als bei der vorhergehenden, weil das Eigengewicht der Laufwinde das Trägheitsmoment des Auslegers beträchtlich vergrößert. Es eignet sich darum diese Anordnung nur für Drehkrane mit mäßiger Schwenkgeschwindigkeit. Bei der Radialbewegung nach dieser Anordnung bestreicht die Last eine wagrechte Linie; es sind daher nur Reibungs- und Massenwiderstände aber keine Gewichtswiderstände zu überwinden.

Ein anderes Mittel zur Herbeiführung einer Radialbewegung besteht darin, daß der Ausleger außer der Schwenkbewegung um die lotrechte Achse noch eine Kippbewegung um eine wagrechte Achse erhält, so daß die Auslegerspitze nicht nur einen wagrechten, sondern auch einen senkrechten Kreisbogen beschreiben kann. Hier wird bei der Radialbewegung nach innen die Last gleichzeitig gehoben; infolgedessen ruft diese Bewegung einen großen Widerstand hervor. Neuere Anordnungen vermeiden diesen zu-

sätzlichen Widerstand dadurch, daß durch geeignete Seilführung ein annähernd wagrechter Radialweg der Last erzwungen wird.

6e) Senkrechte, geradlinig wagrechte und kreisförmig wagrechte Bewegung. Diese Vereinigung von Bewegungen entsteht, sobald der Drehkran auf einer Laufbahn fahrbar ist oder sobald die Laufwinde eines Laufkrans mit einem um eine senkrechte Achse schwenkbaren Ausleger ausgerüstet wird. Im ersteren Fall erscheint das Ganze als fahrbarer Drehkran, im letzteren als Laufkran mit Ausleger. Naturgemäß wird das Eigengewicht des ganzen Krans groß im Verhältnis zur Nutzlast; demgemäß werden auch die Reibungs- und Massenwiderstände der Fahrbewegung beträchtlich.

7. Umschlagverkehr mit stetigem Betrieb. Bei allen Kranen bewegt sich der Haken, an dem die Nutzlast hängt, bezw. das gefüllte Fördergefäß abwechselnd in der Richtung der Lastförderung — beispielsweise aus dem Schiff nach dem Kai —, um dann den gleichen Weg leer zurückzulegen. Es findet also eine unterbrochene Lastförderung statt. Im Gegensatz hierzu beschreibt bei den stetigen Fördermaschinen der Behälter der Nutzlast einen ununterbrochenen Kreislauf; der Behälter wird an einer bestimmten Stelle des Kreislaufes gefüllt, legt dann ungefähr die Hälfte des Kreislaufes zurück, wird an bestimmter Stelle entleert und durchläuft dann die zweite Hälfte des Kreislaufes. Während bei der unterbrochenen Förderung der Lastbehälter während seiner Füllung und Entleerung stillsteht, wird er bei der stetigen Förderung während seiner Bewegung gefüllt und entleert.

7a) Vorwiegend wagrechte Bewegung. Die einfachste Anordnung ergibt sich sobald als Lastträger ein endloses Band — meist ein mit Gummi überzogenes Gewebe — gewählt wird, das von einer großen Zahl von Stützrollen getragen wird und durch die Endrolle angetrieben stetig in gleichem Sinn umläuft. Auf das obere Bandtrum wird an der Beladestelle das körnige oder stückige Fördergut in stetigem Strom aufgeschüttet, von dem Band weitergetragen und dort, wo das Band sich nach unten umbiegt, selbsttätig wieder abgeworfen. Das untere Bandtrum läuft leer zurück.

Die Eigengewichte des Bandes gleichen sich aus, weil das Band endlos ist. Die Massenwiderstände des Bandes selbst sind Null, weil das Band mit gleichförmiger Geschwindigkeit läuft. Der Luftwiderstand ist wegen der geringen Geschwindigkeit — 1 bis 2 m/sk — verschwindend klein. Es bleiben daher nur der Biegungswiderstand des Bandes und die Reibungswiderstände der Stützrollen, die durch die Nutzlast und durch die Eigengewichte des Bandes und der Rollen hervorgerufen werden; hierzu tritt der Gewichtswiderstand der Nutzlast an den Steigungsstellen des Bandes. Der Biegungswiderstand des Bandes wächst nach den Versuchen, die von Hanffstengel ausgeführt hat, nahezu in einfachem Verhältnis mit der Zugspannung des Bandes und nimmt ab in ungefähr einfachem Verhältnis mit zunehmendem Rollendurchmesser; außerdem wächst er mit zunehmender Geschwindigkeit und zwar rasch bis zu v = 1 m/sk und von da an langsam (Z. d. V. d. I. 1913 S. 446).

Da alle Widerstände klein sind, so ist der Energieverbrauch gering im Verhältnis zur Leistung, insbesonders wenn das Band lang ist.

Bei den Schnecken dient als Lastbehälter eine Rinne von halbkreisförmigem Querschnitt, in der das Fördergut durch eine stetig sich drehende korkzieherartig gewundene Blechspirale vorwärts geschoben wird. Die Widerstände sind auch hier im wesentlichen nur Reibungswiderstände. Während aber beim Transportband das Fördergut vom Lastbehälter — dem Bande — getragen wird, wird es bei der Schnecke im Lastbehälter — dem Schneckentrog — gleitend geschoben. Dazu kommt noch die Reibung des Fördergutes gegen die Spirale. Ist der Reibungskoeffizient des Fördergutes gegen die Trogwandung klein — so bei Getreide gegen Stahlblech — so bleibt der Reibungswiderstand mäßig groß; bei großem Reibungskoeffizienten aber wächst der Widerstand sehr beträchtlich. Bezeichnet man die Stundenleistung mit Q in t, die Förderlänge mit L und den Widerstand für 1 kg des Fördergutes mit w, dann wird der Kraftverbrauch

$$\eta = \frac{Q.l.w}{3{,}6.75}$$

Nach den Versuchen, die von Hanffstengel ausgeführt hat, wird der spezifische Widerstand bei einer Schnecke von 240 mm Durchmesser und 200 mm Steigung

w = 1,85 für Getreide
w = 2,2 für Kesselkohle
w = 3,0 für Koks

Zu dem Verlust in der Schnecke kommt noch der Verlust bei dem Vorübergang des Fördergutes an den Innenlagern der Schnecke.

Ein drittes Mittel für wagrechte Förderung körniger oder stückiger Stoffe bildet die Schüttelrinne. Sie ist wagrecht oder schwach in der Förderrichtung geneigt an Lenkern oder Rollen so aufgehangen, daß jeder Punkt der Schüttelrinne eine in der Förderrichtung schief aufsteigende Bahn hin und her zurücklegt, sobald die Schüttelrinne durch eine Kurbel angetrieben wird (Fig. 18).

Ueber den Vorgang gibt die Untersuchung Aufschluß, die Dipl.-Ing. von Hanffstengel in seinem Buch „Die Förderung von Massengütern" 1. Band S. 197 und durchgeführt hat.

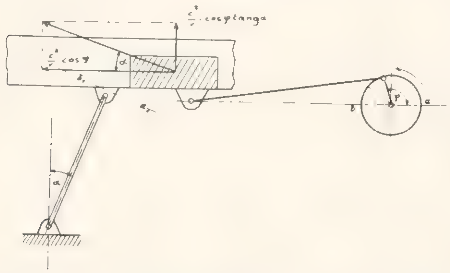


Fig. 18. Schüttelrinne nach von Hanffstengel. Die Förderung von Massengütern I. Bd. S. 197.

Die Horizontalgeschwindigkeit verläuft hiernach nach einer Sinuslinie $v' = c \sin \varphi$ (Fig. 19). Die Geschwindigkeit des Förder-

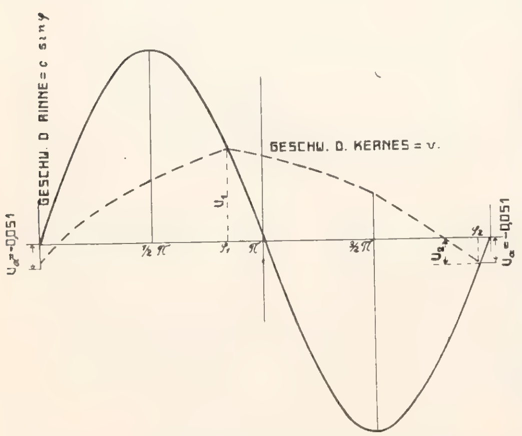


Fig. 19. Geschwindigkeitsdiagramm nach von Hanffstengel. Die Förderung von Massengütern I. Bd. S. 197.

gutes nimmt während des Hubes in Richtung der Förderung stetig zu bis nahe dem Hubende die Fördergeschwindigkeit v_1 gleich der Rinnengeschwindigkeit geworden ist. Von hier sinkt an die Fördergeschwindigkeit wieder und wird nahe dem Ende des Rückhubes gleich Null. Dann bewegt sich das Fördergut eine sehr kurze Zeit hindurch nach rückwärts, um von neuem durch die sich wieder vorwärts bewegende Rinne in der Förderrichtung beschleunigt zu werden. Die Geschwindigkeit der Fördergutes hat den Wert

$$v = \frac{r}{c} f \int_0^{\varphi} \left[g + \frac{c^2}{r} \cos \varphi \operatorname{tg} \alpha \right] d\varphi \quad .$$

Bei den Schüttelrinnen erfolgt die Relativbewegung des Fördergutes gegen die Rinne dadurch, daß die Bahn schräg zur Rinne gelegt wird. Bei dem Propellerrinnen nach Marcus wird die Relativbewegung des Fördergutes gegen die Rinne dadurch erreicht, daß die Rinne in der Förderrichtung zunächst langsam beschleunigt und dann so rasch verzögert wird, daß das Fördergut infolge seines Beharrungsvermögens auf der Rinne weiter gleitet. Der hierzu notwendige Geschwindigkeitswechsel der Rinne wird durch sogenannte Wurfgetriebe herbeigeführt. Ein solches wird beispielsweise durch eine Kurbel gebildet, die durch einen Motor mit gleichförmiger Geschwindigkeit um den Punkt A in Figur 20 gedreht wird. Auf dieser prismatisch gestalteten Kurbel ist eine Hülse C verschiebbar, die durch einen Lenker B in einem zu A exzentrischen Kreis geführt ist. An die Hülse C ist mittels einer Schubstange die Rinne angehangen. Bei der Vorwärtsbewegung der Kurbel steigt die Geschwindigkeit der Rinne angenähert nach einer Parabel 0 bis 4, wobei das Fördergut zusammen mit der Rinne gleichförmig beschleunigt wird. Vom Punkt 4 an tritt eine rasche Verzögerung der Rinne und vom Punkt 6 an ihre Rückwärtsbewegung ein, während das Fördergut mit der im Punkt 4 erlangten Geschwindigkeit weiter gleitet.

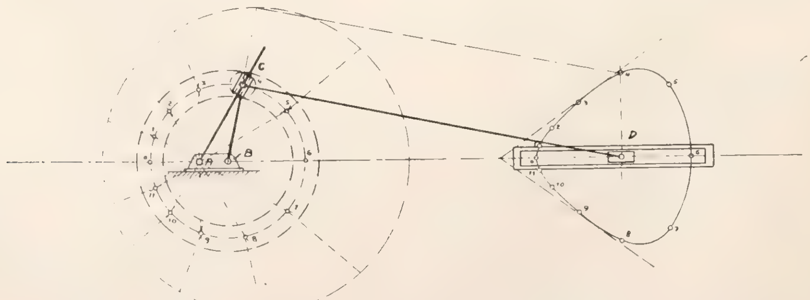


Fig. 20. Wurfgetriebe nach Marcus. Z. d. V. d. J. 1902, S. 1812.

Während die Schüttelrinnen mit kleinem Hub — 20 bis 50 mm — und großer Umlaufzahl — 200 bis 400 — laufen müssen, arbeiten die Propellerrinnen von Marcus mit großem Hub — 100 bis 300 mm — und kleiner Umlaufzahl — 50 bis 80 —.

7b) Vorwiegend senkrechte Bewegung. Die Becherwerke bestehen aus endlosen Bändern oder Ketten, an denen Becher aus Stahlblech starr befestigt sind. Das Fördergut strömt den nach oben gehenden Bechern zu, füllt diese und wird bis zum höchsten Punkt des Becherwerkes gehoben. Die Entleerung der Becher an dieser Stelle kann dadurch herbeigeführt werden, daß Geschwindigkeit und Becherabstand richtig gewählt werden; die Wurfparabel des Fördergutes aus dem obersten Becher muß über der Oberkante des nach abwärts vorausgegangenen Bechers liegen, damit das Fördergut nicht an diesen anprallt und herunterfällt. Neuerdings werden die Becher dicht aneinander gereiht und mit einer Rinne versehen, die das aus dem nachfolgenden Becher fließende Fördergut leitet. Der Kraftbedarf wird sehr durch die Schöpfarbeit im unteren Trog beeinflußt. Diese ist nach den Versuchen, die von Hanffstengel ausgeführt hat, am geringsten bei einer Umfangsgeschwindigkeit von 0,7 m-sk und nimmt mit der Becherteilung erst rasch und dann langsam zu.

7c) Wagrechte und senkrechte Bewegung. Das Becherwerk mit starr an den Ketten befestigten Ketten ist nur für senkrechte oder steil ansteigende Bewegung geeignet. Beliebige Bewegungsrichtung läßt sich dadurch erreichen, daß die Becher gelenkig an den Ketten befestigt werden und zwar so, daß ihr Schwerpunkt unter dem Aufhängepunkt liegt. Die Becher behalten dann ihre stabile Lage bei, gleichviel ob die Kette wagrecht oder senkrecht in beliebigem Wechsel geführt wird. Die Entleerung dieser Kippbecher wird durch einen Anschlag bewirkt, der jeden in seine Nähe kommenden Becher erfaßt und umkippt.

Die Becher werden mit Stützrollen ausgerüstet, die auf Schienen laufen, so daß die Reibungswiderstände klein werden. Durch Einschaltung von Kreuzgelenken läßt sich erreichen, daß die Becherkette nicht nur Kurven in lotrechter sondern auch in wagrechter Ebene durchlaufen kann; eine Becherkette dieser Art läßt sich in beliebig gekrümmter Bahn leiten.

Der Kraftbedarf setzt sich zusammen aus der Hubarbeit, aus der Reibungsarbeit der Laufrollen, aus der Reibungsarbeit der Kettenbolzen, aus der Reibungsarbeit in den wagrechten Kurven und aus der Reibungsarbeit des Antriebes.

7d) Veränderliche Förderbahn. Die bisher genannten Fördermittel setzen feste Bahnen voraus, die zur Führung der Bänder, Ketten und Becherwerke dienen. Durch Gelenke und Auszüge lassen sich zwar die Bahnen verändern aber nur in sehr engen Grenzen. Völlige Freiheit der Veränderung läßt sich erreichen, sobald man das Fördergut nicht durch feste Behälter sondern nur durch einen Luftstrom tragen läßt, in dem die Teilchen des Fördergutes schwimmen. Letzteres kann dann in Röhren beliebiger Krümmung und in biegsamen Schläuchen geleitet werden, so daß die Förderbahn beliebig verändert werden kann. Dieser Vorteil kommt besonders zur Geltung, wenn das Fördergut aus wenig zugänglichen Räumen — z. B. aus Schiffsräumen — herausgeholt werden muß. Der große Vorteil dieser allseitigen Beweglichkeit muß dadurch erkauft werden, daß nur ein Teil des Luftstromes nutzbar gemacht werden kann; ein großer Teil strömt an den Teilchen des Fördergutes vorbei, ohne Arbeit zu leisten. Der Kraftverbrauch ist naturgemäß größer als bei irgendeinem anderen Fördermittel; dieser wirtschaftliche Nachteil verschwindet aber gegenüber den Ersparnissen an Bedienungskosten.

Schlußbemerkung. Die im Vorausgehenden dargestellten Elemente des Transportmaschinenbaues sind nur die Bausteine, aus denen sich die Verkehrsanlagen zusammensetzen; in den meisten Fällen wirkt eine ganze Reihe solcher Elemente einheitlich zusammen. Da die verschiedensten Zusammenstellungen möglich sind, so wird das Gesamtbild der Transportmaschinen ein so vielgestaltiges und umfangreiches, daß seine Darstellung aus dem Rahmen eines Handwörterbuches weit herausfallen würde.

Literatur. ***v. Hanffstengel,*** *Förderung von Massengütern.* — ***Böttcher,*** *Krane.* — ***Stephan,*** *Luftseilbahnen.* — *Handbuch der Ingenieurwissenschaften. Der Eisenbahnbau.* — ***Lilge,*** *Hochofen-Begichtungs-Anlagen.* — ***Bansen und Teiwes,*** *Schachtförderung.* — ***Kammerer,*** *Fördertechnik einst und jetzt.*

O. Kammerer.

Traube

Moritz.

Am 12. Februar 1826 zu Ratibor geboren, studierte er in Gießen unter Liebigs Leitung und widmete sich später, durch seinen Bruder, den bekannten Kliniker angeregt, medizinischen Studien. Da er durch Familienverhältnisse gezwungen war, kaufmännisch tätig zu sein, konnte er sich nur

in einem bescheidenen Privatlaboratorium wissenschaftlichen Forschungen zuerst in Breslau, dann in Berlin hingeben, wo er am 28. Juni 1894 gestorben ist. Seine Experimentaluntersuchungen, die sich vielfach mit physiologisch-chemischen Fragen befassen, aber auch für die allgemeine Chemie von großer Bedeutung sind, verraten den scharfen Beobachter und genialen Denker. Die Abhandlungen allgemein chemischen Inhalts sind in Poggendorffs Annalen und in den Ber. d. d. chem. Ges. erschienen, die physiologischen in Virchows Archiv und im Centralbl. für die mediz. Wissenschaften, auch als Sonderschriften, z. B. seine „Theorie der Fermentwirkungen". Seine Ideen über Oxydation und Reduktion im Organismus führten ihn zu seinen bedeutsamen Forschungen über Aktivierung des Sauerstoffs, über die Bildung von Wasserstoffsuperoxyd bei verschiedenen Vorgängen, über die Autoxydation: Probleme, die noch immer von neuem bearbeitet werden. Besonders erfolgreich war seine Entdeckung der Bildung von Niederschlagsmembranen, die das wichtige Studium der Osmose und des osmotischen Drucks ermöglicht haben. Aus dem von Bodländer geschriebenen Nekrolog erfahren wir vieles über Leben, Eigenart und Wirken des merkwürdigen Mannes (Ber. 28, 1085; Ref.).

E. von Meyer.

Trebra

Friedrich Wilhelm Heinrich von.

Zu Altstadt in der Pfalz am 5. April 1740 geboren, besuchte v. Trebra als einer der ersten Studierenden die 1766 neu eröffnete Bergakademie zu Freiberg in Sachsen. Nach Abschluß seines Studiums erhielt er 1767 die Leitung der Silberzeche Marienberg, die durch seine Tüchtigkeit bald wieder prosperierte. 1780 trat er in hannoverschen Dienst, wurde Vizeberghauptmann in Zellerfeld und 1791 Berghauptmann in Clausthal. 1801 berief man ihn wieder nach Sachsen, wo er an die Spitze des sächsichen Bergwesens trat und es als Oberberghauptmann in Freiberg bis zu seinem Tode leitete. Er brachte den sächsischen Bergbau zu großer Blüte und erhielt wegen seines Verdienstes das Komthurkreuz des königlich sächsischen Zivilverdienstordens. Er starb am 16. Juli 1819 in Freiberg.

Neben seinen bergmännischen Studien beschäftigte er sich auch mit allgemeinen geologischen Problemen. In seinem Werke „Erfahrungen vom Innern der Gebirge" (Dessau und Leipzig 1785) finden sich Beobachtungen über die Temperaturverhältnisse im Erdinnern, über die Tätigkeit des Wassers, dessen Bedeutung bei der Neubildung und Umlagerung der Mineralien zuerst von ihm hervorgehoben wurde. Die chemische Geologie geht besonders auf ihn zurück. Neben Abhandlungen über die Erzgänge und ihre Entstehung ist noch sein zweibändiges Werk „Bergbaukunde" von Wichtigkeit, das er 1789 bis 1790 gemeinschaftlich mit J. v. Born herausgab. Es enthält in eingehender Weise alles das, was dem damaligen Stand der Wissenschaft entsprach.

Literatur. *Allgemeine Deutsche Biographie, Bd.* **XXXVIII**, *S. 550 bis 551 und Bd.* **LIV**, *S. 708 bis 709. — Geschichte der königl. sächs. Bergakademie in Freiberg, 1866.*

O. Marschall.

Trécul

Auguste-Adolphe-Lucien.

Geboren in Mondoubleau (Loir-et-Cher) am 8. Januar 1818. Er studierte in Paris Pharmazie und begann dort 1842 eine Reihe botanischer Veröffentlichungen. 1847 sandte ihn das Naturhistorische Museum nach Nordamerika, das er in 3 Jahren besonders im Westen bis Texas und Mexiko durchstreifte. Er kehrte darauf nach Paris zurück. Er lehnte alle angebotenen Aemter beharrlich ab, um sich ganz frei seinen botanischen Studien widmen zu können, und lebte so als Mitglied der Akademie zurückgezogen und ganz anspruchslos in einem Studentenzimmer bis zu seinem am 15. Oktober 1896 erfolgten Tode. Seine Bedeutung beruht in seinen ausgezeichneten anatomischen Arbeiten, die besonders das Wachstum der Bäume, die Milchsaftröhren, die Sekretgänge, die Gummi- und Schleimbildung, die Lokalisation des Gerbstoffs, die Entwickelung der Wurzeln und Blätter und viele andere Themen behandelten.

W. Ruhland.

Trembley

Abraham.

Geboren am 3. September 1700 in Genf, gestorben daselbst am 12. Mai 1784. Er vollendete seine Studien in seiner Vaterstadt und ging dann als Erzieher der Kinder des Grafen Bentinck nach Holland, wo er sich besonders mit der Biologie der Süßwassertiere, namentlich der des Süßwasserpolypen beschäftigte, der von Leuwenhoeck schon beschrieben, aber noch nicht genauer untersucht worden war. Nachdem Trembley als Erzieher des jungen Herzogs v. Richmond noch Deutschland und Italien bereist hatte, kehrte er 1757 nach Genf zurück, wo er 1860 Direktor der Stadtbibliothek zusammen mit Bonnet wurde.

Trembleys Experimente an Süßwassertieren haben seinerzeit großes Aufsehen erregt, kamen aber in Vergessenheit, bis sie die moderne Zoologie wieder ans Licht gebracht und als grundlegend anerkannt hat. Er war der erste, der die Teilung der Naiden beobachtete und der die Regenerationsfähigkeit des Süßwasserpolypen genau studiert hat.

Er hat auch schon die Umkehrversuche kleiner Teilstücke der Polypen gemacht, die erst viel später ihre Klärung durch M. Nußbaum erfuhren, der nachwies, daß die umgekehrten Stücke durch langsame Umkrempelung wieder in ihre natürliche Lage zurückkehren, um dann normal zu regenerieren.

Von seinen Werken, die nicht sehr groß an Zahl sind, seien angeführt: Mémoires pour servir à l'histoire d'un genre de polypes d'eau douce, à bras en forme de cornes, Leyden 1744 und Paris, 2 vol. mit prachtvollen Kupfern von Lyonnet; deutsch von Goeze, Quedlinburg 1775. Instructions d'un père à ses enfants sur la nature et la religion, Genf 1775, 2 vol. Außerdem eine Reihe von Abhandlungen naturwissenschaftlichen Inhalts in: Philosoph. Transactions 1742 bis 1757.

Literatur. *Mémoire sur la vie et les écrits d'A. Trembley. Neufchâtel 1787.*

W. Harms.

Treviranus

Ludolph Christian.

Geboren in Bremen am 18. September 1779. Er studierte von 1798 bis 1801 in Jena Medizin, und kehrte darauf als Arzt nach Bremen zurück. 1807 wurde er Professor der Medizin am Lyzeum daselbst. Inzwischen hatte er jedoch frühzeitig begonnene botanische Studien fortgesetzt, die ihm 1812 einen Ruf als Professor der Naturgeschichte nach Rostock verschafften. 1816 ging er in gleicher Eigenschaft nach Breslau und 1830 nach Bonn, wo er am 6. Mai 1864 starb. Seine pflanzenanatomischen Arbeiten zeichnen sich vor denen seiner Zeitgenossen vielfach durch das Hervortreten entwickelungsgeschichtlicher Betrachtung und gute Abbildungen aus. Er entdeckte die Interzellularräume, ohne freilich ihre Bedeutung als Luftwege zu erkennen, und machte manche richtige Beobachtung über den Bau des Holzes, der Gefäße usw. Weniger erfolgreich war er in seinen embryologischen Arbeiten. Auch eine Anzahl systematischer Monographien hat er verfaßt. Als sein Hauptwerk verdient die zweibändige „Physiologie der Gewächse" (Bonn 1835 bis 1838) erwähnt zu werden, in der auch seine Neigung zu historischen Arbeiten hervortritt.

W. Ruhland.

Triasformation.

1. Name und Stellung im Schichtensystem. 2. Verschiedenheit der Fazies. 3. Verbreitungsgebiete. 4. Gliederung der deutschen Trias. a) Buntsandstein. b) Muschelkalk. c) Keuper. 5. Die ozeanische Trias. 6. Gliederung derselben. a) Untere Trias. b) Mittlere Trias. c) Obere Trias. 7. Der paläontologische Charakter der Triasformation.

1. Name und Stellung im Schichtensystem. Der Name „Trias" wurde 1834 von dem schwäbischen Geologen und Hüttenmann F. v. Alberti als Zusammenfassung für die drei in Deutschland wohl unterschiedenen Glieder Buntsandstein, Muschelkalk und Keuper aufgestellt und fand allgemeine Annahme unter den Geologen, obgleich der Name mehr der Entwickelung der Schichten in Deutschland, als derjenigen in den Alpen und anderen Gegenden gerecht wird.

Die Triasformation bildet die erste Formationsgruppe im mesozoischen Zeitalter und steht zwischen der permischen Formation als dem Abschluß des Paläozoikums, und der Juraperiode als der nächstfolgenden mesozoischen Gruppe. Damit stimmt auch vollständig die Entwickelung der Lebewesen in jener Periode überein, indem wir einerseits ein Ausklingen der paläozoischen Formen und andererseits das Einsetzen und die Entwickelung neuer für das Mesozoikum charakteristischer Arten beobachten. Wie meistens ist die Abgrenzung nach oben und unten eine mehr oder minder künstliche und kommt nur dann deutlich zum Ausdruck, wenn die Grenze zusammenfällt mit starken Verschiebungen des Meeres resp. Landes (Transgressionen), während bei gleichbleibender Fazies die Grenze verschwommen ist. So wird es stets schwer fallen, eine scharfe Grenze zwischen dem Rotliegenden und Buntsandstein in der deutschen Entwickelung festzulegen, während diese ungemein scharf hervortritt, wenn zwischen diesen beiden terrestrischen Gebilden noch die marine Fazies des Zechsteins eingeschaltet ist. Ebenso ist die obere Grenze zwischen Keuper und Jura nur dann klar ausgebildet, wenn der obere Keuper gegenüber dem marinen Jura einen terrestrischen Charakter trägt; ist aber der oberste Keuper als marines Rhät entwickelt, so entstehen Meinungsverschiedenheiten, ob wir diese Schichten noch zur Trias oder schon zum Lias stellen sollen. Trotzdem ist aber die Zusammenfassung der Triasformation wohlberechtigt und deshalb auch allgemein angenommen.

Ohne zunächst hier auf die Entwickelung der Schichten einzugehen, möge nur im allgemeinen erwähnt sein, daß die Triaszeit einer Ruheperiode auf unserer Erdoberfläche entspricht, besonders gegenüber den stürmischen Zeiten am Ende des Paläozoikums. Während für das Perm gewaltige Verschiebungen der Erdkruste, verbunden mit Auffaltung von Kettengebirgen, lebhafter vulkanischer Tätigkeit und schroffem klima-

tischen Wechsel charakteristisch sind, lassen die Schichten der Trias auf überaus ruhige Ablagerungen, mit meist langsamen Transgressionen der Meere, einem gleichmäßigen, offenbar warmen Klima und auf nahezu gänzlichen Mangel vulkanischer Eruptionen schließen. Abgesehen von einigen wenigen Gegenden der Alpen und in Schottland mit Melaphyreruptionen und im Osten der Vereinigten Staaten mit der Dioriteruption am Hudson kennen wir so gut wie keine Eruptivgesteine aus dieser langen Periode.

2. Verschiedenheit der Fazies. Wie der Geologe in allen Formationen die Verschiedenheit der Fazies berücksichtigen muß, so haben wir auch innerhalb der Trias wohl zu unterscheiden zwischen den Ablagerungen im offenen Ozean — der ozeanischen Fazies — und den Absätzen in Binnenseen oder auf dem Festland — der terrestrischen Fazies. In keiner der mesozoischen Formationen tritt gerade dieser Unterschied so scharf hervor wie in der Trias und speziell die terrestrische Fazies spielt hier eine überaus wichtige Rolle, ja der Gang der geologischen Erkenntnis brachte es mit sich, daß diese zuerst erforscht und gewissermaßen als Normalentwickelung aufgestellt wurde.

3. Verbreitungsgebiete. Im ganzen nördlichen Zentraleuropa, speziell in Deutschland, haben wir zur Triaszeit einen wenn auch flachen Kontinent mit weiten Depressionsgebieten anzunehmen, in welchen es zu einer Inlandfazies kam, die selbst in den zeitweiligen Meeresablagerungen des Muschelkalkes einen lokalen Charakter trägt und die wir kurzweg als die deutsche Trias bezeichnen. Sie gehört zur nördlichen kontinentalen Fazies und diese selbst greift noch viel weiter, denn wir finden sie auch in den Vereinigten Staaten von Nordamerika wieder, wo wir, wie bei uns und in England terrestrische Ablagerungen in Gestalt von roten Sandsteinen, Gips und salzreichen Mergeln finden, die auf ein trockenes Klima schließen lassen. Im Gegensatz hierzu weisen die südlichen Kontinentalbildungen, welche wir in Südamerika, Südafrika und der vorderindischen Halbinsel haben, auf ein feuchtes Klima hin, in welchem sich kohlenführende Ablagerungen ausbilden konnten.

Dieser terrestrischen Fazies steht nun die ozeanische oder alpine Fazies gegenüber, welche eine weit größere Verbreitung hat. Sie umfaßt die arktischen Gebiete von Eurasien mit Spitzbergen, den Bäreninseln und dem nördlichen Sibirien, das Mediterrangebiet mit den Alpen, Kleinasien und Armenien, ganz Zentralasien mit der indochinesischen (Salt Range und Himalaya) und der japano-sibirischen Provinz Noetlings, woran sich noch die südasiatischen Gebiete der Sundainseln und die freilich noch wenig erforschten australischen Triasablagerungen anschließen. Weiterhin haben wir ozeanische Trias im Westen von Amerika und zwar von Alaska bis Kolumbien und Peru reichend. Wollen wir alle diese uns erhaltenen und bekannt gewordenen ozeanischen Bildungen auf ein großes Triasmeer zurückführen, dann bekommen wir jenen gewaltigen, als „Thetys" bezeichneten Ozean, der unsere Erde schon in der paläozoischen und auch noch in der nachtriassischen Zeit beherrschte.

4. Gliederung der deutschen Trias. Entsprechend dem Gang der geologischen Forschung gehen wir bei Besprechung der Gliederung der Triasformation am besten von der deutschen Trias aus, obgleich diese, wie wir gesehen haben, den Charakter einer kontinentalen Binnenfazies darstellt.

4 a) Buntsandstein. Als unterstes Glied lagert der Buntsandstein, eine ausgesprochene Sandsteinformation von großer Gleichförmigkeit und einer Mächtigkeit bis zu 550 m. Die rote Färbung durch den Gehalt an Eisenoxyd herrscht sowohl in den Sandsteinen wie in den zwischengelagerten Tonen vor. Die Sandsteine selbst sind vorwiegend Quarzsandsteine mit wechselnder Korngröße; in den unteren und obersten Lagen überwiegt ein sehr feines Korn, im mittleren Buntsandstein wird es gröber, ja zuweilen stellen sich Konglomeratlager ein. Die Tone stecken entweder als Tongallen im Sandstein oder bilden geschichtete Zwischenlagen. Dazu kommen rings um den Harz in den unteren Stufen dolomitische Einlagerungen in Form von Rogensteinen.

Die Versteinerungen beschränken sich auf schlechterhaltene Steinkerne der Gervilleia Murchisoni und eines kleinen Phyllopoden (Estheria) sowie seltenen Knochenresten von Labyrinthodonten und Sauriern. Sehr charakteristisch sind in einzelnen Gegenden die als Chirotherium bezeichneten Fährten von Labyrinthodonten, die zusammen mit den Abdrücken von Regentropfen und Trockenrissen darauf hinweisen, daß die Gegenden bei der Bildung jedenfalls zeitweilig trocken lagen.

Deshalb hat auch die Anschauung über die Bildungsgeschichte viel für sich, daß die Hauptmassen der Sandablagerungen äolischer Natur sind und einer ungeheuren Sandwüste entsprechen, in welcher allerdings auch gelegentliche tropische Regengüsse und lokale Binnenseebildungen Ablagerungen durch das Wasser mit sich brachten. Erst gegen Ende der Buntsandsteinperiode treten marine Bildungen auf, welche den Uebergang zum Muschelkalk darstellen.

In Ermangelung von Fossilien beruht die Gliederung des Buntsandsteins im wesentlichen auf petrographischen Merkmalen. Man unterscheidet 1. unteren Buntsandstein mit vorwiegend feinkörnigen, tonigen und buntgefärbten Sandsteinen; 2. mittleren oder Hauptbuntsandstein mit den grobkörnigen Quarzsandsteinen und Konglomeraten und 3. den oberen Buntsandstein oder das Röt, in welchem neben feinkörnigem Sandstein Letten und Mergel vorwalten, welche im Norden und Osten von Deutschland einen marinen Charakter tragen.

4b) Muschelkalk. Als nächste Stufe der kontinentalen Trias haben wir die Binnenmeerablagerung des Muschelkalkes mit kalkigen Gesteinen in einer Mächtigkeit von 250 bis 360 m. Das Binnenmeer des Muschelkalkes war im wesentlichen auf Deutschland beschränkt und reichte von Schlesien, wo wohl eine Verbindung mit dem alpinen Ozeangebiet bestand, bis Lothringen; von dort aus führt ein Arm um den französischen Jura herum nach Südfrankreich in die Gegenden von Toulon und Montpellier. Weiterhin wurde auch noch Muschelkalk in Spanien und auf Sardinien festgestellt. Die Ablagerungen des Muschelkalkes bestehen vorwiegend aus dunkelgefärbten Kalken, Dolomiten und Mergeln, wozu sich noch im mittleren Muschelkalk Gips, Anhydrit und Steinsalz gesellt. Diese Steinsalzablagerung mit ihren Begleiterscheinungen deutet darauf hin, daß das an sich schon flache und seichte Binnenmeer eine Zeitlang der Austrocknung anheimfiel und zwar wahrscheinlich aus dem Grunde, weil die Verbindung mit dem offenen Ozean unterbunden war.

Dadurch bekommen wir auch eine natürliche Gliederung dieser Formation in drei Teile: 1. Der untere Muschelkalk, auch Wellengebirge, nach der gewellten Oberfläche mancher Schichten genannt, ist als das erste Stadium des gefüllten Binnenmeeres anzusehen. 2. Der mittlere Muschelkalk oder die Salz- und Anhydritstufe würde der Austrocknungsperiode entsprechen. 3. Der obere oder Hauptmuschelkalk umfaßt die Ablagerungen des aufs neue mit dem Ozean verbundenen und gefüllten Beckens.

Dementsprechend finden wir auch in dem unteren und oberen Muschelkalk einen großen Reichtum an Versteinerungen, die alle von Meerestieren herstammen, aber entsprechend dem Charakter einer Binnenmeerfauna mehr durch Reichtum der Individuen als der Arten ausgezeichnet sind. Zuweilen sind einzelne Kalkbänke mit Schalen von Muscheln so erfüllt, daß sie den Namen Muschelkalk rechtfertigen. Auffallenderweise fehlen Korallen und Spongien so gut wie vollständig. Unter den Crinoiden ist die Gruppe der Encriniden (Encrinus liliiformis) entfaltet und ihre meist zerfallenen Reste erfüllen zuweilen das Gestein (Trochitenkalk). Dieselbe Massenentfaltung zeigt zuweilen ein Brachiopode — Terebratula vulgaris — und einige Muscheln, unter welchen besonders die Myophorien als die Vorläufer der später so schön entwickelten Trigonien und die massenhaft auftretenden Gervillien zu nennen sind. Die beschalten Cephalopoden sind durch Nautilus und besonders durch die Ammonitengruppe der



Fig. 1. Encrinus liliiformis Lam. Oberer Muschelkalk. Nach O. Jaekel.

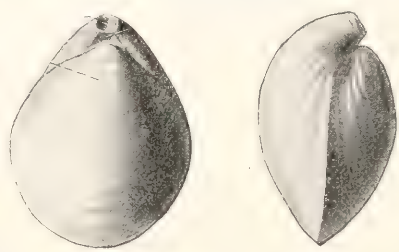


Fig. 2. Terebratula vulgaris Schl. Oberer Muschelkalk. Aus K. Walther.

Ceratiten vertreten mit dem Ceratites nodosus als bestem Leitfossil für den deutschen oberen Muschelkalk.



Fig. 3. Gervilleia (Hörnesia) socialis Schl. Oberer Muschelkalk. Aus K. Walther.

4c) Keuper. Die dritte Stufe der kontinentalen Trias ist der Keuper (der Name kommt aus dem Thüringischen „Kipper“ =

bröselndes Gestein). Im Gegensatz zum Muschelkalk haben wir es hier mit vorwiegend gips- und zuweilen salzhaltigen,



Fig. 4. Ceratites nodosus Schl. Oberer Muschelkalk. Nach Philippi, Ceratiten.

bunten Mergeln mit Mächtigkeiten von 250 bis 600 m zu tun, zwischen welchen einzelne Sandsteinzonen eingelagert sind. Diese Sandsteine enthalten stets Ueberreste von Landsauriern und sind demgemäß sicher als terrestrische Bildungen anzusprechen. Der untere feinkörnige Sandstein scheint eine Ablagerung trägfließender Flüsse zu sein, während wir den oberen weißen Arkosesandstein als äolisch verfrachtete Dünensande auffassen können. Schwieriger ist die Deutung der bunten Mergel, die zuweilen Bänke mit Brackwasser-Conchylien enthalten. Diese bestehen aus Anhäufungen kleiner Schalenkrebse (Estheria) oder dünnschaliger Muscheln (Anodonta) und lassen eher auf gelegentliche Ueberflutungen und Tümpelbildungen als auf die Ablagerungen in einem Binnenmeer schließen. Deshalb hat auch die Bildung der Gipsmergel als terrestrische subaerische Ablagerung am meisten Wahrscheinlichkeit. Bezüglich der Entstehungsgeschichte können wir uns denken, daß mit dem Abschluß der Muschelkalkperiode infolge Hebung des Landes ein Zurückdrängen des Meeres stattfand, wodurch sumpfige Niederungen entstanden, in welchen durch Wind und zuströmendes Wasser große Mengen von gips- und salzhaltigem Schlamm zum Absatz kamen, dessen Färbung infolge des heißen Klimas eine vorwiegend rote war. Bei vorgeschrittener Eindampfung des Wassers kam hier, etwa wie in den afrikanischen Schotts oder den asiatischen Binnenseen, Gips und Salz zur Ausfällung. Daß sich in dieser Sumpfwüste keine Flora und Fauna entwickeln konnte, ist natürlich und diese war deshalb an die gelegentlichen Einströmungen von Süßwasser gebunden, welche den Boden aussüßten und Pflanzen und Tierwelt gedeihen ließ. In den höheren Keuperstufen kommt der äolische Charakter immer mehr zum Ausdruck. Ein breiter Dünengürtel von grobem Sand (Stubensandstein) umgibt im Süden und Westen die nach Norden hin sich ausdehnende Niederung und eine Decke von lößartigem, also gleichfalls äolischem Ton (Zanclodonmergel) bildet den Abschluß der terrestrischen Gebilde. Dann folgt aber ein rasches Absinken und infolgedessen vielfach eine Transgression des offenen Meeres mit einer Fauna, die bereits die nächste Formationsstufe des Lias einleitet und die wir als oberen Keuper oder Rhät abtrennen. Wie schon bemerkt, wird diese Formation, z. B. von den franzözischen Geologen zum Lias gerechnet.

Infolge des mannigfachen Wechsels der Fazies ergibt sich eine reiche Gliederung unseres deutschen Keupers; wir unterscheiden folgende Stufen:

1. Lettenkohlengruppe oder unterer Kohlenkeuper. Uebergang vom Muschelkalk zum Keuper mit sogenannter paralischer, d. h. wechselnd terrestrischer und mariner Fazies und einer Mächtigkeit von 10 bis 30 m. In den marinen Schichten finden wir Dolomite mit ausgesprochener Muschelkalkfauna. Die brackische Fazies ist bezeichnet durch Schieferletten mit Anhäufungen von Schalenkrebsen und dünnschaligen Muscheln. Ausgesprochen terrestrische Fazies tragen die Sandsteine, mit Landpflanzen und Landsauriern. Der Name Lettenkohle rührt von einem in Thüringen und Südwestdeutschland ausgebildeten dünnen und technisch unbrauchbaren Kohlenflötz her.

2. Gipskeuper oder mittlerer Keuper. 300 bis 450 m mächtige bunte, gipshaltige Mergel in Lothringen mit Steinsalzablagerungen und allenthalben mit Sandsteinhorizonten, durch welche wir folgende Untergliederung bekommen:

Grundgipse und untere Gipsmergel	etwa 100—200 m
Schilfsandstein (feinkörniger Bausandstein)	0—35 m
Berggipse mit Lehrbergstufe	20—40 m
Kristallisierter oder Blasensandstein mit Semionotus	25—50 m

Stubensandstein mit Phytosauriern 40 bis 140 m
Knollenmergel oder Feuerletten mit Dinosauriern 15 bis 40 m

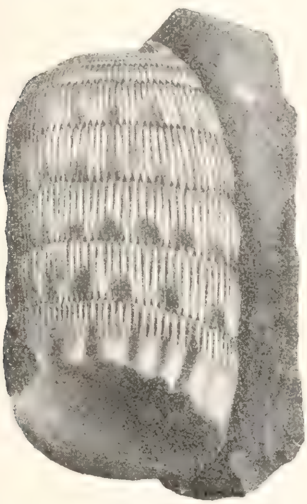


Fig. 5. Equisetum arenaceum Schimp. Schilfsandstein. Aus Lethaea mesozoica.

3. Der obere Keuper oder das Rhät. 10 bis 25 m mächtig, besteht aus feinkörnigem Quarzsandstein mit lettigen Einlagerungen, in welchen wir entweder eine ausgesprochene triassische Flora oder aber eine marine Fauna finden, deren Formen teils als Endglieder der triassischen, teils als Vorläufer der liassischen Arten aufzufassen sind. An Stelle dieser Bildungen tritt zuweilen auch ein nur wenige Zentimeter mächtiges sogenanntes Bonebed. Dieses bezeichnet eine stark aufgearbeitete Küstenanschwemmung mit zertrümmerten Ueberresten triassischer Fische, Labyrinthodonten und Saurier. Das Leitfossil der marinen Fazies, Avicula contorta, gibt uns einen

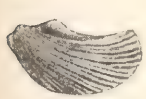


Fig. 6. Avicula contorta Portl. Kössener Schichten (Rhät).

wichtigen Anhalt für die Vergleichung der ozeanischen und kontinentalen Ablagerungen.

In den Gegenden der nördlichen kontinentalen Trias, welche vom Muschelkalkmeer nicht erreicht wurden, wie z. B. in Nordfrankreich und England, lagert der Keuper direkt auf dem Buntsandstein und bildet mit diesem zusammen einen gleichartigen Verband von roten Sandsteinen (new red sandstone) und bunten Gipsmergeln. Dasselbe gilt auch von der kontinentalen Trias Nordamerikas, die sich zwischen den Alleghanies und der atlantischen Küste und dann wieder im östlichen Felsengebirge ausbreiten. Rote, fossilleere Sandsteine (Newarksystem) werden von roten gips- und steinkohlenführenden Keuperschichten mit Pflanzen- und Saurierresten überlagert. In diesen treten in New Jersey mächtige Dioritergüsse auf, welche die berühmten Pallisaden des Hudson bilden.

In der kontinentalen Fazies der südlichen Hemisphäre zeigt sich ein viel größerer Anschluß an die vorangehende Dyasformation, wobei wir vorwiegend sandig-tonige und besonders kohlenführende Schichten mit der Clossopterisflora, so genannt nach dem Auftreten eines charakteristischen Farnkrautes, entwickelt finden. Man hat diese südliche Fazies als Gondwanasystem (Gond = Name eines alten Drawidastammes) bezeichnet, deren mittlere und obere Stufen der Trias angehören; neben diesem Namen laufen aber noch eine große Zahl lokaler Bezeichnungen, zumal da eine sichere Parallelisierung der Schichten noch nicht möglich ist. Die Ausdehnung dieser südlichen Fazies ist sehr groß, denn wir kennen sie nicht nur aus Ostindien und Südafrika (Karooformation), sondern auch aus Australien und Tasmanien und finden sie wiederum in Südamerika in den kohlenführenden Sandsteinen von Argentinien. Abgesehen von der reichen, über diesen ganzen weiten Distrikt verbreiteten Glossopterisflora in der unteren Trias und der Thinfeldia-(Farnkraut-)flora des Rhät sind besonders die seltsamen Landreptilien aus der Gruppe der Anomodontier und Theriodontier wichtig, die am häufigsten in der Karooformation Südafrikas gefunden wurden.

5. Die ozeanische Trias. Die Gliederung derselben ist ungleich schwieriger durchzuführen und die Parallelisierung mit der kontinentalen Fazies ist keineswegs in allen Teilen festgestellt. Bei der Beurteilung derselben müssen wir — man möchte beinahe sagen: leider — von den alpinen Gebieten als den am besten durchforschten ausgehen, und man spricht demgemäß auch von einer **alpinen Trias** im Gegensatz zur deutschen Trias.

Um zu erklären, daß z. B. im Muschelkalk zwei getrennte Meere und zwar im Norden das deutsche Binnenmeer, im Süden der offene Ozean lagen, sind wir zur Annahme einer gebirgsartigen Erhebung als Scheidewand zwischen den beiden Gebieten genötigt. Dieser von Gümbel als vindelicisches Gebirge bezeichnete Urgebirgsrücken ist zwischen dem Böhmerwald und dem südlichen Schwarzwald entsprechend

dem heutigen nördlichen Vorland der Alpen anzunehmen. Die Notwendigkeit einer derderartigen Annahme bleibt auch bestehen, wenn die Alpen in ihrer jetzigen Lage nicht autochthon sind, sondern gewaltige Schiebungen von Süden gegen Norden erfahren haben.

Entsprechend ihrer Entstehung im Meere finden wir in der alpinen Trias vorwiegend kalkige und mergelige Gesteine und die Fauna besteht im wesentlichen aus Meeresbewohnern, unter welchen die Korallen und Conchiferen, ganz besonders auch die Ammoniten, eine wichtige Rolle spielen. Große Schwierigkeiten bezüglich der Stratigraphie ergeben sich aber dadurch, daß je nach der Beschaffenheit des Meeresgrundes, der Tiefe und der Ufernähe ganz verschiedenartige Ablagerungen entstanden. Der rasche Wechsel der Fazies selbst an ein und demselben Ort wurde hervorgerufen und begünstigt durch Bodenbewegungen, welche schon zur Karbonzeit einsetzten, während der ganzen Triaszeit und in noch erhöhtem Maße am Ende des Mesozoikums und im Kainozoikum wirksam waren und schließlich zu gewaltiger Aufrichtung des Gebirges führten. Im Triasmeere kam in der littoralen Zone vorwiegend sandiges und toniges Material zur Ablagerung und an dieses schloß sich in dem offenen Meere eine Kalkfazies an, während die Tiefsee nur aus ganz geringmächtigen radiolarienführenden Kieselgesteinen bestand. Diese in gewissem Sinn normale Fazies wird aber unterbrochen durch ungeheure Riffbildungen, welche für die Alpen besonders charakteristisch sind und die in der mittleren und oberen Trias eine ausschlaggebende Rolle spielen. Diese Riffe sind einerseits phytogener Natur, woran sich besonders Kalkalgen aus der Gruppe der Codiaceen und Diploporen beteiligen, andererseits zoogener Natur unter hauptsächlicher Betätigung der Korallen. In dem ersteren Falle entstanden vorwiegend kalkige Massen, im zweiten führte, wie bei den heutigen Korallenriffen, die Beimengung von kohlensaurer Magnesia zur Ausbildung von Dolomiten. Welche Mächtigkeiten die Riffkalke und Dolomiten annehmen, ersehen wir aus den über 1000 m hohen Kalkmassen des Wettersteinkalkes und den Dolomiten von Südtirol, ebenso aber auch im Hauptdolomit und Dachsteinkalk der oberen Trias. Sie zeugen von großen lokalen Senkungen während der Bildung, denn anders können wir das rasche Heranwachsen der Riffe kaum erklären.

Bringen schon diese rasch wechselnden Verschiedenheiten der Fazies Schwierigkeiten für die richtige Erkenntnis und Parallelisierung mit sich, so werden sie noch wesentlich vermehrt durch die gestörten und vielfach verworrenen Lagerungsverhältnisse. Die gewaltigen gebirgsbildenden Vorgänge, welche sich im alpinen Gebiet abgespielt haben, waren mit entsprechenden Pressungen, Zerrungen und Stauchungen der Schichten verbunden, die nicht nur diese selbst aus ihrem Verbande und der ursprünglichen Lagerung herausrissen, sondern auch ihren Gesteinscharakter mehr oder minder stark, zuweilen bis zur Unkenntlichkeit veränderten und namentlich auch die Versteinerungen zerstörten. Die neuere alpine Geologie kommt zu der Anschauung, daß im alpinen Gebiet Deckenschübe von gewaltigem Ausmaß stattgefunden haben, so daß einzelne Schollen viele Hundert Kilometer verschoben und demgemäß aus ihrem Verband gerissen sein müssen. Durch diese Mischung von faziellen und tektonischen Einflüssen wachsen wiederum die Schwierigkeiten der Stratigraphie, und es ist wohl erklärlich, daß seit mehr als 60 Jahren ohne vollständig befriedigendes und sicheres Endresultat an der Klarlegung der alpinen Trias und ihrer Lagerung gearbeitet wird. Als besonders bedeutende Forscher sind zu nennen F. v. Hauer, D. Stur, C. W. v. Gümbel, E. v. Mojsisovics und A. Bittner.

In Ermangelung einer genauen Parallelisierung mit der deutschen Trias und der Unsicherheit über die Zusammengehörigkeit der einzelnen Faziesgebilde wurden die alpinen Schichten meist nach Lokalitäten und die Stufen nach den Namen der alten römischen Provinzen und Völkerstämme benannt. Mit Sicherheit können wir drei Hauptglieder auseinanderhalten, wobei die untere alpine Trias dem Buntsandstein, die mittlere dem Muschelkalk und die obere dem Keuper entspricht. Sichere Anhaltspunkte für den Vergleich einzelner Horizonte liefern freilich nur der obere Buntsandstein mit dem Leitfossil der Naticella costata, der untere Muschelkalk mit zahlreichen gleichartigen Formen, der Nodosuskalk, der sich in den sogenannten Buchensteiner Schichten Südtirols wiederfindet und das Rhät mit Avicula contorta.

6. Gliederung der ozeanischen Trias von unten nach oben. 6a) Untere Trias (alpiner Buntsandstein oder Werfner Schichten).

1. Seiser Schichten, vorwiegend graue sandige Gesteine mit Posidonomya (Pseudomonotis) Clarai.

2. Campiler Schichten, meist rote und tonige Gesteine, bei Berchtesgaden mit Gips und Steinsalz (sogenanntes Haselgebirge) mit Naticella costata und Ceratites (Tirolites) Cassianus.

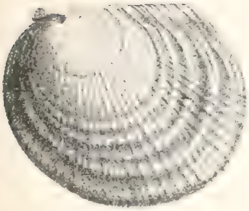


Fig. 7. Pseudomonotis Clarai Emmr. Werfener Schichten. Aus Lethaea mesozoica.

6 b) Mittlere Trias (alpiner Muschelkalk im weitesten Sinn).

1. Anisische Stufe, meist dunkle, dem deutschen Muschelkalk ähnliche Kalke oder auch dolomitische Riffazies mit Brachiopoden und Ceratites trinodosus.

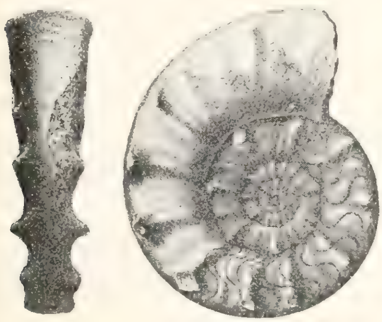


Fig. 8. Tirolites cassianus Qu. Werfener Schichten. Aus Lethaea mesozoica.

2. Ladinische Stufe. Bald mächtige Riffkalke (Wettersteinkalk) oder Dolomite (Schlern und Ramsaudolomit), bald dunkle Schiefer und Kalke, zum Teil mit großem Petrefaktenreichtum (Partnachschichten und Reiflinger Kalke der Nordalpen; Cassianer und Wengener Schichten, sowie Buchensteiner Kalke der Südalpen). In den Schiefern ist leitend Daonella Lommeli, in den Kalken Trachyceras Aon und Ceratites nodosus.

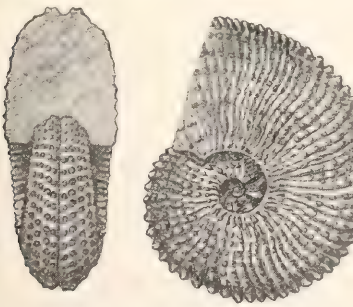


Fig. 9. Trachyceras Aon Mstr. Cassianer Schichten. Lethaea mesozoica.

6 c) Obere Trias (alpiner Keuper).

1. Karnische Stufe (Raibler Schichten). Vorwiegende Mergelfazies mit dunklen Mergelkalken und Dolomiten, sowie pflanzenführenden Sandsteinen; im Hallstattgebiet rötliche ammonitenreiche Kalke mit Trachyceras aonoides und Tropites subbullatus. In der Raiblerfazies ist besonders Cardita crenata und Myophoria Kefersteini leitend. Die letzteren, ebenso wie die Pflanzen der Lunzer Schichten zeigen Analogien mit den Formen aus dem unteren Keuper.

2. Norische Stufe, vorwiegend aus mächtigen, petrefaktenarmen Dolomiten (Hauptdolomit der Nordalpen) und aus massigen Riffkalken (Dachsteinkalk) bestehend. Dickschalige Megalodonten sind hier leitend.

3. Rhätische Stufe mit Avicula contorta. Auch hier haben wir zu unterscheiden zwischen Riffkalken (oberer Dachsteinkalk) und einer vielfach petrefaktenreichen Mergelfazies (Kössener Schichten), in welcher wir die Parallelen zum süddeutschen Rhät wiederfinden.

Diese Ausbildungsweise der alpinen Trias gilt im wesentlichen für die Ost- und Südalpen, während in den Westalpen neben ostalpiner Fazies Uebergänge zur kontinentalen Trias in Gestalt von sogenannten Roetidolomiten, Grauwacken und bunten gipshaltigen Mergeln (Quartenschiefer) auftreten. Um so schöner ist die alpine, d. h. ozeanische Fazies gegen Osten bis Albanien und Kleinasien zu verfolgen und diese Gebiete wiederum leiten über zu den weiten, bereits oben erwähnten asiatischen Provinzen und den Triasgebieten im Westen von Nordamerika. Allenthalben bilden neben der nahezu universell verbreiteten Pseudomonotis ochotica die verschiedenen Ammonitenarten wichtige Leitfossilien, nach welchen die einzelnen

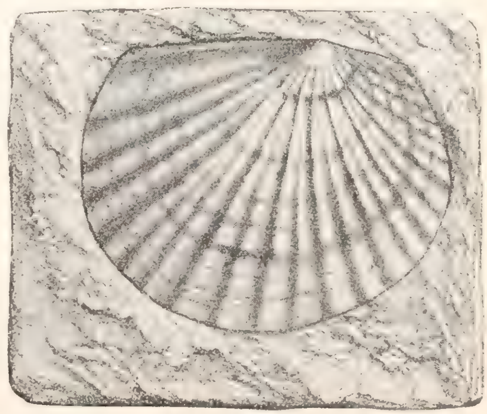


Fig. 10. Pseudomonotis ochotica. Sibirische Trias. Aus Lethaea mesozoica.

Stufen unterschieden werden. Außerdem behilft man sich aber auch noch mit einer Menge von Lokalbezeichnungen. Auffallend ist, daß die obere Trias ein viel größeres Verbreitungsgebiet aufweist als die untere und es ist dies nur zu erklären durch tiefgreifende Transgressionen zur Zeit der mittleren Trias.

7. Der paläontologische Charakter der Triasformation. Er ist natürlich nicht streng begrenzt und die damalige Lebewelt hängt ebenso mit der vorangegangenen der Dyas wie mit der des nachfolgenden Jura zusammen. Es ist eine allgemeine Beobachtung in der Paläontologie, daß die Flora in den geologischen Perioden auf die klimatischen und sonstigen Umwälzungen rascher reagiert, als die Tierwelt und demgemäß finden wir auch die Umformung der paläozoischen Flora in die mesozoische schon während der Dyaszeit im wesentlichen vollzogen. Insbesondere in der südlichen kontinentalen Trias setzt sich die untere (permische) Glossopterisflora ohne wesentliche Aenderung durch die Trias hindurch fort und erst im Rhät treten mit Thinfeldia und ähnlichen breitblätterigen Farnen (Dictyophyllum, Clathropteris a. u.) neue Elemente hinzu. Auch die Flora der nordischen kontinentalen Trias schließt sich ohne scharfe Grenze an das Rotliegende an, ist aber doch durch das Absterben der Sigillarien und Lepidodendren, sowie das Vorherrschen von echten Equisetazeen (Equisetum arenaceum), Cykadeen wie Pterophyllum, Nilssonia und Zamites, ferner araucarienähnlichen Koniferen (Voltzia) wohl charakterisiert. Unter den Farnen fehlen die Schlingfarne des Karbon und dafür sind breitblätterige Arten wie Danaeopsis und Dictyophyllum und Clathropteris reich entfaltet.

Die niedere Tierwelt haben wir natürlich in erster Linie in den ozeanischen Ablagerungen der alpinen Fazies zu suchen. Während uns die Protozoen und Spongien nur wenig bieten, macht sich bei den Korallen eine interessante Umformung der im Paläozoikum herrschenden Tetrakorallen und Tabulaten in die noch heute herrschenden Formenreihen der Hexakorallen bemerkbar.

Unter den Echinodermen sind die tesselaten Paläocrinoiden vollständig verschwunden und an ihre Stelle treten artikulate Formen, als deren wichtigste Encrinus zu nennen ist. Die Asteriden und Ophiuriden schließen sich gleichfalls mehr den neuen Formenreihen an, sind aber recht selten. Besonders wichtig ist das erste Auftreten von echten Seeigeln mit regulärem Bau (Cidaris), während die irregulären Formen noch vollständig fehlen und die paläozoischen Paläoechiniden verschwunden sind.

Die Brachiopoden haben zwar nicht mehr den großen Formenreichtum wie im Paläozoikum, zeigen aber doch noch viele Anklänge an die alten Formenreihen. So finden wir noch zahlreiche Vertreter aus der Familie der Spiriferen, wie Retzia



Fig. 11. Spirigera (Retzia) trigonella Schl. Alpiner Muschelkalk. Aus Lethaea mesozoica.

(R. trigonella), Spiriferina (Sp. uncinata und Sp. Mentzeli), Athyris (A. oxycolpos) und selbst die Familie der Produktiden ist noch durch die zierliche Koninckina Leonhardi vertreten. Die meisten dieser Gruppen fehlen dem späteren Mesozoikum, aber charakteristisch ist, daß schon in der Trias die Terebrateln und Rhynchonellen (Tereb. vulgaris und gregaria, Rhynchonella decurtata, subrimosa, cornigera u. a.) zu großer Entfaltung kommen und der Brachiopodenfauna ein jüngeres Gepräge verleihen.

Dem Zurücktreten der Brachiopoden entspricht eine Zunahme der Muscheln und Schnecken. Unter den Bivalven kommen einzelne Familien zu erstaunlicher Entfaltung, so daß sie zuweilen das ganze Gestein erfüllen. Unter den Einmusklern sind außer Lima (L. striata) und Pecten (P. laevigatus) besonders die Aviculiden mit wichtigen Leitformen, wie Avicula contorta, Monotis salinaria, Pseudomonotis Clarai und ochotica, Daonella Lommeli und Halobia rugosa, zu nennen. Bei den Zweimusklern treten die Sinupalliaten noch sehr zurück, dagegen sind die Integripalliaten sehr formenreich, besonders in den Familien Gervilleia (G. socialis und inflata), Megalodon (M. triqueter) und Myophoria (M. vulgaris, Goldfussi, Kefersteini u. a.).

Eine besonders wichtige Rolle spielen die beschalten Cephalopoden, welche wie im ganzen Mesozoikum eine großartige Entfaltung aufweisen. Obwohl sich die Formenreihen an diejenigen des asiatischen Perm anschließen und aus diesen hervorgehen, so nehmen sie doch bald in der Trias ein charakteristisches Gepräge an und bei der den Ammoniten eigenen raschen Veränderlichkeit der Schale werden sie zu vorzüglichen Leitfossilien. Unter den Nautiloideen beobachten wir ein Absterben der paläozoischen Orthoceren und an ihre Stelle treten Atractites und Aulacoceras, welche als Vorläufer der Belemniten angesehen werden können. Die Nautiliden selbst haben zum Teil in der ozeanischen Trias noch paläozoische Charaktere mit reich ornamen-

tierten Schalen bewahrt, während im deutschen Muschelkalk nur glatte Arten mit breitem Rücken (Nautilus bidorsatus) auftreten. Unter den Ammoneen ist wohl am wichtigsten die Gruppe der Ceratiten mit einfachem Bau der Lobenlinien. Hierher gehören die meisten Formen des deutschen Muschelkalkes, vor allem C. nodosus und semipartitus, aber auch eine große Anzahl alpiner Formen (C. trinodosus und cassianus). Neben den Ceratiten finden wir in der ozeanischen Facies als besonders wichtige Gattungen die mit Knotenreihen reich verzierten Trachyceraten (Tr. Aon und aonoides), die dicken, breitrückigen und gerippten Tropiten (T. subbullatus), die kugeligen,

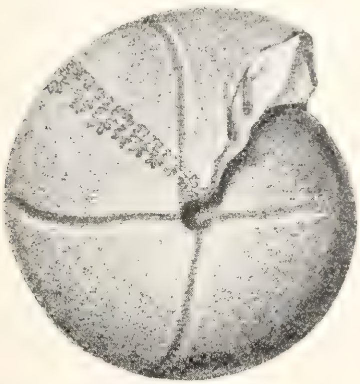


Fig. 12. Johannites Klipsteini Mojs. Hallstätter Kalk. Aus Lethaea mesozoica.

vorwiegend glatten Gehäuse von Arcestes (A. intuslabiatus), Cladiscites (C. tornatus), Johannites (J. Klipsteini) und die scheibenförmigen Gehäuse von Pinacoceras (P. Metternichi) und Ptychites (P. flexuosus). Alle diese, insbesondere aber die Pinacoceraten, zeigen einen recht komplizierten Bau der Suturlinien mit reich zerschlitzten Loben und Sätteln. Eine auffallende Erscheinung ist immerhin, daß wir unter den triassischen Ammoniten keine Familien bezeichnen könnten, welche etwa als Vorläufer der jurassischen Arten anzusehen wären. Die ganze Ammonitenfauna ist in sich abgeschlossen und scheint am Schluß der Trias auszusterben.

Unter den Crustaceen sind die Trilobiten vollständig verschwunden, dagegen treten die ersten langschwänzigen Krebse mit dem im oberen Muschelkalk nicht seltenen Pemphix Sueuri zum erstenmal auf. Massenhaft ist besonders in den limnischen Ablagerungen der oberen Trias das Auftreten kleiner Ostracoden (Bairdia) und Phyllopoden (Estheria).

Die Fische und natürlich noch mehr die Amphibien und Reptilien sind uns infolge des günstigeren Erhaltungszustandes viel mehr aus der kontinentalen als aus der ozeanischen Facies bekannt geworden. Auch bei ihnen macht sich der Umschwung der neuen Aera bemerkbar, indem die alten paläozoischen Arten verschwinden und die mesozoischen sich anbahnen. Unter den Selachiern sind besonders die Cestracionten mit Hybodus und Acrodus wichtig. Besonders charakteristisch ist die auch heute noch vertretene Gruppe der Dipnoer mit Ceratodus, dessen Blütezeit in die Trias fällt und dessen mächtig große, gefaltete Zahnplatten im oberen Muschelkalk und der Lettenkohle nicht allzu selten gefunden werden (Ceratodus Kaupi und runcinatus). Unter den Schuppfischen treten die heute herrschenden Teleostier noch sehr zurück (Leptolepis), während die Ganoidfische zahlreiche Vertreter mit heterocerker Schwanzbildung und glänzenden Schmelzschuppen liefern (Semionotus, Dapedius, Belonorhynchus).

Zu den Amphibien können wir trotz der Abweichung im Schädelbau die Stegocephalen stellen, deren Blütezeit in das jüngere Paläozoikum fällt, von denen aber auch noch die Trias eine Anzahl stattlicher Vertreter stellt. Wir können diese nach der gewundenen Struktur der Zähne als Labyrinthodonten bezeichneten Vertreter

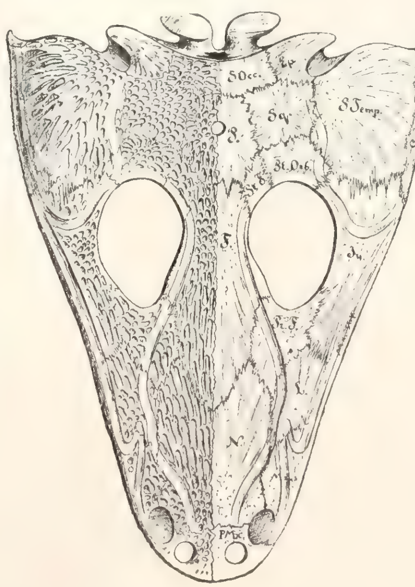


Fig. 13. Mastodonsaurus giganteus Jaeg. Lettenkohle. Nach E. Fraas.

als die letzten ins Riesenhafte ausgewachsenen Endglieder des großen paläozoischen Stego-

cephalengeschlechtes auffassen. Im Körperbau an die Lurche, zum Teil aber mit stark verkürztem Leibe (Plagiosternum) erinnernd, zeigen sie einen mit Hautverknöcherung vollständig bedeckten Schädel und drei große Brustplatten, welche gleichfalls als Hautverknöcherungen der Sternalregion aufzufassen sind. Schädel bis zu 1 m Länge und 0,75 m Breite weist Mastodonsaurus giganteus auf, aber auch der breitköpfige Metopias und Cyclotosaurus des Keupers muß eine Körperlänge von gegen 2 m erreicht haben, während die Buntsandsteinformen Trematosaurus und Capitosaurus an Größe zurückstehen.

Das größte Interesse beanspruchen zweifellos die Reptilien, denn bei ihnen kommt am meisten der Charakter der neuen mesozoischen Periode zum Ausdruck. Es beginnt mit der Trias die Blütezeit der Reptilien. Soweit unsere leider noch sehr lückenhafte Kenntnis ein Urteil über die Stammesgeschichte der Reptilien zuläßt, müssen wir die Abzweigung derselben von den Amphibien weit in das Paläozoikum zurückverlegen, denn schon im Perm zeigen einige Stämme eine hochgradige Differenzierung und was wir bis jetzt aus der Trias kennen, sind nicht mehr Stammformen, sondern schon mehr oder minder fertige Glieder der Hauptstämme, die zum Teil heute noch fortleben, zum Teil zu Ende des Mesozoikums aussterben.

Als älteste Ordnungen der Reptilien dürfen wir die Rhynchocephalen und Theromoren ansehen. Besonders die letztere Ordnung gelangt schon im Perm zu großer Entfaltung und liefert uns in der Trias eine Fülle hochspezialisierter Arten, die vorwiegend aus der Karooformation Südafrikas stammen. Es sind eigenartige Formen mit differenziertem Gebiß und hochbeinigem Körperbau, die als Theriodontier und Anomodontier bezeichnet werden und in mancher Hinsicht Anklänge an die Säugetiere verraten (Dicynodon, Oudenodon u. a.). Möglich, daß wir mit diesen auch die dem deutschen Muschelkalk eigentümlichen Placodontier vereinigen können, deren große Pflasterzähne im Gaumen auf eine Anpassung an das Wasserleben und Fressen von Schaltieren verrät. Auch die Schildkröten stehen vielleicht den Anomodontiern nicht ferne, sie sind aber im Keuper schon vollständig fertig entwickelt, denn es ist eine auffallende Tatsache, daß die Formen aus dem schwäbischen Keuper (Proganochelys und Proterochersis) einen pleurodieren Bau genau wie die heutigen Landschildkröten Afrikas aufweisen. Auch die im Keuper von Halberstadt neuerdings gefundene Schildkröte zeigt im wesentlichen schon den fertigen Typus dieser Landreptilien, wenn sich bei ihr auch noch eine Reihe altertümlicher Merkmale bemerkbar macht.

Die Ichthyosaurier sind in der Trias, soweit uns bekannt, schon vollständig als dieselben Meersaurier wie im Jura ausgebildet, wenn auch die triassischen Formen aus dem unteren Muschelkalk gewisse Abweichungen zeigen, die auf eine Abstammung derselben von Landreptilien hinweisen. Besonders schöne Funde liegen aus der alpinen Trias der Lombardei und von Spitzbergen (Mixosaurus), noch mehr aber aus den triassischen Ablagerungen Kaliforniens (Shastasaurus) vor. Den Uebergang von Landreptilien zu Meersauriern können wir besser bei den Sauropterygiern nachweisen. Wenn auch keine direkte Stammesverwandtschaft zwischen den triassischen Nothosauriern und den jurassischen Plesiosauriern vorliegt, so gehören sie doch zweifellos in eine gemeinsame Ordnung. Bei den Nothosauriern aber können wir recht gut die allmähliche Umformung des Skelettes durch Anpassung an das Wasserleben verfolgen (Neusticosaurus, Lariosaurus, Simosaurus, Nothosaurus) und der Höhepunkt dieser Anpassungsform ist im Plesiosaurus erreicht. Die Krokodilier fehlen uns noch in der Trias oder sind wenigstens nicht gefunden. An ihrer Stelle stehen die viel primitiver gebauten Phytosaurier (Mesorhinus, Belodon, Mystriosuchus) und die Aetosaurier (Aetosaurus ferratus), gepanzerte Echsen vom Aussehen der Krokodile, die sich besonders im Stubensandstein Schwabens und der oberen Trias Nordamerikas gefunden haben.

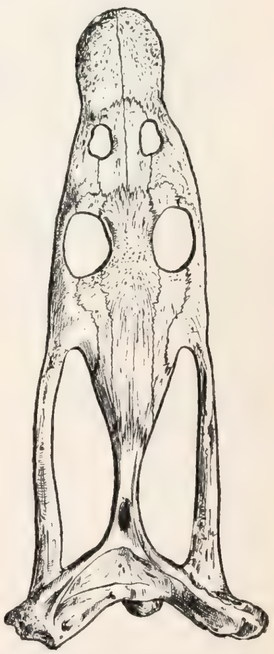


Fig. 14. Nothosaurus angustifrons H. v. Mey. Oberer Muschelkalk. Nach E. Fraas.

Die größte und auch formenreichste Familie der mesozoischen Saurier umfaßt die Dinosaurier und ihr gehören bekanntlich auch die größten bekannten Landreptilien an. Die weitgehende Spezialisierung

und auch das Riesenwachstum fällt jedoch erst in jüngere geologische Perioden (oberer Jura und Kreide). Aber auch aus der Trias kennen wir zahlreiche, zum Teil prachtvoll erhaltene Ueberreste, insbesondere aus dem oberen Keuper von Schwaben und Halberstadt. Sie gehören den Theropoden an, deren scharfschneidende Zähne den Fleischfresser erkennen lassen und deren Skelettbau eine Reihe primitiver Merkmale aufweist. Unter diesen haben wir schon sehr verschiedene Typen, die sich besonders in der Ausbildung und Benützung der Beine ausdrücken. Wir kennen eidechsenartig kriechende Formen (Thecodontosaurus), bei den meisten aber sind die Hinterfüße stärker entwickelt als die Vorderextremität und diese selbst war offenbar zum Zugreifen geeigneter als zum Gehen. Hierher gehören die immerhin schon recht stattlichen 6 bis 10 m langen Zanclodonten oder Plateosauriden aus den Knollenmergeln des Keupers. Noch viel extremer ist der Unterschied zwischen vorderen und hinteren Beinen bei den zierlichen, kaum ½ m hohen Procompsognathiden, welche aller Wahrscheinlichkeit nach eine hüpfende Bewegung mit ihren außerordentlich langen und schlanken Hinterbeinen gehabt haben.

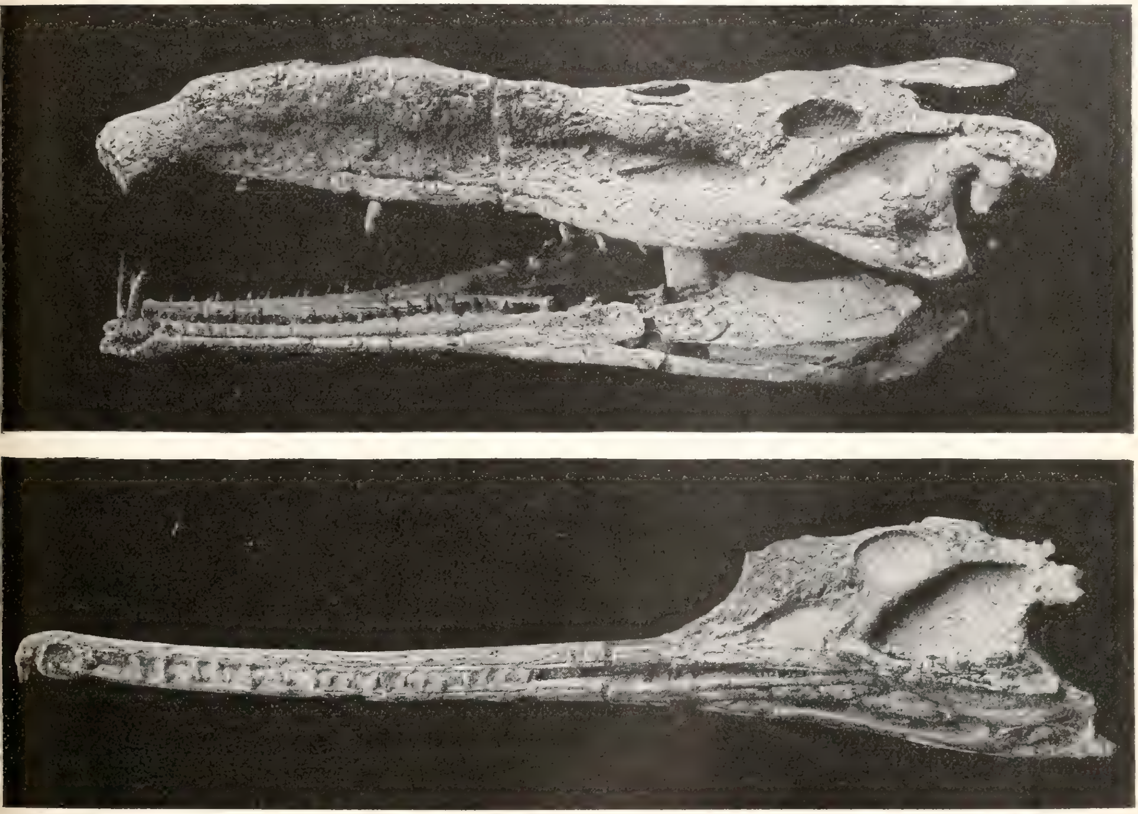


Fig. 15. Belodon Kapfii v. Mey. und Mystriosuchus planirostris v. Mey. Phytosaurierschädel aus dem Stubensandstein. Nach E. Fraas.

Während die Flugsaurier schon in der oberen Trias nachgewiesen sind, kennen wir noch keine Ueberreste von Eidechsen, Krokodilen, Schlangen und ebensowenig von Vögeln.

Dagegen fand sich in der Karooformation ein Schädelstück (Tritylodon) und im Bonebeed Schwabens und Englands kleine Zähnchen und Kieferreste (Triglyphus und Microlestes), welches als Säugetierreste angesprochen werden. Es sind dies die ältesten bis jetzt bekannten Säugetiere, welche mit ähnlichen Formen aus dem Jura und der Kreide in der Familie der Allotherien vereinigt werden. Das zierliche Dromatherium aus der oberen Trias von Nordcarolina trägt den Charakter einer kleinen Beutelratte.

Technisch verwertbare Mineralien. 1. Kohlen vom Charakter gasreicher und hochwertiger Steinkohlen finden sich sowohl in der nördlichen wie in der südlichen kontinentalen Trias. Zur ersteren gehören die Kohlenflötze der Newarkstufe im Bezirk von Richmond und Deepriver (Virginia, welche bis 10 und 15 m Mächtigkeit erreichen, zurzeit aber wegen technischer Schwierigkeiten noch wenig abgebaut werden. Aus der südlichen Region sind uns vielfache, aber noch wenig erschlossene Gebiete in Südafrika (Kohlengruben von Natal und Transvaal), Hinterindien, dem südlichen China (Hongkong) und der australischen Provinz bekannt, ebenso scheint auch Argentinien ausgiebige triassische Kohlenschätze zu beherbergen. — 2. Steinsalz findet sich in der unteren alpinen Trias bei Berchtesgaden und Hall, im mittleren deutschen Muschelkalk (Salinen von Heilbronn, Friedrichshall, Hall, Dürrheim) und im mittleren Keuper von Lothringen. — 3. Gips ist allenthalben im deutschen Muschelkalk und Keuper, zum Teil in großen Mächtigkeiten verbreitet, so daß sich eine blühende Gipsindustrie entwickeln konnte. — 4. Erze treten im allgemeinen zurück. Zu nennen sind die Bleierze (Knottenerz aus dem Buntsandstein bei Commern in der Eifel); die Blei- und Galmeinester im Muschelkalk von Tarnowitz in Schlesien, Wiesloch in Baden, Raibel und Bleiberg in Kärnthen; Zinnober aus der unteren alpinen Trias von Idria. — 5. Gesteine werden in ausgiebiger Weise, besonders in Deutschland verwendet und zwar spielt der Kalkstein des Muschelkalkes für die Zementindustrie eine wichtige Rolle (Rüdersdorf, Thüringen, Schlesien, Heidelberg, Lauffen a. N.). Der Buntsandstein und ebenso die Sandsteine der Keuperformation liefern ein vorzügliches Baumaterial.

Literatur. *Eine zusammenfassende Bearbeitung der Trias mit speziellen Literaturangaben findet sich in Lethaea geognostica. Herausgegeben von Fr. Frech. II. Teil. 1. Band: Die Trias. 1. Lieferung:* ***E. Philippi****, Kontinentale Trias. — 2. Lieferung:* ***F. Noetling****, Die asiatische Trias. — 3. Lieferung:* ***G. v. Arthaber****, Alpine Trias des Mediterrangebietes. — 4. Lieferung:* ***Fr. Frech****, Nachträge und Rückblick auf die Trias.*

E. Fraas.

Trichroismus.

Siehe den Artikel „Pleochroismus“.

Trockentäler.

Täler früherer Zeiten, die heute keinen Fluß mehr haben. An ihrer Vertiefung arbeitet der Wind (Wadis der Wüsten) aber auch die Regengüsse. Vgl. die Artikel „Atmosphäre“ und „Verwitterung“.

Tropfstein.

Vgl. den Artikel „Stalaktiten“.

Trum.

Sehr schmaler Gang. Vgl. den Artikel „Lagerungsform“.

Trümmergesteine.

Aus Trümmern anderer Gesteine bestehende Gesteine. Vgl. den Artikel „Gesteinseinteilung“.

Tschernosjom.

Gleichbedeutend mit Tschernosem. Die in Rußland weit verbreitete Schwarzerde ist ein mit Humus durchsetzter Löß. Vgl. den Artikel „Atmosphäre. Geologische Wirkung“.

Tuff.

Von Tophus = poröser Stein. a) Die zum Gestein verkitteten losen Auswurfsprodukte (Bomben, Rapilli, Sande, Aschen) der Vulkane. Vulkanische Tuffe, Traß. b) Poröse Kalksinterablagerungen auf Pflanzen usw. (Kalktuff, Travertin). Vgl. den Artikel „Karbonatgesteine“.

Tunicata.

1. Kurze Charakterisierung der Tunicaten. 2. Morphologie und Physiologie. a) Allgemeiner Körperaufbau. b) Haut. c) Verdauungsapparat. d) Zirkulationsapparat. e) Epicard und Perivisceralhöhle. f) Exkretionsorgane. g) Bindegewebe. h) Chorda. i) Muskulatur. k) Nervensystem. l. Geschlechtsorgane. 3. Embryologie und postembryonale Entwickelung. Generationswechsel. 4. System. 5. Biologie. 6. Geographische Verbreitung.

1. Kurze Charakterisierung der Tunicaten. Die jetzt als Tunicaten zusammengefaßten Tiere wurden lange Zeit hindurch als Mollusken betrachtet. Lamarck hat zuerst (1816) die Tunicaten als eine Gruppe aufgefaßt, die den Mollusken gleichwertig und neben sie zu stellen sei. Aber erst durch die glänzenden Untersuchungen Kowalevskys über die Entwickelungsgeschichte dieser Tiere (1866 und 1871) wurde eine sichere Einordnung derselben in das System der Tiere möglich gemacht, indem sie als Chordaten zu den Wirbeltieren in nähere Beziehung gebracht wurden. Jetzt werden sie mit den Leptocardiern und Vertebraten zusammen in den Tierkreis der Chordaten gestellt, von dem sie einen Unterkreis oder Kladus bilden.

Gemeinsam mit den übrigen Chordaten haben die Tunicaten nicht nur den Besitz der Chorda, sondern auch die Hauptzüge der Keimblattentwicklung, der ersten Organanlagen, die Verknüpfung der Respiration mit dem Vorderdarm, die gegenseitige Lagerung des Nervenrohres, des Darmes, der Chorda und des Herzens zueinander. Die Einordnung in die Chordaten oder Chordonier entspricht daher sicher den natürlichen Verhältnissen.

Auf der anderen Seite zeigen die Tunicaten sehr viel Eigentümlichkeiten, die ihnen eine sehr isolierte Stellung anweisen. In erster Beziehung gehört hierher die Beschränkung der Chorda auf den hintersten Rumpfabschnitt, den Schwanz (Urochordaten). Dazu kommt das Fehlen einer sekundären Leibeshöhle und jeder Metamerie, die mit der der Leptocardier und Vertebraten vergleichbar wäre; ferner die Ausscheidung einer gallertigen Cuticula von dem einschichtigen Epithel der Haut und die regelmäßige Umkehr der Blutzirkulation durch das Herz; endlich die große Bedeutung von Knospungsvorgängen und die Ausbildung eines ausgeprägten Generationswechsels.

Kurz charakterisieren würden sich die Tunicaten folgendermaßen lassen:

Chordaten, deren Chorda stets auf den Schwanzabschnitt des Körpers beschränkt bleibt und meist schon beim Ende des Larvenstadiums verloren geht, und bei denen keine sekundäre Leibeshöhle zur Ausbildung kommt. Das einschichtige Körperepithel scheidet eine gallertige Cuticula ab. Der Pharynx ist zu einem Kiemenkorbe umgewandelt, auf dessen Ventralfläche eine Endostyldrüse liegt. Das Herz treibt das Blut abwechselnd in entgegengesetzter Richtung aus. Knospung, Stockbildung, Generationswechsel weit verbreitet. Mit wenigen Ausnahmen Hermaphroditen. Benthonisch und planktonisch lebende Meerestiere. Etwa 1300 bis 1400 Arten, von denen nur etwa 100 pelagisch sind. Größe von ½ mm bis über 400 mm Rumpflänge[1]) bei den Einzeltieren schwankend. Die Kolonien können mehrere Meter Länge erreichen.

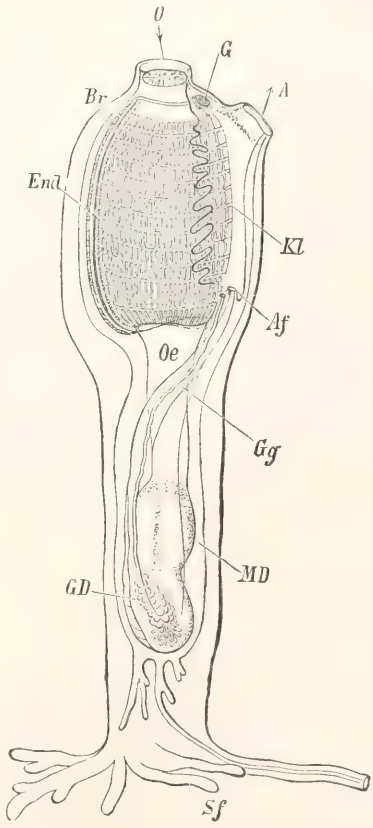


Fig. 1. Clavelina lepadiformis. O Mund, Br Kiemenkorb, End Endostyl, Oe Oesophagus, MD Magendarm, Kl Kloakenraum, A Auswurfsöffnung, Af After, G Ganglion, GD Genitaldrüse, Gg Ausführungsgang derselben, St Stolonen. Aus Claus-Grobben.

[1]) Die Planktontunicaten erreichen die geringsten Größen: Salpa vagina wird 190 mm groß, Bathochordaeus charon hat eine Rumpflänge von 25 mm (Schwanz 70 mm), während Molgula gigantea 330 mm lang wird und Boltenia elegans durch ihren langen Stiel über 400 mm Länge erreicht.

2. Morphologie und Physiologie. 2a) Allgemeiner Körperaufbau, Verwandtschaft. Verwandtschaft mit anderen Tieren und Leistung für das Leben der Tunicaten selbst sind die beiden Momente, welche die Gestaltung der Tunicaten wie aller Organismen beherrschen. Daher wird die phylogenetische und funktionelle Bedeutung jedes Organsystems stets auseinander zu halten sein und schon im allgemeinen Tunicatenbau zum Ausdruck kommen müssen. Das Charakteristische, was die Tunicaten von allen anderen Chordaten trennt, ist unbedingt das Fehlen der Chorda im Vorderrumpf und ihre Beschränkung auf den Schwanz. Damit hängt zusammen, daß sie überall fehlt, wo der Schwanz fortfällt (Fig. 1 bis 3) und nungen des Herzens herausgetrieben wird und vor allem die Ausscheidung einer mächtigen gallertigen Cuticula an der freien Fläche des einschichtigen Epithels der Haut. Diese Cuticula ist so charakteristisch für die Tunicaten, daß nach ihr die ganze Gruppe ihren Namen erhalten hat. Ueberall wo der Schwanz verloren ist, und trotzdem die freie Beweglichkeit erhalten bleibt, wird ferner der Atmungsdarm als fortbewegende Kraft benutzt, indem das Atemwasser durch einen muskulösen Peribranchialraum getrieben und aus der unpaaren Oeffnung desselben (Kloakenöffnung) mit Gewalt herausgestoßen wird. Diese Lokomotionsweise fehlt gleichfalls allen anderen Chordaten, doch besitzt Amphioxus sowohl Peribranchialhöhle wie eine unpaare Oeff-

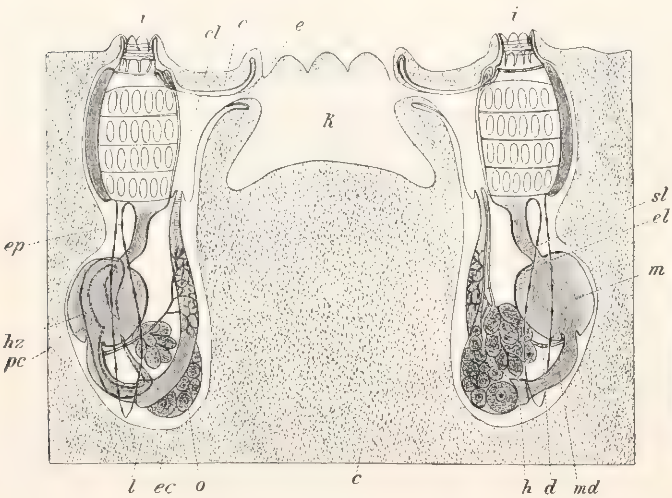


Fig. 2.

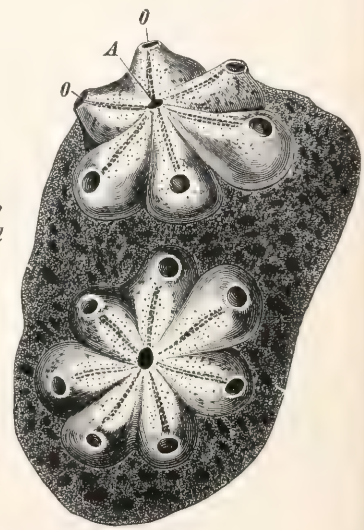


Fig. 3.

Fig. 2. Synascidienstock. Schematischer Durchschnitt durch einen Synascidienstock. Zwei einander gegenüberliegende, zu einem System gehörende Einzeltiere sind im Längsschnitt dargestellt. c gemeinsame Cuticula, k gemeinsame Kloake des Systems, l primäre Leibeshöhle, sl Samenleiter, i Mund, e Kloakenöffnung des Einzeltieres, cl Kloakenhöhle des Individuums, ep. Epikard, hz Herz, pc Perikard, ec Ektoderm, o Ovar, h Hoden, d darmumspinnende Drüse, md Mitteldarm, m Magen, el Eileiter. Aus Seeliger.

Fig. 3. Botryllus violaceus. O Mundöffnung, A gemeinsame Kloakenöffnung einer Individuengruppe oder eines Systems. Aus Claus Grobben.

daß letzterer vielfach wie ein Pendel am Rumpfe aufgehängt ist und nicht überall die gleiche Orientierung zum Vorderrumpfe besitzt. Die Chorda ist ausschließlich Stützorgan des Schwanzes. Dazu kommt zweitens das Fehlen des Coeloms und damit echter Myomeren, Nephridien und vom Coelomepithel entspringender Keimepithelien. Diesen negativen Merkmalen stehen dann als positiv gegenüber, einmal die merkwürdige Umkehr der Herzkontraktionen, durch welche das Blut abwechselnd ad- und abvisceral aus den beiden Oeffnung derselben. Allerdings fehlt dieser Höhle jede lokomotorische Bedeutung, die vielmehr der mächtig entwickelten Rumpfmuskulatur zukommt. Bei den Tunicaten mit Peribranchialhöhle mündet ferner der After dorsal aus, nur bei den Copelaten ventral wie bei allen anderen Chordaten.

Die Copelaten (Fig. 4) zeigen demnach den einfachsten Bau der uns von Chordaten überhaupt bekannt ist: Einschichtiges Hautepithel; dorsales Nervenrohr mit Gehirnblase; darunter gelegen im Vorderrumpf der Darm, der ventral vor der Schwanz-

wurzel frei ausmündet, im Schwanzrumpf die Chorda; ventral vom Darmrohr die Perikardblase, in welche das Herz noch nicht beutel- oder röhrenförmig eingesenkt ist; kein Peribranchialraum, kein Cölom, keine Metamerie und kein Gefäßsystem. Sind dies ursprüngliche Verhältnisse oder erst durch Anpassung an eigenartige Lebensbedingungen erworbene jüngere Bildungen? Beide Auffassungen sind verfechtbar. Eine Entscheidung ist nur möglich, wenn Rudimente einer früheren höheren Chordatenorganisation, also etwa der Peribranchialhöhle, der Vorderrumpfchorda, des Cöloms nachgewiesen werden können. Das ist aber bisher nicht gelungen. Daher sind wir darauf angewiesen, zu entscheiden, welche Annahme auf die wenigsten Schwierigkeiten stößt. Die Copelaten sind keineswegs einfache, wenig differenzierte Organismen, sondern im Gegenteil außerordentlich hoch der pelagischen und insbesondere der planktonischen Lebensweise angepaßte Formen. Die Ausbildung cuticularer Fangapparate, ohne welche die Tiere sich gar nicht würden ernähren können, zeigt das auf den ersten Blick. Diese Art der Nahrungsgewinnung kann nicht eine primitive gewesen sein; denn der Endostyl und die Wimperbänder der Kiemenhöhle zeigen, daß die Vorfahren der Copelaten entschieden wie Amphioxus und die übrigen Tunicaten durch Sedimentierung der im Atemwasser der Kiemenhöhle enthaltenen Nahrungskörper sich ernährt haben müssen. Nun zeigen die schwanzlosen Tunicaten gleichfalls keine ursprünglichen Verhältnisse, da der Enddarm auf die Dorsalfläche verlagert ist und auf die Wirkung einer festsitzenden Lebensweise, wie sie die Ascidien besitzen, hinweist. Nur Amphioxus kann in bezug auf den Vorderrumpf als wenig abgeändert betrachtet werden: der After mündet ventral aus, ursprünglich sogar terminal; die Peribranchialhöhle umschließt nur den Kiemenabschnitt des Rumpfes, der After bleibt außerhalb liegen; zugleich leben die Tiere auch planktonisch auf hoher See, wenngleich sie im geschlechtsreifen Zustande, wie es scheint immer, und meist auch schon als Jugendform benthonisch sind. Auch bei Copelaten kommt nun eine Hautduplikatur vor, welche den Vorderrumpf umgibt, und als „Kapuze“ von mir bezeichnet ist. Sie erhebt sich von dem Hinterrande der Oikoplastenzone und schiebt sich nach vorn oralwärts vor. Im

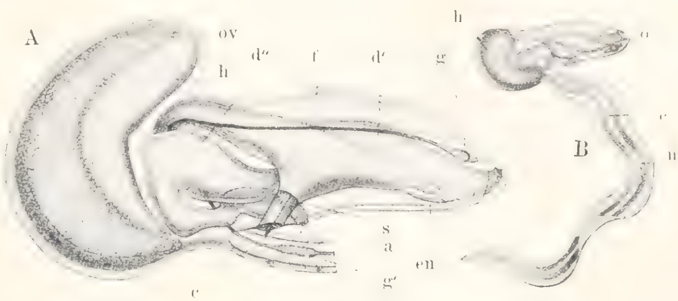


Fig. 4. A Oikopleura albicans und B Folia aethiopica. Seitenansicht. o Mund, ov Ovar, h Hoden, d′ Pharynx, d″ Magen, en Endostyl, f Wimperbogen, s innere Oeffnung des Kiemenganges, a After, c Chorda, m Schwanzmuskeln, g Hirnganglion mit anliegender Gehirnblase mit statischem Organ und mit dorsalem Nervenstamm der zu g′ dem 1. Schwanzganglion führt. Die Pfeile bezeichnen die Richtung der Wasserzirkulation. Aus Ihle.

Kapuzenhohlraum liegt der cuticulare Fangapparat oder die ganze Gehäuseanlage. Von der Peribranchialhöhle des Amphioxus unterscheidet sie sich dadurch, daß ihre unpaare Mündung vorn gelegen ist und die Mundöffnung umgibt und daß auch die Kiemengänge außerhalb liegen. Wir haben also 3 verschiedene Hautduplikaturen des Vorderrumpfes bei den niederen Chordaten zu unterscheiden:

1. Die Kapuze der Copelaten, in die weder Kiemen noch After sich öffnen und die lediglich ein Schutz für die Cuticularbildungen ist.

2. Die Peribranchialhöhle des Amphioxus, in die die Kiemenspalten, aber nicht der After, münden und die also nur dem Abflusse des Atemwassers dient, zugleich aber den Atemstrom von den Bewegungen des Tieres und des umgebenden Wassers unabhängig macht. Sie steht also im wesentlichen im Dienste der Atmung, doch entleeren sich zugleich in sie die Keimprodukte und die Nephridien.

3. Die Peribranchialhöhle der acopelaten Tunicaten, in die sowohl die Kiemenspalten wie der After münden. Auch Keimprodukte und Exkrete werden in sie entleert. Sie übernimmt hier also die Entfernung sämtlicher Produkte des Körpers, die fortzuführen sind: Atemwasser, Fäkalien, Harn, Keimzellen. Das ist ein deutlicher Hinweis darauf, daß sie erworben wurde von benthonischen festsitzenden Tieren.

Alle 3 sind selbständige Erwerbungen, deren Anlage auch ganz verschieden ist; bei den Copelaten entspringt die Hautfalte

einer ringförmigen den Vorderrumpf umgreifenden Linie, welche die hintere Grenze der Oikoplasten bezeichnet; bei Amphioxus legt sie sich in 2 Hautfalten an, die einander parallel laufend die Bauchfläche begrenzen; bei den acopelaten Tunicaten aber entsteht sie als taschenförmige Einstülpung der Haut des Vorderrumpfes. Phylognetische Bedeutung ist keiner derselben zuzuschreiben.

Die Gestalt des Körpers ist bei den Tunicaten von überraschender Einförmigkeit, sobald man sich stets gegenwärtig hält, daß der ganze Rumpf der Acopelaten nur dem Vorderrumpf der Copelaten zu vergleichen ist. Eine Tonnen- oder Zylinderform herrscht vor; an einem Pol der Rumpfachse liegt die Mundöffnung und dicht hinter ihr, die Dorsalfläche kennzeichnend, das Gehirn. Bei den Copelaten und Ascidien wird der andere Pol durch die Keimdrüsen gebildet, die hinter der Umbiegungsstelle des Darmrohres liegen und mit einer Ausnahme stets zwitterig sind. Am ausgeprägtesten ist die Tonnenform bei den pelagischen Acopelaten, deren Kloakenmündung an den hinteren Pol verlagert ist, da sie als Ausströmungsöffnung für das Lokomotionswasser dient. Die Zylinderform überwiegt bei den Copelaten und solitären Ascidien, bei denen entweder der Peribranchialraum fehlt oder die Kloakenmündung neben die Mundöffnung in die unmittelbare Nähe des oralen Poles verlagert ist.

Schon bei der Anlage im Ei fehlt die Chorda im Vorderrumpfe und bei den Copelaten ist auch der Schwanz von Anfang an um 90^0 gegen die Medianebene des Vorderrumpfes gedreht. Jedoch kommt bei den Larven der Ascidien auch der Fall vor, daß die Medianebene des Schwanzes mit der des Vorderrumpfes zusammenfällt und also die gleiche Orientierung wie bei den höheren Chordaten zeigt. Dagegen ist die Abknickung des Schwanzes gegen die Bauchfläche des Vorderrumpfes nicht von Anfang an vorhanden, fehlt vielmehr bei den Larven der Oikopleuren und Fritillarien anfangs gänzlich und bildet sich erst nachträglich aus. Bei manchen Ascidienlarven pendelt er indessen so frei am Vorderrumpfe, daß von einer bestimmten Orientierung kaum scheint geredet werden zu können. Wir können also 3 verschiedene Orientierungen des Schwanzes unterscheiden: 1. der Schwanz fällt in die Achse des Vorderrumpfes und teilt die Medianebene mit ihm, so bei der Larve von Botryllus violaceus. Beide Körperabschnitte verhalten sich hier also genau wie bei den höheren Chordaten. 2. Der Schwanz fällt zwar in die Achse des Vorderrumpfes, aber seine Medianebene ist um 90^0 gegen die des ersteren gedreht (so bei den Larven von Oikopleura und Fritillaria und bei der Larve von Synstyela incrustans). 3. Der Schwanz ist im spitzen Winkel zur Achse des Vorderrumpfes abgeknickt und um 90^0 gegen die Medianebene desselben gedreht (bei allen Copelaten). 2 und 3 sind Anpassungen an ganz besondere Verhältnisse des planktonischen Lebens, indem die Drehung aus dem Seitensteuer ein Höhensteuer macht und die Breitfläche des Schwanzes zugleich in den Dienst des Schwebens stellt, die Abknickung nach ventral und vorn aber dem Schwanze die Bedienung des Fangapparates ermöglicht. Nur in 1 haben sich daher ursprüngliche Verhältnisse erhalten, die deshalb wichtig sind, weil sie vollständig mit denen des Amphioxus und der Vertebraten übereinstimmen.

Zusammenfassend läßt sich also sagen, daß die Tunicaten ebenso wie Amphioxus Nachkommen sehr niedrig organisierter Chordaten sind, die sich nach ganz verschiedenen Richtungen hin einseitig entwickelt haben. Der Ausgangspunkt des Amphioxus vom Hauptstamm liegt erheblich höher als der der Tunicaten, da jener schon ein hochentwickeltes Cölom und metamere Gliederung besitzt, die den Tunicaten vollständig fehlen, oder nur ganz rudimentär im Embryonalleben angelegt werden. Eine Uebersicht wäre etwa in folgender Weise zu geben:

Stufe 3. Vertebrata: Schwanz und Rumpf mit metamer gegliedertem Cölom; um die Chorda ein metamer gegliedertes Achsenskelett entwickelt; meist 2 Extremitätenpaare.

Stufe 2. Acrania: Schwanz und Rumpf mit metamer gegliedertem Cölom; Chorda den ganzen Rumpf durchziehend ohne Achsenskelett und ohne Extremitätenpaare.

Stufe 1. Tunicata: Cölom fehlt; Chorda nur im Schwanzabschnitt; kein Achsenskelett und keine Extremitätenpaare.

2b) Die Haut. Die Haut der Tunicaten wird fast ausnahmslos aus einem einschichtigen Epithel gebildet; nur in ganz wenigen Fällen kommt es lokal zur Ausbildung mehrerer Zelllagen, wie z. B. bei den Oikoplasten der Appendicularien. Sie können aber in keiner Weise als Vorstufen der geschichteten Matrix der höheren Chordaten angesehen werden.

Charakteristisch für die Tunicaten ist die außerordentliche Leistung ihres Hautepithels in der Ausbildung von Cuticula-Bildungen der verschiedensten und kompliziertesten Art, wie sie nirgends sonst im Tierreiche beobachtet werden. Dieser Funktion gegenüber tritt die sekretorische und sensorische vollkommen zurück. Die Cuticularbildungen und ihre Matrixzellen: Obwohl bei allen Ordnungen die Ausscheidung der gallertigen Cuticula, die die Mantelsubstanz bildet, eine gewaltige Mächtigkeit gewinnt, bleiben doch die Epithelien, von denen die

Exkretion ausgeht, in der Regel sehr klein und bilden nur eine ganz zarte, membranartige Begrenzung des Körpers, die aus polygonalen, flachen Zellen sich zusammensetzt. Der Kern ist einfach kugelig, bläschenförmig, das Plasma vielfach strangartig in der Zelle ausgespannt. Auf ihre spezifische Tätigkeit deutet nichts hin. Dagegen erreichen die Oikoplasten der Appendicularien, welche die Gehäusesubstanz und die Gallert für die Fangapparate stets neu zu bilden haben, eine sehr bedeutende Größe und Dicke und ihr Kern durchsetzt unter wurmförmiger Streckung und Krümmung und vielfach sehr reicher Verästelung den plasmareichen Zelleib nach allen Richtungen. Die Epithelzellen nehmen hier also ganz den Charakter echter Drüsenzellen an und man würde nicht mit Unrecht das ganze Oikoplastenepithel der Copelaten als die sezernierende Wand einer flächenhaft ausgebreiteten Hautdrüse bezeichnen können, vor allem in den Fällen, wo dieses Epithel von einer kapuzenförmigen Hautduplikatur bedeckt wird und mit der Außenwelt nur durch eine die Mundpartie umgebende Oeffnung kommuniziert, zu der die cuticulare Masse heraustritt. Diesen beiden Ausbildungsweisen der Haut steht endlich eine dritte gegenüber, die da auftritt, wo die Cuticula minimale Dicke hat oder ganz und gar fehlt, wie auf dem Schwanze der Appendicularien und dem ganzen Rumpfe, soweit ihn nicht das Oikoplastenepithel bedeckt. An diesen Stellen kommt es anscheinend vielfach zu einer Degeneration des Zelleibes, so daß schließlich nur eine cuticulare Basalmembran übrig bleibt. Doch sind hierüber noch Untersuchungen an unverletzten, lebenden Tieren dringend nötig.

Die Verteilung dieser Epithelformen bei den Tunicaten ist sehr einfach: die Ascidien, Pyrosomen und Thaliaceen besitzen das flache, plasmaarme Epithel unter ihrer mächtigen Gallertcuticula; nur die Appendicularien haben ein Epithel, das in jedem einzelnen Falle auch morphologisch seinen Leistungen entspricht: flach, plasmaarm oder selbst plasmalos wo eine ganz dünne oder gar keine Cuticula gebildet wird, dick, plasmareich mit reich verzweigten Kernen, wo fortgesetzt große Cuticulamassen ausgeschieden werden. Es geht aus dieser Verteilung hervor, daß wir wahrscheinlich den Vorgang der Cuticulabildung nur bei den Copelaten als eine sekretorische Leistung der Epithelzellen selbst zu betrachten haben, während er bei allen übrigen Tunicaten ein Exkretionsvorgang ist, bei dem die Epithelzellen nur als ausscheidende Organe für einen Stoff dienen, der von ganz anderen Zellen gebildet wurde.

Unter den Ascidien und Thaliaceen bietet die Cuticula der Doliolen die einfachsten Verhältnisse, indem sie eine reine Gallertmasse darstellt, die nach Ulianins Beobachtungen zeitweilig erneuert wird. Es findet also wie bei der Arthropoden-Cuticula eine Häutung statt, doch ist bisher nichts über deren biologische Bedeutung bekannt.

Bei den Salpen treten bereits Kieselablagerungen in der Gallertmasse auf, und bei den Ascidien wird die Zusammensetzung der Cuticula eine so komplizierte, daß man sehr im Zweifel sein kann, ob man hier überhaupt noch von einer Cuticula oder von einem sekundären Bindegewebe, das sich auf der Grundlage einer cuticularen Ausscheidung gebildet hat, sprechen soll. Es kommt hier nämlich nicht nur zu einer komplizierteren Struktur durch Ausbildung von Fibrillen, Kalk-, Kiesel- und Pigmenteinlagerungen, sondern es findet vor allem eine Einwanderung von zahlreichen Mesenchymzellen in die Cuticula statt, die hier nicht zugrunde gehen, sondern sich dauernd ansiedeln und sie so dicht durchsetzen, daß vollkommen das Bild eines gallertigen Bindegewebes entsteht. Hierzu kommt aber noch weiter, daß von der Rumpfoberfläche aus ein ganzes System von röhrenförmigen und verzweigten Körperfortsätzen in die Mantelsubstanz hineinwächst und auf diese Weise die ganze Cuticula mit einem System von Blutbahnen führenden Mantelfortsätzen durchzieht. Dadurch wird einmal die Einwanderung der Mesenchymzellen in die Cuticula sehr erleichtert und eine stete Ernährung derselben vom Rumpfe aus gewährleistet, außerdem aber in ausgedehnter Weise eine Hautatmung ermöglicht, die sonst durch die dicke Cuticula ausgeschlossen sein würde. Diese Leistung ist noch dadurch vielfach erleichtert, daß die peripheren Endungen der Mantelfortsätze mit zartwandigen Anschwellungen versehen sind und sich in feine Anhänge der Cuticula-Oberfläche fortsetzen.

Die Cuticula der Ascidien (inkl. Pyrosomen) (und Thaliaceen?) ist ausgezeichnet durch ihren Gehalt an echter Zellulose, die nur in der gallertigen Grundsubstanz enthalten und nicht an die Zellen und Mantelfortsätze gebunden ist. Auch hierin kommt die Sonderstellung der Ascidien-Cuticula zu deutlichem Ausdruck, da gleiches von keinem anderen Tiere bekannt ist. Die Konsistenz ist sehr verschieden; klebrig, schleimig bei Distoma mucosum, ist die Mantelsubstanz knorpelig hart bei Pachychloena. Im allgemeinen umgibt sie als dicke Lage den ganzen Körper, ohne selbst die Form des Tieres zu bestimmen, oder bettet die Tierkolonien ein. Bei einigen wenigen Formen aber nimmt sie bestimmte Form an, indem sie in einzelne Platten sich sondert und zu einer Panzerung des Tieres führt (Chelysoma, Fig. 5) oder aber einen deckelartigen Schutzapparat ausbildet, der das die beiden Körperöffnungen tragende Rumpfende bei Gefahr von der Außenwelt abschließen kann (Rhodosoma, Fig. 6).

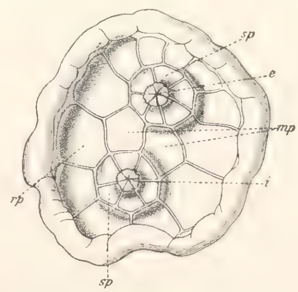


Fig. 5. Chelyosoma productum. Die Region der beiden Siphonen in Oberflächenansicht. e Kloakenöffnung, i Mund, mp die beiden Mittelplatten zwischen den Siphonen, rp die 12 Randplatten, sp Siphonalplatten, je 6 an einem Sipho. Aus Seeliger. Nach Drasche.

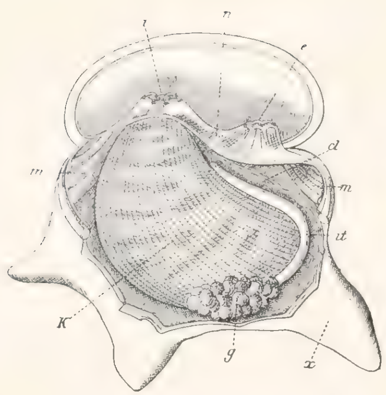


Fig. 6. Rhodosoma callense. Von links gesehen. Der Deckel ist aufgeklappt und die linksseitige Leibeswand entfernt. cl Cloake, e Kloakenöffnung, g Geschlechtsorgane, i Mundöffnung, it Darmrohr, k Kiemenkorb, m Schließmuskeln, n Ganglion, x Cuticula. Aus Seeliger. Nach Lacaze-Duthiers.

Bei den Appendicularien hat die Cuticula eine noch eigenartigere Ausbildung erfahren, die gleichfalls im ganzen Tierreich nicht ihresgleichen hat.

Zwei Eigenschaften sind insbesondere bedeutungsvoll: die Beschränkung ihrer Bildung auf einen relativ recht kleinen Teil der Haut und die Fähigkeit, unter Aufnahme enormer Wassermengen zu einem äußerst zarten, schleimigen und Faden ziehenden Stoff aufzuquellen, der in kurzen Zeitabschnitten abgeworfen und erneuert wird. Zugleich aber hat diese Cuticula bei allen Appendicularien die Bedeutung eines Fangapparates für Nahrung erhalten, indem durch ein System feiner Fibrillen-Maschen Wasser getrieben und filtriert wird. Als Motor für den Filtrationsstrom dient der Schwanz, dessen Drehung um 90° zur Medianebene des Vorderrumpfes und dessen Abknickung nach ventral und vorn funktionell hierdurch bedingt erscheint. Da der Kiemenkorb und der Endostyl bei den Copelaten eine starke Reduktion erfahren haben, ist dieser cuticulare, außerhalb des Leibes liegende Fangapparat den Appendicularien unentbehrlich. Ohne ihn können sie sich nicht ausreichend ernähren und müssen in kurzer Zeit verhungern. Dagegen hat die Cuticula keinerlei Bedeutung für die Hautatmung, da sie weder Mantelgefäße noch Mesenchymzellen enthält. Sie ist vielmehr eine echte Cuticula, die in allen ihren Teilen ein Ausscheidungsprodukt der Matrixzellen darstellt. Unter diesen aber ist eine weitgehende Arbeitsteilung eingetreten, indem jeder Zellbezirk einen ganz bestimmten Teil des Fangapparates und seiner Kapsel ausscheidet. Eine Folge des bilateralen Baues ist, daß auch diese komplizierten Apparate in einer rechten und einer linken Hälfte angelegt werden, die erst bei der Entfaltung der Anlagen miteinander zu einem einheitlichen Apparate verschmelzen. Es ist daher nötig, daß die beiden Hälften in genau gleicher Größe und Lage sich bilden; und das ist nur möglich, wenn die Matrixzellen ein bis ins einzelne hinein streng geordnetes Mosaik bilden. Denn Anlage und Entfaltung der Gallertblasen erfolgt rein mechanisch ohne irgendwelches ordnendes Eingreifen des Tieres. Nur Kowalevskia hat diese Schwierigkeit dadurch überwunden, daß die ganze Bildung radiär auf dem flach niedergedrückten Rücken angelegt wird.

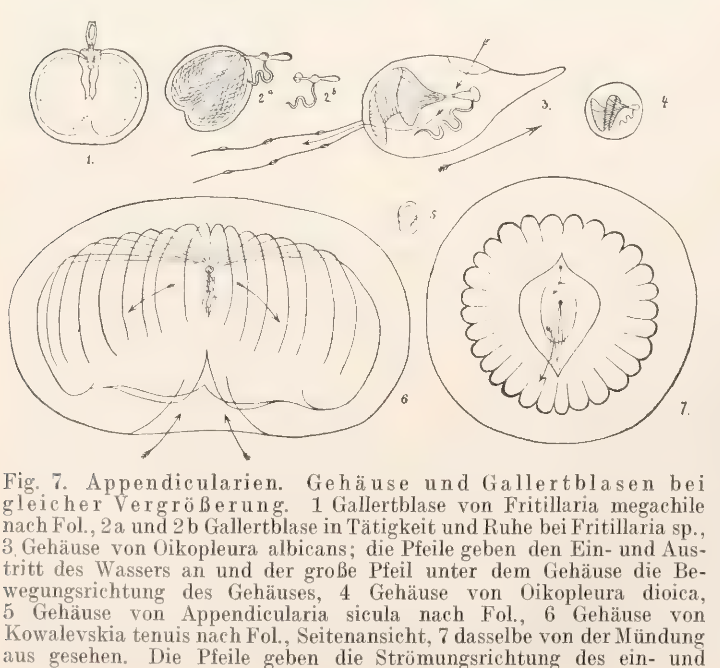


Fig. 7. Appendicularien. Gehäuse und Gallertblasen bei gleicher Vergrößerung. 1 Gallertblase von Fritillaria megachile nach Fol., 2a und 2b Gallertblase in Tätigkeit und Ruhe bei Fritillaria sp., 3 Gehäuse von Oikopleura albicans; die Pfeile geben den Ein- und Austritt des Wassers an und der große Pfeil unter dem Gehäuse die Bewegungsrichtung des Gehäuses, 4 Gehäuse von Oikopleura dioica, 5 Gehäuse von Appendicularia sicula nach Fol., 6 Gehäuse von Kowalevskia tenuis nach Fol., Seitenansicht, 7 dasselbe von der Mündung aus gesehen. Die Pfeile geben die Strömungsrichtung des ein- und austretenden Wassers an. Aus Ihle. Nach Lohmann.

Figur 7 zeigt die wichtigsten Typen dieser Gallertblasen in gleicher Vergrößerung. Die Tiere sind eingezeichnet, so daß das Größenverhältnis beider zueinander sofort hervortritt.

Nach der Gestaltung des Fangapparates, den wir nicht nur als den wichtigsten, sondern auch als den ursprünglichsten Bestandteil der Cuticula dieser Tiere anzusehen haben, sind zunächst zwei Typen zu unterscheiden, die zugleich für die beiden Familien der Copelaten: die Fritillariden und Oikopleuriden charakteristisch sind. Bei den ersteren hat der Fangapparat die Gestalt einer Hohlblase, bei den letzteren dagegen die Form eines mehrfach gebogenen Blattes. Bei beiden Typen ist es zur Ausbildung eines Gehäuses

gekommen, das das ganze Tier umhüllt und einen Schweb- und Schutzapparat bildet, beide Gehäuse sind aber ihrem Baue nach grundverschieden. Das Gehäuse der Fritillariden (Kowalevskia und Appendicularia) stellt in Wirklichkeit nichts weiter dar als die Hohlblase des Fangapparates, die an einer Stelle von einer Oeffnung zum Ein- und Austritt des Filtrationswassers durchbrochen ist und außen von einer verschieden dicken Gallerthülle umgeben wird. Der Oeffnung gegenüber ist das Tier an der Innenwand der Blase mit der Cuticula verbunden geblieben, indem hier die Matrixzellen keine Häutung eingegangen sind. Mit dem Schwanze, der frei in dem Hohlraume schwingt, wird das Wasser in Zirkulation gesetzt und durch den Fangapparat getrieben; eine Fortbewegung des Gehäuses durch das Wasser findet nicht statt. Bei denOikopleuriden dagegen ist der blattförmige Fangapparat nur auf einen bestimmten Abschnitt des Gehäusehohlraumes beschränkt und ist zugleich vor der Mundöffnung des Tieres aufgehängt. Der Gehäusehohlraum ist ferner kein einheitlicher, sondern wird durch Scheidewände in eine Reihe von Kammern getrennt, deren jede ihre eigene Bedeutung hat. Auch sind besondere Oeffnungen für das einströmende Wasser und eine eigene Abflußöffnung vorhanden, zu der schließlich noch eine Fluchtpforte für das Entweichen des Tieres aus dem Gehäuse hinzukommt. Zu dem Fangapparat gesellt sich hier also noch eine Reihe anderer Einrichtungen, die die Leistungen des Oikopleuridengehäuses als Fangapparat für Nahrung, als Schutz- und Bewegungsapparat auf eine bemerkenswerte Höhe bringen.

Bei der Gattung Fritillaria fehlt ein Gehäuse. Der blasenförmige Fangapparat hängt vielmehr vor dem Munde des Tieres ganz wie der blattförmige Filter vor dem Munde der Oikopleuriden. Der ganze Rumpf und Schwanz bleiben also frei und würden machtlos allen Feinden eine leichte Beute werden, wenn der Fangapparat, wie bei den übrigenCopelaten dauernd ausgespannt bliebe. Vermöge der Elastizität seiner Fibrillen schnurrt er aber sofort auf ein unscheinbares Gallertklümpchen zusammen, sobald der Schwanz aufhört, Wasser durch das Filter zu treiben, und er findet dann bequem unter der Kapuze Platz, die das Oikoplastenepithel über dem Kiemenkorbe bedeckt, und unter derem Schutze er angelegt wurde. Das Tier ist also, wenn es nicht Wasser filtriert, in seinen Bewegungen völlig frei; die Cuticula ist, wie Fig. 2 zeigt, auf eine kleine knopfförmige Masse am oralen Pole reduziert und kann in diesem Zustande dem Tiere nicht als Schutz- oder Schwebapparat dienen. Daher ist denn auch der Rumpf aller Fritillarien in der mannigfaltigsten Weise durch Gallertgewebe, Verbreiterung von Rumpf und Schwanzflosse, lange und flossenförmige Körperfortsätze, stabförmige oder scheibenförmige Ausbildung der Keimdrüsen usw. dem Schweben angepaßt und zahlreiche Hautdrüsen im Rumpf und Schwanz dürften als Schutzorgane zu deuten sein. Nur in dieser Gattung kommt es ferner zur Ausbildung von Nesselzellen (Fritillaria urticans).

Allen Fangapparaten der Copelaten eigen ist ihre gewaltige Größe im Verhältnis zum Kiemenkorbabschnitt des Tieres. Die Leistung, die bei allen anderen Tunicaten dem letzteren zukommt, ist hier auf die Cuticula übergegangen. Daher die enorme Cuticula bei ganz reduziertem Kiemenkorb.

Bemerkenswerterweise sind die drei Ausbildungsformen der Cuticula nicht auseinander ableitbar, sondern stellen völlig selbständige Wege dar, auf denen die Copelaten ihren Nahrungserwerb sich gesichert haben. Ueber die Phylogenese und den Erwerb dieser merkwürdigen cuticularen Apparate geben sie uns daher gar keinen Aufschluß. Die uns bis jetzt bekannt gewordenen Formen sind vielmehr als die Höchstleistungen des Copelatenstammes zu betrachten. Sie lassen sich kurz folgendermaßen kennzeichnen:

I. Cuticula mit blasenförmigen Filter:

1. Das Filter hängt vor dem Tiere, ist elastisch und schnurrt bei Schwanzruhe in die ursprüngliche Lage zurück unter die Kapuze: 1. Fritillaridenblase.

2. Das Filter umhüllt das Tier allseitig, ist nicht elastisch und bleibt dauernd als Gehäuse ausgespannt: 2. Fritillaridengehäuse.

II. Cuticula mit blattförmigem Filter: Das Filter hängt vor dem Tiere, ist nicht elastisch und dauernd in einem besonderem Gehäuse ausgespannt, das außer dem Filter noch eine Reihe anderer Apparate für Lokomotion und den Schutz vor Feinden enthält: 3. Oikopleuridengehäuse.

Durch die außerordentliche Entwickelung der Cuticula sind die nervösen Leistungen der Haut sehr zurückgedrängt. Fast nur die Umgebung der Mundöffnung und Kloakenöffnung, bei den Appendicularien auch der Randsaum des Schwanzes tragen Epithelzellen, die stäbchen- oder haarförmige Fortsätze auf ihrer freien Fläche tragen und als Tastapparat zu denken sind.

Die einzelligen Drüsen des Copelatenepithels wurden bereits erwähnt.

2c) Der Verdauungsapparat. Das Organsystem, welches zur Aufnahme und Verarbeitung der geformten Nahrung dient, ist bei den Tunicaten überall in zwei große Abschnitte gegliedert, die auf den ersten Blick sich unterscheiden: den Kiemenkorb und den Darmtractus. Jener, der ebenso richtig als Mundhöhle bezeichnet werden kann, erreicht überall einen sehr bedeutenden Umfang und ist vielfach für die Gestalt des ganzen Tieres bestimmend; dieser dagegen ist nur sehr klein und oft hinter dem mächtigen Kiemenkorbe zusammen mit Herz, Nierenbläschen und Keimdrüsen zu einem Eingeweideknäuel oder „Nucleus“ auf kleinsten Raum zusammengepackt. Das erklärt sich daraus, daß der Kiemenkorb nicht nur als Atmungsapparat dient, sondern zugleich die Aufgabe hat, aus dem Atemwasser die als Nahrung dienenden Schwebkörper zu sedimentieren und der Speiseröhre zuzuführen. Es ist daher neben derSchnelligkeit des Wasserstromes, der die Kiemen passiert, auch die Wassermasse von Bedeutung, die aufgenommen und ihrer Nahrungskörper beraubt werden kann. Bei den Pyrosomen, Salpen und Doliolen übernimmt er aber außerdem noch die Fortbewegung der Tiere, indem die Muskulatur seiner Wandung durch rhythmische Kontraktion das Atemwasser gewaltsam aus dem Kiemenkorbe und dem Peribranchialraum hinaustreibt. Nur bei den Copelaten und den festsitzenden

Ascidien fällt diese lokomotorische Funktion fort und bei den ersteren wird selbst die Sedimentation dem Kiemenkorbe genommen und vom Fangapparat besorgt. Daher hat denn auch der Kiemenkorb bei den Appendicularien eine sehr bedeutende Reduktion erfahren, während er bei den übrigen planktonischen Tunicaten das Maximum seiner Ausbildung erreicht.

Mit dem Verdauungsapparate auf das Engste verbunden ist der Peribranchialraum, der aber den Copelaten vollständig fehlt. Aus zwei Einstülpungen der äußeren Haut in der Umgebung des Kiemenkorbes hervorgegangen, umgibt dieser Hohlraum den letzteren seiner größten Ausdehnung nach und kann sich, wie bei den Ascidien so stark im ganzen Rumpfe verbreiten, daß er auch die übrigen Eingeweide wie eine echte Leibeshöhle umgibt und diese durch Septen mit der Körperwand verbindet. In einer unpaaren, dorsal oder hinten gelegenen Oeffnung, der Kloakenöffnung, mündet er nach außen, nachdem er die Ausmündung des Darmes, der Geschlechtsorgane und Nierenbläschen aufgenommen hat. Seine Bedeutung ist im wesentlichen in dem Schutze des Kiemenkorbes vor äußeren Schädigungen und besonders vor mechanischen Störungen bei den Kontraktionen des Rumpfes zu suchen; dazu kommt bei den pelagischen schwanzlosen Tunicaten noch die sehr wichtige Aufgabe, das Atemwasser zu sammeln und zur Kloakenöffnung zu führen, damit es durch den kraftvollen Ausstrom aus derselben die Fortbewegung des Tieres bewerkstelligen kann. Bei den Appendicularien fehlt jedes Bedürfnis einer solchen Bildung, da der Rumpf vollständig unbeweglich ist, die Lokomotion vom Schwanze besorgt wird und der Kiemenkorb nur 2, meist kleine, Oeffnungen besitzt, die leicht durch den breitgesäumten Schwanz geschützt werden können, wenn nicht das ganze Tier in ein Gallertgehäuse eingeschlossen ist.

Wegen der engen Beziehungen des Peribranchialraumes zur Kiemenhöhle und zum Enddarm soll er hier dem Verdauungstractus unmittelbar angeschlossen werden. Dieser selbst aber ist so stark durch die Lebensweise der verschiedenen Tunicaten beeinflußt, daß es am zweckmäßigsten erscheint, ihn für jede biologische Gruppe gesondert zu beschreiben.

Allen Tunicaten gemeinsam ist das Fehlen jeder Muskulatur in der Wand des Darmes. Der gesamte Transport der Nahrung in die Speiseröhre und von dieser aus durch den Magen und Darm zum After muß daher durch Wimperzellen besorgt werden. In der Kiemenhöhlenwand verlaufen Bänder von Wimperzellen (Wimperstreifen), die von dem Vorderende der ventralen Medianlinie, in der die Schleim erzeugende Endestyldrüse (Fig. 8) liegt, in einem Bogen zur dorsalen Medianlinie emporsteigen, sich hier zu einem unpaaren Band vereinigen und zur Speiseröhrenmündung sich erstrecken; vom Hinterende des Endostyls verläuft ein unpaares ventrales Band gleichfalls zum Oesophagus. Die Schleimmassen, welche aus der Drüse austreten, werden durch die Wimperbänder durch die Kiemenhöhle hindurch zur Speiseröhre geführt und fangen aus dem Atemwasser, in dem sie suspendiert sind, alle Schwebpartikel auf. Die ganzen Wände der Speiseröhre und des Enddarms sind aus Wimperzellen gebildet; auch im Mitteldarm treten die Drüsenzellen ihnen gegenüber ganz zurück und nur im Magen erhalten die Drüsenzellen eine bedeutende Entfaltung. Aber auch hier treten außerdem Wimperzellen auf und Cardia wie Pylorus sind oft durch Büschel besonders langer Geißeln ausgezeichnet. Die Endostyldrüse verliert natürlich bei den Copelaten erheblich an Bedeutung, da der cuticulare Fangapparat die Sedimentierungsarbeit der Hauptsache nach übernimmt. Dennoch bleibt sowohl die Drüse wie der Wimperbandapparat bei fast allen Appendicularien erhalten; nur in der Gattung Kowalevskia ist die Endostyldrüse vollständig verloren gegangen, während die Wimperbänder, gleichsam zur Kompensation, lange fingerförmige, bewimperte Fortsätze entwickelt haben, durch die eine Art Reuse in der Kiemenhöhle geschaffen wird.

Bei allen schwanzlosen Tunicaten mündet der Darm dorsal in die Kloakenhöhle aus, bei den Copelaten dagegen ist der After ventral gelegen und mündet frei an der Oberfläche des Rumpfes vor der Schwanzwurzel. Diese Lage hat den Vorzug, daß die Exkremente durch den vom Schwanze erzeugten Wasserstrom sofort vom Körper hinweggeführt werden. Eine ursprüngliche Lage werden wir hierin ebenso wenig finden

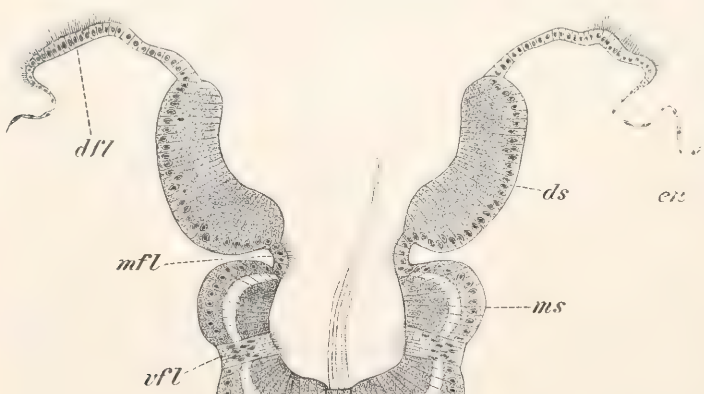


Fig. 8. [Clavelina lepadiformis. Endostyl. Halbschematischer Querschnitt. ds dorsaler, ms mittlerer, vs ventraler seitlicher Drüsenstreifen, dfl dorsaler, mfl mittlerer, vfl ventraler seitlicher Wimperstreifen, en Entodermepithel des Kiemendarmes, mds Medianstreifen. Aus Seeliger.

können wie in der dorsalen Aftermündung der übrigen Tunicaten, um so weniger als embryonal das Darmrohr sich weit unterhalb der Chorda in den Schwanz hinein fortsetzt und erst nachträglich im Schwanze rückgebildet wird.

Die höchste Organisation des Darmtractus tritt uns bei den benthonisch lebenden Ascidien entgegen. Die Mundöffnung, die in 4, 6 oder 8 Läppchen (Lobi) zerschnitten zu sein pflegt, trägt an ihrer Innenfläche auf einer Ringfalte, bis zu der die Cuticula sich fortsetzt, 2 bis mehrere hundert Tentakel, die in einfachen oder in mehreren Kreisen angeordnet sein können und je nach ihrer Entwickelung nicht nur als Tastorgane, sondern auch als Reusen und Kiemen dienen. Die Endostyldrüse ist stets sehr mächtig entwickelt und pflegt sich durch die ganze Länge des großen Kiemenkorbes zu erstrecken. Wie bei allen Tunicaten ist sie eine rinnenförmige Einsenkung der medianen Wand des Kiemenkorbes, deren Epithel in Längsbänder von Wimper- und Drüsenzellen differenziert ist. Die Mittellinie des Rinnenbodens bildet ein medianer Wimperstreifen; die Wände tragen je 3 Wimperstreifen, die durch 3 Drüsenpolster voneinander sowie vom Drüsenboden getrennt werden. Die Geißeln des Endostylbodens sind überaus lang, so daß sie die Mündung der Rinne erreichen; sie sollen zuweilen 2 mm lang werden.

Dem Endostyl gegenüber in der dorsalen Medianlinie des Kiemenkorbes verläuft eine mehr oder weniger stark in die Kiemenhöhle vorspringende Dorsalfalte, welche vorwiegend von Wimperepithel bekleidet ist, aber auch Drüsenzellen in geringer Zahl enthalten kann und zur Fortleitung der Schleimfetzen der Endostyldrüse dient. Durch fingerförmige Anhänge und Faltenbildungen kann ihre Fläche sehr vergrößert werden. Sie übernimmt die Schleimmassen, welche der von dem Endostyl hinter dem Munde aufsteigende Flimmerbogen zur Epibranchialrinne geführt hat. Unmittelbar vor dem Punkte, an dem der rechte und linke Flimmerbogen sich zur Epibranchialrinne vereinen, mündet in die dorsale Wand des Kiemenkorbes die Flimmergrube ein, die als Geschmacksorgan aufgefaßt wird und beim Nervensystem besprochen werden wird.

Die Wand des Kiemenkorbes (Fig. 9) wird von den Kiemenspalten durchbrochen, von denen mindestens 3 Reihen auftreten. Ihre Zahl, Anordnung und Gestalt ist außerordentlich verschieden. Jede Reihe umfaßt 3, 4 oder mehr Spalten; bei Ciona intestinalis und Phallusia mammillata kommen mehrere hundert von Reihen zur Ausbildung und Reihen mit 200 und selbst 500 Spalten vor, so daß die Zahl der Kiemenspalten auf viele Tausende ansteigt. Neben einfach spaltförmigen Oeffnungen kommen auch gekrümmte und spiralig gewundene Spalten vor. Während die Größe derselben meist sehr gering ist, können sie bei Culeolus einen Durchmesser von 1 mm erreichen. Der dem Spaltlumen zugewandte Rand der Spalten trägt ein Wimperepithel, dessen lange Geißeln durch ihre stete Bewegung das Wasser aus dem Kiemenkorbe in den Peribranchialraum treiben. Auch diese Arbeit wird also lediglich durch Wimperung geleistet; Muskeln haben daran gar keinen Anteil. Die eigentlich respiratorische Fläche der Kiemenwand, die Innen- und Außenfläche gewinnt durch mannigfache Faltenbildungen in der Längs- und Querrichtung der Kieme eine oft ganz enorme

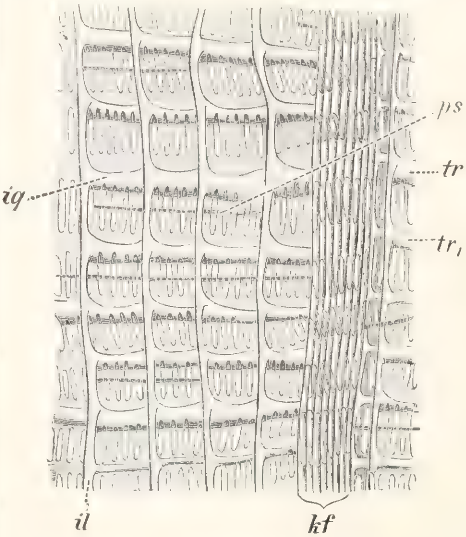


Fig. 9. Polycarpa tinctor. Kiemenkorb von innen gesehen. il innere Längsgefäße, ig innere Quergefäße, membranartig gestaltet, kf Faltung der Kieme, ps parastigmatische Quergefäße, tr und tr_1 Transversalgefäße 1. und 2. Ordnung. Aus Seeliger. Nach Herdman.

Vergrößerung, die noch durch Papillen und Zapfen auf der Innenwand gesteigert werden kann. Im extremsten Falle erhalten diese Faltenbildungen eine derartige Entwickelung, daß die eigentliche Kiemenwand, wie bei Pachychlaena u. a., zwischen ein inneres und äußeres Gitterwerk eingeschlossen erscheint. Jenes ist von der entodermalen Fläche der Kiemenhöhle, dieses von dem ectodermalen Epithel des Peribranchialraumes gebildet. Für die Systematik ist die Ausbildung der Kiemenspalten und der Faltungen der Kiemenwand von größter Bedeutung. Bei einer Reihe von Tiefseeascidien erscheint die Kiemenbildung sehr vereinfacht, doch fehlen nur bei einer Art die Kiemenspalten gänzlich. Bei dieser in 1150 m Tiefe gefangenen Art übertrifft der röhrenförmige Kiemenkorb kaum das Darmrohr an Dicke und ist mit einem dichten Blutgefäßnetze und zahlreichen Tentakeln versehen (Hexacrobylus psammatodes). Der eigentliche Verdauungsapparat ist stets hufeisenförmig geschlungen, im übrigen aber von sehr verschiedener Gestalt und Lagerung. Die Wand des Magenabschnittes kann durch Faltungen zu einer beträchtlichen Vermehrung der sekretorischen Fläche führen und bei Molguliden und Cynthideen kommt es zu der Ausbildung einer selbständigen Leber, die aber im einfachsten Falle noch deutlich ihre Entstehung aus Magenfalten erkennen läßt. In der Leber von Cynthia echinata, aber auch im Magen dieser Art, kommen seltsamerweise Zellen vor, welche Stärke bilden und in Gestalt eines großen Stärkekornes

aufspeichern. In den Pylorus-Abschnitt des Magens mündet bei allen Ascidien wie bei Pyrosomen und Salpen eine reichverzweigte Drüse, die dicht der Darmwand aufliegt und daher als darmumspinnende Drüse bezeichnet wird. Ihre Funktion ist nicht nachgewiesen; vielleicht dient sie als Pankreas.

Der Peribranchialraum wird vielfach von Trabekeln durchsetzt, die die beiden Wände verbinden und das Lumen klaffend erhalten; bei manchen Ascidien kommen außerdem noch kleine birnförmige, kugelige oder blattförmige Anhänge auf der Außenwand der Peribranchialhöhle in größerer oder geringer Anzahl vor, die wahrscheinlich als elastische Polster dienen, um bei den Kontraktionen der Rumpfmuskulatur die Peribranchialhöhle vor dem gänzlichen Zusammenpressen zu bewahren und den Atmungsstrom dauernd tätig zu erhalten.

Von den pelagisch lebenden schwanzlosen Tunicaten schließen sich naturgemäß die Pyrosomen am engsten den Ascidien an, da die Einzeltiere die Fortbewegung nicht durch eine den Rumpf umspannende Muskulatur, sondern durch die Füllung und Entleerung der becher- oder walzenförmigen Cuticula der ganzen Kolonie besorgen. Die Mundöffnung besitzt nur einen einzigen ventralen Tentakel und der vor den Kiemenspalten gelegene Schlundabschnitt des Kiemenkorbes ist von ansehnlicher Länge. Die Kiemenspalten verlaufen quer zur Längsachse des Körpers, durchsetzen die ganze Seitenwand und bilden daher jederseits nur eine einzige Reihe. Seeliger hat gezeigt, daß jede einzelne Spalte einer Kiemenspaltenreihe der Ascidienkieme entspricht. Bei alten Tieren kommen bis 40 Spalten jederseits zur Ausbildung. Die Innenwand des Kiemenkorbes ist mit parallelen Längsfalten versehen, so daß die Kiemenwand gegittert erscheint; aber es kommt nicht zu den komplizierten Faltungen wie bei den Ascidien. Um so einfacher ist der Peribranchialraum gestaltet, der nur durch Trabekel offen gehalten wird und dessen Cloakalhöhle sich genau hinter dem Darmtractus am aboralen Körperende findet. In der dorsalen Medianlinie trägt der Kiemenkorb in gleicher Lage wie die Dorsalfalte der Ascidien eine Reihe von Rückenzapfen. Das Hinterende der langen und im Bau mit dem Ascidien-Endostyl übereinstimmenden Schleimdrüse ist zu einem röhrenartigen Fortsatz ausgezogen, dessen Zellen keine Differenzierung in Drüsen- und Wimperzellen zeigen und bei der ungeschlechtlichen Vermehrung der Tiere zu dem Entodermfortsatz des Stolo prolifer auswachsen. Am Verdauungstractus sind Oesophagus, Magen, Darm und Enddarm wohl ausgebildet, doch fehlt eine besondere Leber.

Wo die Lokomotion durch eine den Rumpf umspannende Muskulatur bewirkt wird (Salpen und Doliolen), indem durch deren Kontraktion das Wasser gewaltsam aus dem Kloakenraum oder dem Pharynx herausgepreßt wird, hat eine sehr auffällige Vereinfachung vom Pharynx und Peribranchialraum stattgefunden, während zugleich Mund und Kloakenöffnung fest verschließbar wurden. Stets ist der ventrale Teil des Kiemenkorbes ganzwandig, und die Bildung von Kiemenspalten auf die Hinterwand und Dorsaldecke des Pharynx beschränkt. Bei den Doliolen sind noch zahlreiche, querverlaufende Spalten vorhanden, die in einer rechten und linken Reihe angeordnet sind; bei den Salpen aber wird der Kiemenkorb jederseits von der dorsalen Medianlinie aus von einer einzigen großen Spalte durchbrochen und die Kieme dadurch auf ein schmales dorsales Band reduziert, das auf seiner Bauchseite quere, bewimperte Rippen trägt. Die Peribranchialhöhle fehlt infolge dieser Gestaltung der Kiemen bei beiden Gruppen in dem ventralen Abschnitt des Kiemenkorbes ganz und geht dorsal vollständig in die Kloakenhöhle auf, die unmittelbar hinter dem enorm großen Pharynx liegt. Kloakenhöhle und Kiemenkorb machen fast die Gesamtmasse des Rumpfes der Thaliaceen aus, indem sie zwei weite Säcke bilden, die in grader Linie hintereinander liegen und deren sich berührende Böden die Kiemenspalten tragende Pharynxwand bilden. Mundöffnung wie Kloakenöffnung sind durch besondere Muskeln verschließbar; bei den Doliolen umstehen zahlreiche Läppchen beide Oeffnungen, bei den Salpen ist der Mund mit Ober- und Unterlippe und zuweilen noch mit 2 nach innen einschlagbaren Mundsegeln ausgerüstet, während die Kloakenöffnung bei einigen Arten eine besondere Verschlußklappe trägt. Am Darm findet sich eine darmumspannende Drüse und bei Salpen außerdem noch 1 oder 2 Blindsäcke am Anfange des Darmes hinter dem Pylorus. Meist ist der Darm im Eingeweideknäuel zusammengekrümmt, ausnahmsweise kann er aber auch wie bei Salpa pinnata geradegestreckt sein. Die Lage und Größe der Atem- und Kloakenhöhle sowie der Kiemenspalten erleichtert die Füllung und Leerung des Rumpfes mit Atemwasser in außerordentlicher Weise, indem beide Höhlen fast zu einem einheitlichen Baume verschmelzen. Es ist also auf eine möglichste Steigerung der lokomotorischen Funktion angelegt, und alle sonstigen Organe sind winzig klein gehalten im Vergleich zu den Bewegungsapparaten.

Da bei den Copelaten der Schwanz die Lokomotion und der Fangapparat die Sammlung der Nahrung übernommen hat, so wird es verständlich, daß der Rumpf, dem diese Aufgaben genommen sind, weit einfacher gebaut erscheint. Der Endostyl, der bei allen anderen Tunicaten übereinstimmend gebaut ist, erfährt hier eine bedeutende Vereinfachung seines Baues, nimmt vielfach nur noch einen kleinen Teil der ventralen Medianlinie ein und schwindet endlich bei der Gattung Kowalewskia ganz; die Kiemenhöhle ist im Vergleich zum ganzen Tiere sehr viel kleiner als bei den schwanzlosen Tunicaten, Darmtractus und vor allem Keimdrüsen dagegen sind viel mächtiger entwickelt. Die Mundöffnung ist entweder einfach rundlich oder von Lippenbildungen, die mit Sinnesborsten besetzt sind, umstanden. Immer aber fehlen alle Muskeln, so daß die Lippen aktiv nicht bewegbar sind. Die Kiemenhöhle ist ventral von 2 Kiemenspalten durchbrochen, die direkt nach außen führen und wie die Spalten der Ascidien, Pyrosomen usw. an ihrer Innenfläche Wimpern tragen. Jedoch sind diese Wimpern auf einen Zellring beschränkt, der den bald langen, bald ganz kurzen Kiemengang in einen inneren und äußeren Abschnitt zerlegt. Bei einzelnen Formen ist er unter Reduktion des letzteren ganz an die Körperoberfläche verlagert und kis auf einen kleinen Rest

geschwunden. Die Flimmerbögen ziehen vom Endostyl aus direkt zum Oesophagus empor. Nur bei Kowalewskia treten fingerförmige Fortsätze der Pharynxwand auf, die bewimpert sind; sonst ist die letztere glatt und einfach. Der Darmtractus entbehrt einer darmumspinnenden Drüse; auch fehlt eine eigentliche Leber, doch gliedert sich bei den Oikopleuriden der Magen vielfach in einen taschen- oder schlauchförmigen Anhang und einen im Verlauf des übrigen Darmrohrs gelegenen Hauptabschnitt, die jedoch histologisch ohne erhebliche Unterschiede sind. Am Pylorus treten bei einzelnen Fritillariden einzellige Drüsenanhänge auf. Der After mündet direkt nach außen und zwar stets ventral vor der Einlenkung des Schwanzes. Ein Peribranchialraum fehlt vollständig.

2d) Der Zirkulationsapparat: Nur bei Kowalevskia unter den Appendicularien fehlt ein Herz vollkommen und das Kreislaufsystem beschränkt sich auf Lacunenräume in der gallerterfüllten primären Leibeshöhle, die von einer Blutflüssigkeit ohne Blutzellen durchströmt wird. Die Funktion eines Herzens hat der Schwanz übernommen, dessen Kontraktionen die Blutbahnen komprimieren oder erweitern und dadurch das Blut in Bewegung setzen.

Bei allen anderen Tunicaten ist ein Herz und ein Perikard vorhanden. Am einfachsten gestaltet erscheinen sie bei den Copelaten, wo die Herzblase einen rings geschlossenen, flachen Quersack bildet, der hinter dem Kiemenkorb und unter dem Darm gelegen ist. Die dorsale Wand trägt auf ihrer Außenfläche quergestreifte Muskelfasern, die von 4 oder 6 Zellen des flachen Wandepithels gebildet werden; die ventrale Wand ist fibrillenlos. Jene bildet das Herz, diese das Pericard. Eine deutliche Einstülpung der Herzwand in die Pericardhöhle fehlt noch, nur ist die Herzwand nicht mehr vorgewölbt, sondern flach ausgespannt. Damit fehlt zugleich eine eigentliche Herzhöhle. Man bezeichnet aber den Raum so, der zwischen der Ventralfläche des Darmes und der Herzwand liegt und von Blutflüssigkeit erfüllt ist. Bei den sehr schnellen Kontraktionen des Herzmuskels (nach Moss 250 Kontraktionen in 1 Minute!) wird dieses Blut in Bewegung gesetzt und, wie Fol sehr genau beschreibt, abwechselnd in der einen und in der entgegengesetzten Richtung über die Muskelplatte hinweggetrieben. Die Blutbahnen sind wenig zahlreich; ist die Herzkontraktion abvisceral, so gelangt das Blut zunächst ventral in den Kiemenkorb, steigt zu dessen Dorsallinie empor, umspült die Eingeweide und dringt in die ventrale Schwanzbahn ein. Bei advisceraler Kontraktion tritt es sogleich vom Herzen in den dorsalen Sinus des Schwanzes, durchläuft diesen bis zur Schwanzspitze und gelangt durch die ventrale Blutbahn in den Rumpf zurück.

Bei den übrigen Tunicaten senkt sich die Herzplatte rinnenförmig in die Perikardhöhle hinein und meist verschmelzen dabei die Einsenkungsränder in der Mitte miteinander, so daß nur an den beiden Enden des Sackes die so entstandene eigentliche Herzhöhle mit den Bluträumen kommuniziert. Nur bei vielen Molguliden ist die Einsenkung so flach, daß Herz und Pericard dem der Appendicularien völlig gleichen. Bei den Salpen senkt sich merkwürdigerweise nicht die Dorsalwand, sondern die Ventralwand des Perikardialbläschens zur Herzhöhle ein und entwickelt Muskelfasern. Bei Pyrosomen und Thaliaceen zirkuliert das Blut in Lacunen des Bindegewebes; nur bei den Ascidien kommt es zur Ausbildung mehrerer Blutgefäße, deren Wand ab und zu sogar quergestreifte Muskelfasern enthalten kann und deren Lumen durch Kalkspikula klaffend erhalten wird (Fig. 10).

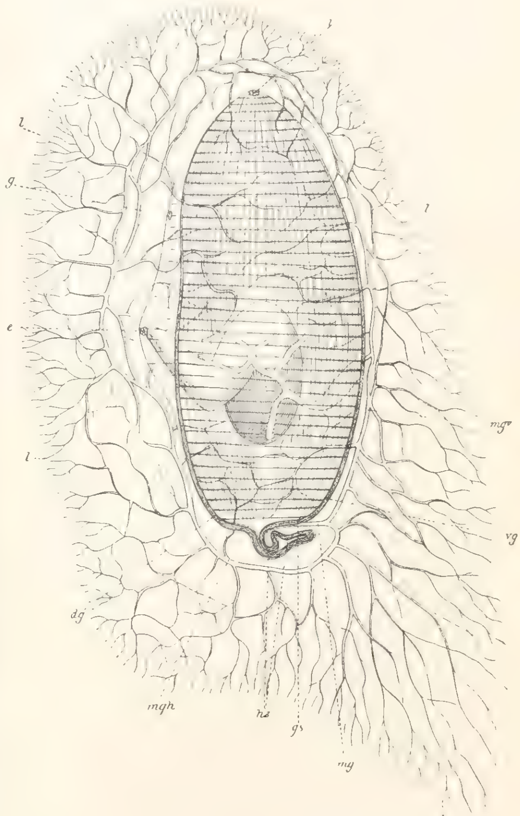


Fig. 10. Ascidia reptans. Gefäßverlauf im besonderen der Mantelgefäße bei Ansicht des Tieres von rechts. dg Dorsalgefäß, e Kloakenöffnung, g Ganglion, gs Gabelungsstelle in das Hauptgefäß des Mantels und das Ventralgefäß, hz Herz, i Mund, l kolbenförmige Endigungen der Mantelgefäße, mg Hauptstamm der Mantelgefäße, mgh hinterer Stamm, mgv. vorderer Stamm der Mantelgefäße, vg Ventral- oder Hypobranchialgefäß. Aus Seeliger. Nach Heller.

Da das Herz in regelmäßigen Intervallen die Richtung seiner Kontraktion ändert und das Blut bald aus der hinteren, bald aus der vorderen Oeffnung heraustritt, so kann man nicht von Venen und Arterien sprechen, sondern muß indifferente Bezeichnungen für die Hauptstämme wählen. So unterscheidet man ein Hypobranchialgefäß und ein Dorsalgefäß, die medial, ventral und dorsal vom Kiemenkorbe den Rumpf durchziehen und durch zahlreiche in die Kiemen

führende Gefäße miteinander verbunden sind. Das Hypobranchialgefäß entspringt aus dem vorderen Herzende; das hintere entsendet das Visceralgefäß, welches den Darm und die übrigen ihm benachbarten Eingeweide versorgt. Wichtig sind auch die den Mantel versorgenden Gefäße, die zum Teil aus dem Visceralgefäß, zum Teil aus dem Hypobranchialgefäße entspringen.

Je nachdem die Kontraktionsrichtung des Herzens zum Darm hin oder von ihm fort gerichtet ist, spricht man von ad- oder abvisceralen Kontraktionen. Stets folgen eine Anzahl von Pulsationen gleicher Richtung aufeinander (Pulsationsreihe) und Roule fand, daß die advisceralen Pulsationen zahlreicher sind und schneller aufeinander folgen als die abvisceralen Kontraktionen. So dauerte eine advisceral Pulsationsreihe bei Ciona intestinalis (erwachsene Tiere) durchschnittlich 75 Sekunden und enthielt 26 Pulsationen, während die abvisceralen Reihen nur 59 Sekunden währten und nur 18 Pulsationen zählten. In 1 Minute vollführte also das Herz dieser Ascidie rund 20 Kontraktionen und arbeitete daher zwölfmal langsamer als das der Appendicularien. Doch scheint das Herz der Ascidienlarven schneller zu schlagen als das der ausgebildeten Tiere.

Der merkwürdige Wechsel in der Richtung des Blutstromes, den diese Arbeitsweise des Herzens bedingt, ist wahrscheinlich dadurch von großer Bedeutung für die Tunicaten, daß bei ihnen, wie aus Kruckenbergs Untersuchungen hervorgeht, das Blut nicht nur der Träger von Sauerstoff und Kohlensäure ist, sondern zugleich auch die aus der Verdauungstätigkeit des Darmes hervorgegangenen Nährstoffe von den Blutzellen im Körper verbreitet werden. Durch den Wechsel der Blutrichtung wird aber verhindert, daß bestimmte Körperregionen dauernd mit Blut gespeist werden müssen, das eines Teils seiner Nährstoffe bereits beraubt ist. So wird bei Salpen nach L. Schultze durch advisceral Pulsationen sauerstoffreiches, aber nährstoffarmes Blut, bei advisceralen Kontraktionen umgekehrt sauerstoffarmes aber nährstoffreiches Blut dem Körper zugeführt und nach Seeliger führt bei Ascidien, deren Gefäßverlauf von dem der Salpen in wichtigen Punkten abweicht, eine advisceral Pulsationsreihe dem Gehirn sauerstoffarmes aber nahrungsreiches Blut zu, während die vordere ventrale Körperregion viel Sauerstoff, aber wenig Nahrung enthält. Bei abvisceralen Kontraktionen ist es natürlich umgekehrt.

Ein aus dem Körper herausgenommenes Herz vollführt den Wechsel in der Kontraktionsrichtung genau so wie im Körper; er ist daher ganz und gar von der Tätigkeit der beiden Herzganglien abhängig, die an den Enden des Herzmuskels liegen. An dem Ende, welches zurzeit das Blut aus dem Körper aufnimmt, tritt jedesmal zuerst Ermüdung ein und dann übernimmt das Ganglion des anderen Endes die Rolle des blutaufnehmenden Teiles.

Bemerkenswert ist, daß das aus dem Mantelgefäße in den Körper zurücktretende Blut bei den Ascidien nicht in die Kiemen eintritt, bevor es zum Herzen strömt, sondern direkt in letzteres einströmt. Das zeigt die hohe respiratorische Bedeutung der Mantelgefäße.

Die Blutzellen sind ab und zu durch Pigmente intensiv gefärbt (rot, gelb, blau, grün); nach dem Tode wird das Blut vieler Tiere, die im Leben farbloses Blut besitzen, durch die im Blute nun verbleibende Kohlensäure rasch blau gefärbt. Die Blutflüssigkeit dient nach Kruckenberg bei den Tunicaten im wesentlichen nur als Medium für die Blutzellen, denen die ganze respiratorische und nutritive Leistung des Blutes obliegt.

Organe zur steten Neubildung von Blutzellen sind von Pyrosomen (Seeliger) und Salpen (Ihle) beschrieben.

2e) Der Epikard und die Perivisceralhöhle. Bei den Acopelaten entstehen embryonal oder auch erst nach der Festsetzung der Larven von der Hinterwand des Kiemendarmes paarige entodermale Ausstülpungen, die nach hinten auswachsen und ein sehr verschiedenes Schicksal haben, je nachdem sie bei knospenbildenden Formen oder einfachen Ascidien zur Entwickelung kommen. Bei den ersteren verlieren sie in der Regel im Alter jede Verbindung mit der Kiemenhöhle und werden zu einem unpaaren, unter dem Darm sich hinziehenden dorsal-ventral meist zusammengedrückten Sacke: dem Epikard. Wegen seiner Lage zum Herzen ist er Epikard genannt, obwohl er nichts weiter mit ihm zu tun hat und ausschließlich ein Organ bildet, das bei der Knospung das Entodermmaterial zu liefern hat. Es steht also lediglich im Dienste der ungeschlechtlichen Fortpflanzung. Demgegenüber behalten die pharyngealen Ausstülpungen bei Ciona zeitlebens ihre Kommunikation mit der Kiemenhöhle bei und wachsen bruchsackartig nach hinten um den Darm und die übrigen Eingeweide herum, indem sie diese in der gleichen Weise mit einem Wasser erfüllten Hohlraum umhüllen, wie bei Styelopsis und Botrylliden der Peribranchialraum es tut. Beide Taschen legen sich dabei medial eng aneinander zur Bildung eines Septums. Bei Kontraktionen der Leibeswand wird das Wasser aus der Perivisceralhöhle herausgepreßt und bei der darauf folgenden Ausdehnung des Körpers von neuem mit Wasser aus der Atemhöhle gefüllt; dieser Wasseraustausch wird durch die beträchtliche Weite der kommunizierenden Oeffnungen ganz besonders erleichtert. Damas sieht die Bedeutung der Perivisceralhöhle, die nur bei Ciona vorkommt, in der respiratorischen Leistung und hält die Verhältnisse bei Ciona für die ursprünglich den Ascidien eigenen. Bei den übrigen Monascidien erscheint aber die Anlage der Perivisceralhöhle nur embryonal und schwindet nachher vollständig. Newstead und Julin halten deshalb die Perivisceralhöhle der Ciona für eine aberrante Bildung und betrachten alle paarigen Ausstülpungen der hinteren Pharynxwand, die nicht als echte Epikardbildungen bei der Knospung in Tätigkeit treten, sondern im späteren Leben schwinden oder zur Perivisceralhöhle auswachsen, als rudimentäre Epikards. Ein Epikard und damit auch Knospung wäre ihnen zufolge also ursprünglich allen Ascidien zugekommen. Es ist daher von besonderer Bedeutung, daß Salensky auch bei Copelaten epikardiale Bildungen nachgewiesen hat.

2f) Exkretionsorgane: Besondere Harnorgane kommen nur bei Ascidien vor und selbst hier, vor allem bei sehr vielen Synascidien fehlen sie oft vollständig. Man findet dann aber im Mesenchym mehr oder minder zahlreiche Zellen,

die in ihrem Plasmaleibe Harnkonkremente ablagern und gewöhnlich schon durch ihre abgerundete Gestalt von den übrigen Bindegewebszellen sich unterscheiden. Solche Zellen sind auch bei Thalliaceen beobachtet, während sie den Copelaten vollständig fehlen.

Bei anderen Synascidien erscheinen die Harnzellen nicht mehr im Mesenchym zerstreut, sondern sind als gelblich grüne Zellgruppen dem Darme angelagert. Eine wesentlich höhere Ausbildung wird aber erst erreicht, wenn die Nierenzellen, wie bei Phallusia und Ascidia, zur Bildung von Harnbläschen zusammentreten, in deren Lumen das Harnsekret von den Wandzellen entleert wird. Auch sie liegen meist in der Nähe des Darmes und ihre Zahl kann sehr erheblich sein und mehrere hundert betragen. Nur bei den Molguliden ist indessen anstelle der vielen, isolierten Harnbläschen ein einheitliches großes Organ entstanden: der Nierensack[1]), der über 1 cm Länge erreichen kann, während die größten Bläschen kaum 1 mm überragen. Die Nierenzellen bilden als einschichtiges Zylinderepithel die Wand des Sackes, in dessen weites Lumen sie ihre Exkrete entleeren. Der Sack ist von einem wasserklaren Harn erfüllt, in dem ein oder mehrere Harnkonkremente liegen. Ein Ausführungsgang fehlt. Nach Untersuchungen Kowalevskys entspricht diese Ascidienniere physiologisch den Harnkanälchen der Wirbeltiere, indem sie nur aus alkalisch reagierenden Zellen gebildet wird. Eine den Malpighischen Körperchen der Vertebaten vergleichbare Niere ist bisher nicht gefunden.

2g) Bindegewebe: Wie in so vielen Eigenschaften stehen auch hier wieder die Copelaten ganz isoliert, indem ihnen ein Bindegewebe vollständig fehlt. Die primäre Leibeshöhle wird von einer Lacunen umschließenden Gallert erfüllt, die bei dem gänzlichen Fehlen aller zelligen Elemente nur als Ausscheidungsprodukt des Ektoderms oder Entoderms oder beider Blätter betrachtet werden kann. Die Oraldrüsen und Subchordalzellen, welche in der primären Leibeshöhle des Rumpfes und Schwanzes bei vielen Appendicularien auftreten, sind nach Delsmann aus dem Schwanzentoderm hervorgegangen und bis auf weiteres wird man daher auch denselben Ursprung für eine unpaare Zelle annehmen müssen, die Martini konstant links neben dem Pharynx antraf. Alle anderen Tunicaten besitzen dagegen ein gut entwickeltes Bindegewebe, dessen Grundsubstanz gallertig ist und neben zahlreichen Phagocyten Pigmentzellen, Kalkspicula, Fibrillen usw. enthält. Bei Botrylliden und Pyrosomen liegt seitlich vom Pharynx, vor den Kiemenspalten oder wenigstens über den vordersten Spalten rechts und links ein flachgedrückter, linsenförmiger Mesenchymzellhaufen, der bei den Feuerwalzen als Leuchtorgan gedeutet wird, bei den Ascidien aber eine andere Bedeutung haben dürfte. Dorsal vom Kiemenkorbe und nach hinten gerückt liegt ferner bei Pyrosomen ein zweigeteilter Bindegewebshaufen, der dem Rückensinus der Blutbahnen eingelagert und durch sehr lebhafte Zellteilungen ausgezeichnet ist. Seeliger sieht in ihm ein Blutzellen bildendes Organ, das den Verbrauch an farblosen Blutkörperchen oder Phagocyten zu decken bestimmt ist. Da bei Pyrosomen und Ascidien ein sehr intensiver Verbrauch dieser Zellen durch Auswanderung in die Mantelsubstanz und wahrscheinlich auch bei der Verteilung der Nahrung im Körper statt hat, würde ihm eine große Bedeutung zukommen. Freilich ist von den Ascidien ein ähnliches Organ nicht bekannt.

2h) Chorda. Sowohl bei Ascidienlarven wie bei Copelaten wird sie im ausgebildeten Zustande aus einem rings geschlossenen Zellrohr gebildet, dessen dünne Wandung noch deutlich die Zusammensetzung aus Zellen an den Zellkernen erkennen läßt, und von einer homogenen, elastischen Masse erfüllt ist, über deren Konsistenz und chemische Beschaffenheit nichts Näheres bekannt ist. Embryonal wird sie bei beiden Gruppen als ein Zellstab angelegt, der aus dicht hintereinander gelagerten Zellen besteht. Es tritt aber sehr bald zwischen je zwei Zellen die elastische Masse auf, die die Zellen immer mehr auseinander drängt und entweder auf feine, dünne Querwände zusammenpreßt oder aber peripher verlagert, so daß sie dann die Chordascheide bilden.

2i) Die Muskulatur hat eine dreifache Ausbildung erfahren, die als Rumpf-, Schwanz- und Herzmuskulatur uns entgegentritt. Erstere hat ihren Ursprung im Mesenchym, das die primäre Leibeshöhle erfüllt und aus dessen zelligen Elementen die Muskelfasern sich bilden. Die Muskeln, in deren Fasern die Kerne eine zentrale Lage einnehmen, sind bald quergestreift, bald glatt, ohne daß ein Unterschied in der Leistung hervortritt. Den Copelaten, deren primäre Leibeshöhle eine zellenlose Gallert ausfüllt, fehlt dementsprechend eine Rumpfmuskulatur vollständig. Bei ihnen finden sich also nur Herz- und Schwanzmuskel und bei der aberranten Gattung Kowalevskia fehlt auch das Herz, so daß nur die außerordentlich zarte Muskulatur des Schwanzes erhalten bleibt.

Die Rumpfmuskulatur der schwanzlosen Tunicaten ist ihrem Ursprunge entsprechend, nicht epithelial, sondern strangförmig geordnet. Bei den Ascidien kommt es vielfach durch Ausbildung von mehr oder weniger scharf getrennten Lagen von längs- und querverlaufenden Muskelzügen zur Bildung eines vollständigen Hautmuskelschlauches, der aus zwei oder drei Schichten sich zusammensetzt. Bei den Thaliaceen und Pyrosomen hingegen hat die Rumpfmuskulatur die Lokomotion der Individuen oder der ganzen Kolonie übernommen und dieser Aufgabe entsprechend sich eigenartig entwickelt. Bei ersteren umspannen einige große, bandförmig breite Muskeln den Rumpf, um denselben periodisch energisch zusammenpressen zu können, während bei diesen strangförmige Muskelzüge in sogenannte Mantelfortsätze eingeschlossen an der Körperoberfläche der Einzelindividuen sich erheben und durch die koloniale Mantelmasse hindurch zum Diaphragma an der Oeffnung des Kolonierohres sich hinziehen, wo sie ihren distalen Befestigungspunkt haben. Sie bewirken nicht nur eine Verkürzung des ganzen Stockes, sondern vor allem eine Verengerung der hinteren Oeffnung, zu der das Kloakenwasser durch ihre Kontraktion herausgepreßt wird.

Bei allen Acopelaten sind die Ein- und Ausführöffnungen mit einer besonderen Schließ-

[1]) Nur bei Rhizomolgula arenaria sind zwei Nierensäcke gefunden.

muskulatur versehen, die bei Pyrosomen nur schwach, bei den Thaliaceen dagegen sehr stark entwickelt ist, weil hier die Lokomotionsart einen starken und energischen Verschluß beider Körperöffnungen nötig macht. Den Appendicularien fehlt am Munde wie auch an den Kiemenausgängen jede Muskulatur.

Herz- und Schwanzmuskulatur sind im Gegensatz zur Rumpfmuskulatur epithelialen Ursprungs.

Die Muskulatur des Myokards wird bei allen Tunicaten aus quergestreiften Muskelfibrillen gebildet, die dem einschichtigen Epithel des Perikardbläschens anliegen. Große plasmareiche Zellen, die in der Jugend die Enden der Herzblase einnehmen, später aber schwinden, dienen als Befestigungspunkte für die Fibrillen.

Im Ruderschwanze der Ascidienlarven und der Copelaten liegt rechts und links von der Chorda je ein Muskelband, das aus 1 bis 3, selten mehr Längsreihen von durchaus epithelial angeordneten Muskelzellen gebildet wird. Bei den Appendicularien wird die Reihe aus 10 Zellen gebildet, die durch grade verlaufende Querlinien voneinander getrennt sind und, wo 2 Reihen vorkommen, genau paarweise gelagert sind.[1]) Bei den Larven der Ascidien setzt sich gewöhnlich jedes Band aus 3 Zellreihen zusammen, die in der Längsrichtung spindelförmig gestreckt und alternierend angeordnet sind. Bei jenen wachsen die Muskelkerne zu großen, reich verästelten Kernplatten aus, die die ganze Fläche der Zellen erfüllen können; hier bleiben sie auf dem Stadium eines einfach kugeligen Kernes stehen. Dort bilden die Muskelfibrillen sich nur auf der Innenfläche der Zelle, hier auf Innen- und Außenfläche aus, ja es haben van Beneden, Julin und andere Forscher beobachtet, daß jede einzelne Muskelzelle ringsum von Muskelfibrillen umgeben war.

2k) Das Nervensystem: Charakteristisch für das Nervensystem der Tunicaten ist, daß es ursprünglich wie bei den übrigen Chordaten aus Gehirnblase und Nervenrohr besteht, aber durch die besondere Anpassung der Tiere an eine benthonische und pelagische Lebensweise, bei welcher die Nahrung rein mechanisch durch Sedimentation gewonnen wird, weitgehende Rückbildungen erfahren hat. Diese betreffen das Gehirn ebenso wie den Nervenstrang; doch fallen sie bei dem letzteren viel stärker in die Augen, da bei den meisten Tunicaten der ganze Schwanzabschnitt unentwickelt bleibt oder doch im postlarvalen Leben rückgebildet wird.

Das Gehirn zeigt nur noch bei Copelaten und Ascidienlarven primitive Verhältnisse, indem der Charakter einer Gehirnblase erhalten bleibt. Am deutlichsten ist dies bei den Larven der Ascidien, wo der Blasenhohlraum eine erhebliche Größe besitzen kann. Die Wand der Blase ist sehr ungleich dick, vorn und ventral meist sehr dünn, hinten und dorsal dagegen von beträchtlicher Dicke; in dem mit klarer Flüssigkeit erfüllten Hohlraum ragt eine Statolith und ein Auge vor. Die birnförmige Statolithenzelle von Ascidia mentula ist über einer Blase im Wandepithel eingefügt und wird seitlich durch Sinneshaare von Epithelzellen gestützt. Am Auge ist eine peripher gelegene Retina, ein Pigmentkörper und ein aus zwei Teilen gebildeter lichtbrechender Apparat (Linse und Meniscus) zu unterscheiden. An der linken Seite des Vorderendes der Sinnesblase legt sich die Flimmergrube an, die als Ausstülpung in den Pharynx sich öffnet und als Geschmacksorgan aufgefaßt wird.

Hat die Larve sich festgesetzt, so werden nicht nur Auge und Statolith, sondern auch die ganze Sinnesblase rückgebildet und nur die Flimmergrube und der an den Flimmergrubenkanal unmittelbar sich anschließende Teil des Larvengehirnes mit seiner hinteren Fortsetzung bleibt erhalten. Von dem dorsalen hinteren Abschnitte des Flimmergrubenkanales aber bildet sich das definitive Gehirn, das völlig kompaktes Gewebe besitzt, aller Sinnesorgane entbehrt und meist eine große Zahl paariger Nerven an Haut und Eingeweide entsendet. Peripher liegen im Gehirn Ganglienzellen, zentral die Nervenfaserschicht. Von der ventralen Wand des Flimmergrubenkanals aber, der Bildungsstelle des definitiven Gehirnes gegenüber, stülpt sich die Neuraldrüse aus (Fig. 11 und 12), ein Organ unbekannter Bedeutung, das unter dem Ganglion der Ascidien und Pyrosomen liegt und sehr verschiedene Ausbildung zeigt. Bei Goodsiria fehlt sie sogar ganz, bei Julinia ist sie nur als Verdickung in der Wand des Flimmergrubenkanals nachweisbar, sonst aber ist sie stets gut entwickelt und vor allem bei Monascidien reich verzweigt. Ihr Sekret enthält keinen Harn, ebensowenig konnte aber auch Schleim in ihm nachgewiesen werden. Noch mannigfacher als die Neuraldrüse ist die Flimmergrube bei den Ascidien gestaltet. Statt einer einzigen, können sehr zahlreiche Gruben von dem Kanal aus entspringen (bei Phallusia mammillata z. B. bis 500!). Dann erreicht der Kanal eine sehr bedeutende Länge und nur die terminale Grube mündet in den Kiemendarm, während die übrigen Flimmergruben in den Peribranchialraum durchbrechen.

Wie das definitive Gehirn der Ascidien geht auch das Ganglion der Pyrosomen aus einer Wucherung der Dorsalwand des Flimmergrubenkanales hervor, während ventral die Neuraldrüse entsteht. Hier trägt aber das Gehirn an seiner hinteren und ventralen Fläche ein einfaches Auge. Den Gehirnen dieser beiden Gruppen homolog erscheint auch das der Thaliaceen, bei denen die Flimmergrube vielfach median gelegen ist. Bei den Salpen ist mit dem Gehirn ein kompliziert gebautes Auge, bei den Ammen der Doliolen durch einen langen Nerven ein statisches Organ verbunden. Metcalf fand das Salpenauge hufeisenförmig gestaltet und aus einer außen gelegenen Pigmentschicht gebildet, deren konkaven Innenfläche eine gangliöse Zellmasse angelagert ist. In die Mündung dieser hufeisenförmig gekrümmten Hohlrinne ist dann die Retina so hineingefügt, daß die basalen Enden der hohen Zylinderzellen außen, ihre Stäbchensäume aber innen den Ganglienzellen aufliegen. Es würde also nur solches Licht wahrgenommen werden können, das nahezu senkrecht auf die Fläche fällt, welche das Auge umfaßt. Ueberall

[1]) Da keine Zellgrenzen zwischen den Zellkernterritorien eines Paares nachweisbar sind, spricht man von zweikernigen Syncytien.

entsendet das Ganglion zahlreiche paarige Nerven in die Organe (bei Salpa z. B. 9 bis 25 Paare).

Dem kompakten Gehirne der ausgebildeten Ascidien, Pyrosomen und Thaliaceen steht das eine Blase umschließende Gehirn der Appendicularien gegenüber, das dem der Ascidien-

fand nur 2, welche beide die Mundregion versorgen und insbesondere zu einem ovalen, vielzelligen Sinnesorgan an der Kehle ziehen, dessen Bedeutung als Geschmacksorgan wohl nicht ganz sicher ist, da ja die Flimmergrube schon als solches funktioniert.

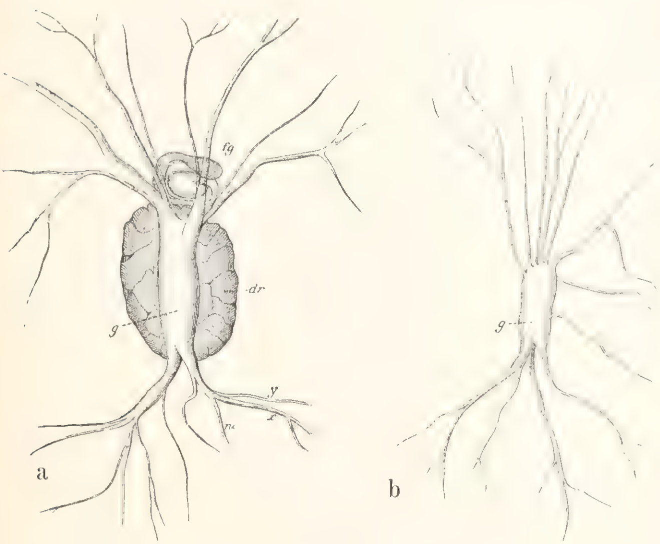


Fig. 11.

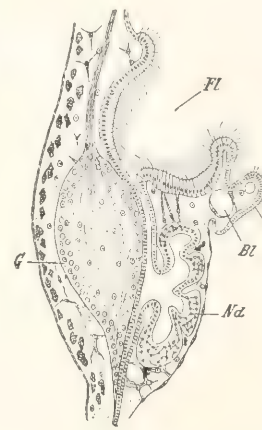


Fig. 12.

Fig. 11. a Ciona intestinalis. b Ascidia mentula. Gehirne. dr Neuraldrüse, fg Flimmergrube, g Gehirnganglion, nc Herznerv, x Magen- und Geschlechtsnerv, y hinterer Nerv für die Epidermis. Aus Seeliger. Nach Ussow.

Fig. 12. Clavelina lepadiformis. Längsschnitt durch die Region des Ganglions (G), Fl Flimmergrube, Nd Neuraldrüse, Fb Flimmerbogen, Bl Blutlakunen. Aus Claus-Grobben.

larven zu vergleichen ist, aber entschieden einen noch primitiveren Charakter bewahrt hat. Es ist scharf von dem Nervenrohr, das dauernd erhalten bleibt, getrennt, indem letzteres fadenförmig dünn, das Gehirn aber von rundlicher Gestalt und deutlich in eine vordere, mittlere und hintere Partie gesondert ist. Rechts vorn liegt die Flimmergrube, links die Sinnesblase, die nur einen Statolithen enthält. Salensky hat bei Oikopleura vanhöffeni Rudimente eines Auges nachzuweisen versucht; dasselbe würde aber, wenn seine Angabe sich bestätigen sollte, nicht wie bei den Ascidienlarven der Sinnesblase zugewandt sein, sondern in die primäre Leibeshöhle hineingeragt haben. Man wird daher weitere Untersuchungen abzuwarten haben. Die rechte Wand der Sinnesblase ist sehr stark entwickelt, die linke sehr dünn membranartig. Die Flimmergrube löst sich, nachdem sie von der Gehirnblase aus sich gebildet hat, vollständig vom Gehirn los und mit diesem Fehlen des Flimmergrubenkanales erklärt sich auch das Fehlen einer Neuraldrüse, die bei den übrigen Tunicaten aus seiner ventralen Wand hervorgeht. Im Gegensatz zu den schwanzlosen Tunicaten und in Uebereinstimmung mit den Ascidienlarven, entsendet das Gehirn der Appendicularien nur ganz wenige Nervenpaare. Martini

Der Nervenstrang ist in seiner ganzen Länge nur bei den Copelaten und Ascidienlarven vorhanden, bei allen anderen Tunicaten erscheint er in reduzierter Form oder ist ganz verloren gegangen. Seine Funktion haben vielmehr die paarig vom Gehirn ausgehenden Nerven übernommen. Nur Distaplia hat nach Kowalevsky noch Nervenäste erhalten, die vom Nervenstrange ausgehen und die Eingeweide versorgen. Bei anderen Ascidien ist aber das Nervenrohr der Larve nur noch als stummelförmiger Anhang des Flimmergrubenkanales nachweisbar. Das sogenannte Rumpfganglion, das bei den Ascidienlarven durch Wucherung der Ventralwand des Neuralrohres hinter der Gehirnblase sich bildet, geht überall mit dem Larvenstadium selbst verloren.

Bei den Appendicularien entsendet der Nervenstrang im Rumpfe 1 Paar Nerven an die Kiemenöffnungen und trägt, wie Martini nachwies, einige wenige Ganglienzellen aufgelagert; im Schwanze dagegen versorgt er jede der 8 proximalen Muskelzellen oder jedes Syncytium der Muskelbänder mit 1 Paar motorischer Nerven; nur das 9. und 10. Syncytium erhält keine besonderen Nerven. Die Ganglienzellen ordnen sich ferner im Verlaufe des Stranges zu größeren und kleineren Ganglien an, von denen

1 größeres gleich nahe der Schwanzwurzel gelegen ist. Aber die Zahl und Anordnung dieser Ganglien ist nicht konstant und zeigt keine Beziehung zu den Muskelzellen. Vom Hauptganglion gehen 2 unpaare Nerven ab, die schräg nach vorn zum Rumpfe hin verlaufen und Nervi recurrentes genannt werden. Sie sind ebenso wie feine verzweigte Nervenfäden, die von dem Ganglion oder dem Strange austreten, aber inkonstant sind, wohl sensibler Natur. Als Ausdruck einer Metamerie des Appendicularienschwanzes kann die Beziehung der motorischen Nerven zu den Muskelzellen- oder Muskelsyncytien der Muskelbänder nicht betrachtet werden. Sie ergibt sich einfach aus der Aufgabe der Nerven und der reihenförmigen Anordnung der Muskelzellen bei den Copelaten. Wären die Muskelzellen wie bei den Ascidienlarven alternierend angeordnet, so würde gar kein Schein einer Metamerie entstehen können.

Außer den bereits beschriebenen Sinnesorganen (Auge, Statolith, Geschmacksorgan) kommen noch in allen Abteilungen der Tunicaten Tastzellen vor, die auf ihrer freien Fläche feine Borsten oder auch Borstenbüschel tragen, und mit Nerven in Verbindung stehen. Sie sind vor allem auf den Lippenrändern der Appendicularien gut entwickelt. Besonderer Erwähnung verdienen endlich noch die sogenannten Ocellen an der Mund- und Kloakenöffnung von Ascidien, die von Seeliger untersucht sind und grübchenförmige Einsenkungen der äußeren Haut darstellen, deren Epithel aus hohen Zylinderzellen mit feinem Stäbchenbesatz auf der freien Oberfläche gebildet wird. Der Unterfläche ist eine dichte Lage mesenchymatischer Pigmentzellen angelagert. Ob sie wirklich Licht perzipierende Apparate und also wahre „Ocellen" sind, erscheint zweifelhaft.

21) Die Geschlechtsorgane: Mit Ausnahme ganz weniger Arten sind alle Tunicaten Zwitter. Die ursprüngliche Anlage der männlichen und weiblichen Keimdrüsen ist eine völlig gleiche und vielfach, so bei einem Teil der Copelaten zu einer unpaaren Drüse vereinigt. Im weiteren Verlaufe der Entwickelung sondern sich dann allerdings überall die Hoden von den Ovarien, so daß auf Schnitten beide Keimdrüsen sehr scharf voneinander getrennt werden können. Dennoch bleibt äußerlich die Zusammenlagerung derselben in sehr vielen Fällen eine so innige, daß man mit Recht von einer Zwitterdrüse sprechen kann. In anderen Fällen wieder sind Eierstock und Hoden auch räumlich getrennt und nur ihre Ausführungsgänge in der Kloakenwand führen männliche und weibliche Geschlechtsorgane wieder näher zusammen.

Während bei den pelagischen Tunicaten nur einfache oder paarige Ovarien und Hoden ausgebildet sind, kommt bei den benthonischen Ascidien eine außerordentliche Mannigfaltigkeit in der Zahl der Keimdrüsen vor, die für beide Drüsen zwischen 1 und mehreren hundert variiert (Fig. 13).

Im Verhältnis zum Rumpf erreichen zweifellos die Keimdrüsen mancher Appendicularien die bedeutendste Größe; Eierstöcke und Hoden zusammen können hier die Masse des übrigen Rumpfes ganz erheblich übertreffen und die Bewegungen der frei im Wasser schwimmenden Tiere sehr erschweren. Sie sind stets in ihrer Gestalt und Lagerung den Gleichgewichtsbedingungen des schwebenden und schwimmenden Tieres angepaßt und bei Fritillaria fertilis auf Vorder- und Hinterrumpf verteilt. Nur bei den Copelaten unter den pelagischen Tunicaten kommen ferner im Ovar eine große Zahl von Eiern zur Ausbildung, während Salpen, Doliolen

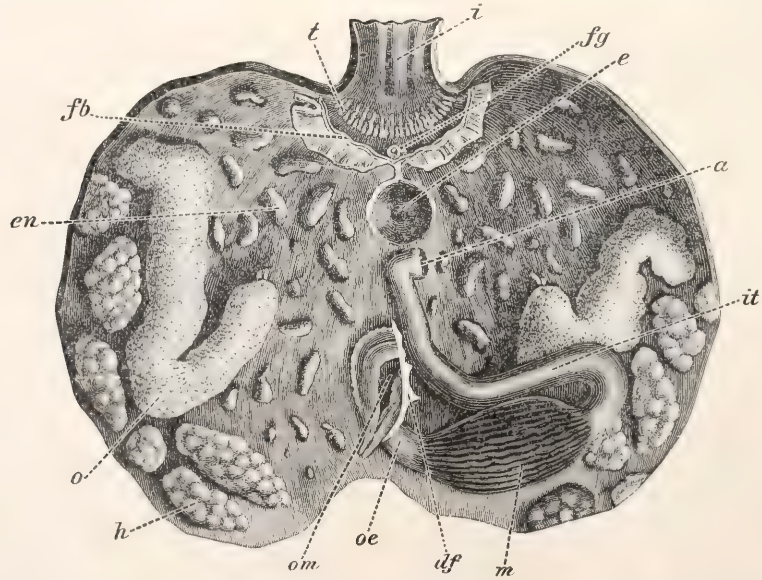


Fig. 13. Styela armata. Anatomie nach Entfernung des Kiemendarms. a After, df Hinterende der Dorsalfalte, e Kloakenöffnung, en Endocarps, fb Wimperbogen, fg Flimmergrube, h Hoden, i Mund, it Darmrohr, m Magen, o Ovar, oe Speiseröhre, om Eingang in die Speiseröhre, t Mundtentakel. Aus Seeliger. Nach Lacaze-Duthiers und Delage.

und Pyrosomen nur 1 einziges oder 2 bis 3 Eier entwickeln, die allerdings im mütterlichen Körper befruchtet werden und hier auch bei Salpen und Pyrosomen ihre Embryonalentwickelung durchmachen. Die Copelateneier entwickeln sich dagegen im Wasser, nachdem sie die Leibeswand der Mutter durchbrochen haben.

Auch unter den benthonischen Ascidien ist bei den Synascidien die Zahl der zur Reife gelangenden Eier meist sehr gering und überschreitet bei Didemniden und Diplosomiden. selten 6, kann aber auf ein einziges Ei herabsinken. Bei den Monascidien steigt dann aber die Menge der von einem Tier produzierten Eier gewaltig an.

Es tritt also deutlich hervor, daß alle Tunicaten, die Stöcke bilden, eine möglichst weitgehende Reduktion der Eizahl erfahren haben, während die einzeln lebenden Formen die im Reiche der Organismen allgemein herrschende hohe Eizahl beibehalten oder gar noch extrem gesteigert haben. Bei jenen übernimmt eben die ungeschlechtliche Fortpflanzung, die in der Ketten- und Stockbildung zum Ausdruck kommt, die Aufgabe der Keimdrüsen zum großen Teil.

Bei vielen Tunicaten reifen die Ovarien und Hoden eines Individuums zu sehr verschiedener Zeit, so daß eine Selbstbefruchtung verhindert ist und zwar entwickeln sich bei den Copelaten zuerst die Hoden (protoandrisch), während bei den Salpen die Eizellen in der Entwickelung vorangehen (protogynisch). Unter den Pyrosomen verhalten sich jedoch die einzelnen Arten verschieden, indem die einen protogyn, die anderen protoandrisch sind. Wo das Ei im Mutterkörper sich entwickelt, schließt sich die Oeffnung des Oviducts, der als Befruchtungsgang dient, gleich nach dem Eindringen des Samens.

Ihrer ersten Anlage nach gleichen die Keimzellen den Mesenchymzellen des Körpers; bald aber sondern sich die Keimzellen von Zellen, welche die Umhüllung der Drüse und die Ausführungsgänge bilden, und den Follikelzellen, welche bei fast allen Tunicaten die einzelnen Eizellen umkleiden. Im Gegensatz zum Eierstock, der meist eine kompakte Gestalt besitzt, setzt sich der Hoden aus zahllosen, reich verästelten Drüsengängen zusammen, die auf das engste zusammengelagert rundliche oder wurstförmige Körper oder auseinandergelegt dendritisch verzweigte Drüsen bilden.

Wo kein Peribranchialraum vorhanden ist, fehlt den Ovarien ein Ausführungsgang überhaupt, während die Hoden mit einem ganz kurzen Kanal, der direkt zur Haut führt, ausmünden (Copelaten). Aber auch bei Synascidien (Diplosomiden und Didemniden) kommt diese einfachste Ausbildung vor und die reifen Eizellen gelangen aus dem Ovar einfach in die primäre Leibeshöhle, wo sie von den Spermatozoen, die von außen eingedrungen sein müssen, befruchtet werden, um sich dann im äußeren Gallertmantel der Kolonie zu Larven zu entwickeln. Die Eier dieser Formen entbehren des Follikels, ernähren sich nach Art amöboider Zellen und bewegen sich amöboid durch die Gewebe des Muttertieres fort. In allen anderen Fällen kommt es dagegen zur Ausbildung besonderer Ausführungsgänge, die sich stets als einfache Fortbildung der die eigentlichen Keimdrüsen peripher umhüllenden Zellschicht erweisen.

Häufig machen die Eier ihre Entwickelung im Körper der Mutter oder auch, wie bei Botrylliden, in dem der Tochterknospen durch, und hierbei kommt es vielfach zur Ausbildung besonderer Bruträume, die von der Peribranchial- oder Kloakenhöhle geliefert werden. So stülpt sich z. B. bei Distaplia derjenige Teil des Peribranchialraumes, in welchen der Ovidukt einmündet, tief sackartig ein und schafft so eine geräumige Bruttasche, an deren Grunde die reifen Eier eintreten, während sie mit dem Peribranchialraume durch eine relativ kleine Oeffnung verbunden bleibt, zu der die ausgebildeten Larven das Muttertier verlassen können. Diese Taschen können der Länge des ganzen Tieres gleichkommen und durch Einrollung sich noch weiter vergrößern. Sie stülpen die Körperwand nach außen vor und bilden somit äußere Anhänge am Rumpfe des Tieres. Bei den Salpen erhebt sich umgekehrt das Epithel der Kloakenhöhle in der Umgebung der Oviduktöffnung wallartig um das durch fortschreitende Verkürzung des Oviduktes emporgehobene Ei empor und bildet eine mit placentaähnlichen Geweben versehene Bruttasche, die knospenartig vorspringt und in der das Ei zur jungen Salpe sich entwickelt.

Getrennt geschlechtliche Arten sind unter den Tunicaten sehr selten. Von den Copelaten ist nur Oikopleura dioica, die allerdings in allen Küstenmeeren der gemäßigten und tropischen Meere in großer Menge lebt, kein Zwitter. Von den Ascidien sind bei einer ganzen Reihe von Arten nur männliche oder nur weibliche Individuen gefunden und bei Distaplia magnilarva findet man oft die Stöcke ausschließlich aus Exemplaren nur des einen Geschlechtes gebildet. Im letzteren Falle sind aber auch hermaphroditische Kolonien beobachtet, deren Individuen zuerst Hoden entwickelten und darauf, unter Schwund der männlichen Keimdrüsen Ovarien. Auch ist es sehr wahrscheinlich, daß bei den eingeschlechtlich entwickelten Ascidien solche Zwitterformen vorliegen, wenn es auch natürlich nicht ausgeschlossen erscheint, daß getrenntgeschlechtliche Arten bei den Ascidien so gut wie bei den Appendicularien zur Ausbildung gekommen sind. Allerdings sind letztere freilebende und jene festsitzende Formen, für die Zwitterigkeit erhebliche Vorteile bietet.

3. **Embryonale und postembryonale Entwickelung. Generationswechsel.** Die Embryonalentwickelung der Tunicaten ist vor allem dadurch gekennzeichnet, daß zwar die Anlage der Keimblätter und der Organsysteme ganz wie bei den höheren Chordaten verläuft, aber das Cölom nur eben angelegt wird, ohne eine weitere Ausbildung zu erfahren. Es fehlen daher den Tunicaten eine Cölomhöhle und alle die wichtigen Organisationsverhältnisse, die an deren weitere Ausgestaltung sich anschließen, vor allem jede Segmentation. Bei Pyrosomen und Salpen sind die embryonalen Vorgänge durch intensive Ernährung des Keimes von seiten des elterlichen Organismus so stark beeinflußt, daß der typische Ablauf völlig verdeckt wird. Dort findet eine discoidale Keimanlage in dem sehr dotterreichen Ei statt, hier wird das Ei in einem Brutsack durch Plazentagewebe direkt von dem Erzeuger

ernährt. Auch bei einigen koloniebildenden Ascidien ist Plazentabildung beobachtet und kommt eine reiche Versorgung der im Peribranchialraum des mütterlichen Tieres sich entwickelnden Eies vor. Am klarsten liegen die Verhältnisse bei den einzeln lebenden Ascidien, deren dotterarme Eier nicht im mütterlichen Körper verweilen, sondern gleich nach der Befruchtung oder schon vorher in das Wasser entleert werden, wo sie schwebend treiben. In gleicher Weise lösen sich die reifen Eier der Copelaten sogleich von der Mutter; aber hier hat die Embryonalentwickelung eigenartige, in der Organisation auch der ausgebildeten Tiere sich zeigende Vereinfachungen erlitten, so daß wir am besten von der Embryonalentwickelung der Ascidien ausgehen werden (Fig. 14).

Nach der totalen, mehr oder weniger äqualen Furchung flacht die Blastula sich unter Schwund der Furchungshöhle zur Plazenta ab, die sich mit ihrer entodermalen Fläche tief einkrümmend, zur Gastrula umbildet. Der anfänglich umfangreiche Blastoporus schließt sich von vorn nach hinten, bis auf eine kleine Oeffnung. Hinter und vor dieser erhebt sich das Ektoderm zu den Medullarwülsten und bildet, indem diese Wülste von hinten nach vorn über den Blastoporus halbröhrenförmig sich schließen, das Medullarrohr. Dasselbe wächst bis zum vorderen Ende des jetzt bereits gestreckten Keimes vor, wo es mit einer Oeffnung, dem Neuroporus, endet. Der Blastoporus, der Entodermhöhle und Medullarrohr miteinander verbindet und also dem Canalis neurentericus der höheren Chordaten entspricht, hat sich während dieser Vorgänge geschlossen und zugleich sind wichtige Veränderungen an dem dorsalen Dache der Entodermhöhle vor sich gegangen. Hier haben sich die

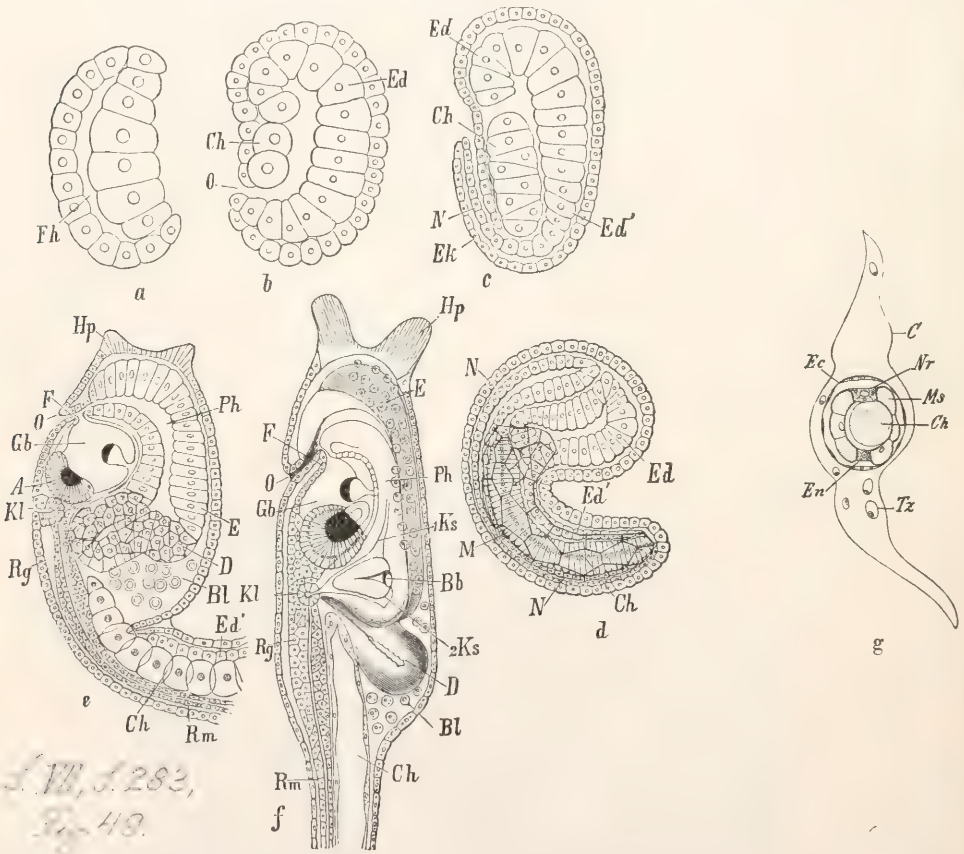


Fig. 14. Phallusiopsis mammillata und Clavelina lepadiformis. a) Keimblase in der Einstülpung begriffen, Fh Furchungshöhle, b) Gastrula mit Gastrulamund O, Ed Entoderm, Ch Chordaanlage, c) Späteres Stadium, Ek Ektoderm, N Anlage des Nervenrohres, d) Stadium mit Rumpf und Schwanz, Ed′ Schwanzentoderm, M Muskelzellen im Schwanz, e) Weiteres Stadium, Rg Rumpfganglion, Rm Verlängerung desselben in den Schwanz, Gb Gehirnblase, F Oeffnung derselben, A Auge, O Mund, Ph Kiemenkorb, E Endostyl, D Darmanlage, Kl Atrialöffnung (Kloakenanlage), Bl Blutkörperchen, Hp Haftpapillen, f) Vorderer Körperabschnitt einer freischwimmenden Larve, Ks_1, Ks_2 Kiemenspalten, Bb Blutsinus in der 1. Kiemenspange, D Darm, g) Querschnitt durch den Ruderschwanz der Larve von Clavelina lepadiformis, C Cuticula, Tz Zellen in derselben, Ec Ektodermepithel, Nr Nervenrohr, Ms Muskulatur, En Entoderm. Aus Claus-Grobben.

medialen Zellpartien als Chordagewebe differenziert, während die seitlichen Zellmassen sich zum Mesoderm gesondert haben. Charakteristischerweise aber beschränken sich diese Bildungen ausschließlich auf den hinteren Abschnitt des Keimes, in dem zugleich die Entodermhöhle mehr und mehr schwindet. Im vorderen Rumpfabschnitt hingegen, wo die Dorsalwand des Entodermrohres ihren ursprünglichen Charakter bewahrt, bleibt auch der Hohlraum in voller Ausbildung erhalten. Hier bildet sich der Vorderdarm der späteren Larve aus, von dem aus sich der ganze übrige Darm der späteren Ascidie entwickelt, während das unterhalb der Chorda gelegene Entoderm den als soliden Zellstrang auftretenden rudimentären Schwanzdarm ausbildet, der später bis auf einzelne Zellen ganz zugrunde geht. Die Mesodermanlagen lassen sehr bald einen vorderen kleinzelligen Abschnitt erkennen, der sich bei seiner Anlage mehr oder weniger deutlich vom primären Entodermrohr abfaltet, was mit der Cölomabfaltung bei den übrigen Chordaten übereinstimmt; jedoch tritt keinerlei segmentale Einschnürung auf und sehr bald schwindet die Falte wieder vollständig. Die Zellen lösen später, soweit sie nicht der Chorda anliegen und zu Muskelzellen des Schwanzes sich umbilden, ihren Verband auf und bilden die späteren Mesenchymzellen. Der hintere großzellige Abschnitt des Mesoderms liefert lediglich Schwanzmuskulatur und zeigt keine Abfaltungsvorgänge.

Der Keim hat sich jetzt bereits deutlich in den Rumpf- und Schwanzabschnitt gesondert und am Medullarrohr hat der vordere Abschnitt eine Erweiterung des Lumens und Verdickung seiner Wandung erfahren, die das spätere Gehirn abgrenzt. Man erkennt nunmehr deutlich, daß das vordere Mesoderm und der vorderste Teil der Chorda sich noch in den Rumpf vorschieben, ersteres bis zur hinteren Hälfte des Gehirns, letztere nur gerade in den Anfangsteil des Rumpfes.

Die weiteren Bildungsvorgänge scheiden sich in solche, die rein larvale Organe, wie die Sinnesblase und die Haftpapille schaffen, und in solche die der Organisation auch der erwachsenen Ascidie angehören, wie den Peribranchialraum und den eigentlichen Darm.

Die Haftpapillen entstehen als 3 isolierte Ektodermverdickungen am vorderen Körperpol. Sie dienen zur Festheftung der Larve, bevor sie ihren Schwanz rückbildet und sich zum Geschlechtstiere umbildet. Sie können die verschiedenste Gestaltung erhalten und zu mächtigen Fortsätzen des Körpers werden. Ihrer Funktion entsprechend kommen sie nur bei den Ascidien vor.

Die Sinnesblase geht aus dem vordersten Teil des Medullarrohres hervor, das auch jetzt noch ungeschlossen ist, aber infolge der Ausbildung der Mundöffnung unmittelbar vor ihm nun in die Mundhöhle ausmündet. Aus ihm geht die Flimmergrube hervor, die bei der Larve als trichterförmiges Organ Gehirn und Kiemenhöhle verbindet. Im übrigen ist das Medullarrohr hier vorn zu einer großen Blase ausgedehnt, an deren Wand sich ein Auge und ein statisches Organ entwickelt. Ersteres besteht aus einem Becher hoher Sinneszellen, dessen Hohlraum Pigment und Linse ausfüllen. Die Linse springt in das Lumen der Sinnesblase vor. Ebenso ist der Stalotith nach innen gerichtet. An die Sinnesblase schließt sich das sogenannte Rumpfganglion an, dessen Wandung stark verdickt und mehrschichtig ist, während das Medullarrohr im Schwanze nur einen dünnen Hohlstrang darstellt.

Der Peribranchialraum, der den Kiemensack umgibt, wird zuerst durch 2, paarig am Rumpf gelegene, dorsale Ektodermeinstülpungen angelegt, die dem Rumpfdarm entgegen wachsen und indem sie mit 2 ihnen gegenüber entstehenden Darmdivertikeln verschmelzen, die ersten Kiemengänge bilden. Die Wandung der letzteren wuchert dann Taschen bildend um den Kiemendarm herum, und indem die beiden primären Einstülpungsöffnungen sich immer mehr medial nähern, verschmelzen sie schließlich miteinander und bilden die unpaare Kloakenöffnung.

Nachdem der Schwanzabschnitt des Darmes auf einen bloßen Zellstrang reduziert ist, wird der definitive Darmtraktus neu gebildet und zwar vom hinteren Ende des Kiemendarmes aus.

Gleichfalls vom Kiemendarm und also vom Entoderm nimmt das Herz seinen Ursprung, indem zwischen dem hinteren Endostylende und der Einmündung des Darmes von diesem 1 oder 2 Zellstränge oder Blindsäcke (Procardium) nach hinten abgehen, welche Perikard und Herz bilden. Nach der Abschnürung der herzbildenden Teile bleibt ein Rest dieses Procardiums zurück, das als Epikard bezeichnet wird und für die stolone Knospung von Bedeutung ist.

Schon während des Embryonallebens hat das Körperepithel mit der Bildung der gallertigen Cuticula (Mantel) begonnen; sie umhüllt nicht nur den ganzen Körper, sondern bildet auch auf dem Schwanz die Flossensäume. Darin besteht ein wichtiger Unterschied gegenüber den Flossen der Copelaten die vom Ektoderm selbst gebildet werden und an denen der Mantel gar keinen nennenswerten Anteil hat. Die Cuticula gibt ferner bereits jetzt Cellulosereaktion und wird mit Mesenchymzellen durchsetzt.

Bei einem Teil der Larven erfährt der Schwanzabschnitt eine Drehung von 90° nach links gegenüber der Medianebene des Vorderrumpfes. Wahrscheinlich ist auch hierin eine rein larvale Anpassung zu erkennen, indem das Erheben vom Boden und das Schweben im Wasser dadurch erleichtert wird. Ihr Ursprung wäre also ganz verschieden von der Schwanzdrehung der Copelaten, die mit der Handhabung der Fangapparate in engster Beziehung steht. Um so bemerkenswerter ist, daß die Drehung in beiden Fällen in gleichem Sinne erfolgt.

Hat die nun fertig ausgebildete Larve die Eihülle durchrissen, so schwärmt sie kurze Zeit (wenige Stunden bis einige Tage) umher, setzt sich dann aber am Meeresboden fest und wandelt sich zur fertigen Assidie um.

Die Embryonalentwickelung der Copelaten, die uns neuerdings durch Delsmans Untersuchungen bekannt geworden ist, schließt sich nach ihm eng an die der Ascidien an, zeigt aber gegenüber Amphioxus eine noch weitergehende Reduktion der Zellzahl und erschwert dadurch die Deutung der Furchungs- und Organbildungen sehr. Bemerkenswert ist, daß die ganzen Kiemengänge entodermalen Ursprungs sind und also jedes Homologon mit dem ektodermalen Peri-

branchialraum der übrigen Tunicaten fehlt. Die Sinnesblase des Gehirns ist wie bei den Ascidien entwickelt, jedoch erheblich kleiner und enthält nur einen Otholithen. Sie ist hier also vollständig auf die Stufe einer Statolithenblase reduziert. Nach Salensky soll bei Oikopleura vanhöffeni auch ein Augenrudiment in ihrer Wand vorkommen. Sehr eigenartig erscheint, daß nach Delsmann die stets einzelligen Munddrüsen aus Zellen des rudimentären Schwanzdarmes hervorgegangen sein sollen. Doch spricht für einen Zusammenhang beider, daß fast alle Oikopleuriden, die im Schwanze Subchordalzellen haben, auch Munddrüsen besitzen.

Aus der Embryonalentwickelung der übrigen Tunicaten mögen nur noch 3 Punkte erwähnt werden. Einmal kommt nach Salensky bei Pyrosoma ein Paar von Cölomtaschen zur Ausbildung, über deren genaueren Bau aber noch nichts bekannt ist. Jedenfalls ist ihr Schicksal dasselbe wie bei den Ascidien.

Dann wird eine Chorda nur da unverkennbar als Zellstrang von charakteristischer Struktur embryonal ausgebildet, wo sie auch im postembryonalen Leben als die Stütze eines Schwanzes zu dienen hat, also bei Copelaten, Ascidien und Doliolen. Bei den Pyrosomen und Salpen dagegen fehlt ein solches Gebilde vollständig. Allerdings hat Salensky bei beiden Gruppen im hinteren Rumpfabschnitt Zellmassen, die zweifellos als Reservenahrung gedeutet werden müssen, wegen ihrer Aehnlichkeit mit dem Degenerationsprodukt des Schwanzes bei Ascidienlarven und Doliolum als Homologon des Schwanzes und somit auch einer Chorda gedeutet. Es ist aber doch sehr zweifelhaft, ob dieser Eläoblast wirklich eine solche Bedeutung hat, da wir gar keine Beweise dafür haben.

Bei den Pyrosomen führt die Embryonalentwicklung nicht zur Ausbildung nur eines Individuums, sondern noch innerhalb der Eihülle werden von dem ovogenen Tiere 4 Tochterindividuen auf ungeschlechtlichem Wege durch Knospung gebildet, während das Primärindividuum ohne Mund, Kiemenspalten, Keimdrüsen usw. ausgebildet zu haben, den ganzen mächtigen Nahrungsdotter des Eies in seine Leibeshöhle aufnimmt und zur Ausbildung der jungen Kolonie verwendet. Die sehr lehrreiche Darlegung Heiders zeigt, wie die Tochterbildung nicht vom Hinterende des Endostyls, wo bei den Salpen der Stolo sproßt, ausgeht, sondern ganz vom Vorderende desselben, dicht vor der Stelle, an der der Durchbruch der Mundöffnung zu erwarten wäre, wenn das Primärindividuum zu vollständiger Ausbildung käme. Aus dem Ei der Pyrosomen schlüpfen also bereits kleine Kolonien von 4 Individuen Stärke aus. Das Primärindividuum wird Cyathozooid, die Tochterindividuen werden Ascidiozooide genannt. Wir werden sehen, daß dieser Vorgang in der postembryonalen Entwickelung der übrigen Tunicaten weit verbreitet ist.

Postembryonale Entwickelung. Wir werden hierunter naturgemäß die ganze Entwicklung zu verstehen haben, die von dem eientschlüpften Tier zur nächsten Geschlechtsreife führt, einerlei ob dieser Weg am ersten Individuum bereits sich vollendet, oder aber eine verschieden große Zahl von ungeschlechtlichen Generationen umfaßt.

Ungeschlechtliche Vermehrung fehlt vollständig nur bei den Copelaten und einfachen Ascidien. Ein großer Teil der Synascidien pflanzt sich sowohl geschlechtlich wie durch Knospung fort, ohne daß eine Trennung beider Vermehrungsarten auf verschiedene Individuen eingetreten wäre. Bei nicht wenigen Synascidien aber sowie bei den Pyrosomen geht mindestens das dem Ei entsprossene Individuum, welches die spätere Kolonie gründet, zugrunde, ohne geschlechtsreif geworden zu sein; es können aber eine Reihe solcher nur ungeschlechtlich sich vermehrender Generationen einander folgen, bevor Geschlechtstiere in der Kolonie auftreten, die dann sowohl Knospen wie Eier produzieren. Bei den Salpen und Doliolen endlich vermag jedes Individuum nur geschlechtlich oder nur ungeschlechtlich sich zu vermehren; die geschlechtliche Arbeitsteilung ist streng durchgeführt und Geschlechtstiere und Knospentiere wechseln ganz gesetzmäßig miteinander ab. Die höchste Ausbildung erreicht dieser Generationswechsel bei den Doliolen, wo er mit einer über die Fortpflanzung weit hinausgreifenden Arbeitsteilung verbunden ist, indem besondere Nähr- und Pflegetiere entstanden sind.

In den Copelaten und Monascidien treten sich die beiden Hauptabteilungen der Tunicaten am reinsten gegenüber. Das Auftreten der Knospung bei den Acopa vergrößert die Kluft beträchtlich. Sie ist keine primitive Erscheinung, sondern erst von den Acopa sekundär erworben. Es ist sogar durch Seeliger sehr wahrscheinlich gemacht, daß das Knospungsvermögen allein bei den Ascidien mehrfach unabhängig voneinander entstanden ist.

Tunicaten ohne Knospungsvermögen. 1. Copelaten. Während in einigen Fällen das ganze Tier das Ei in einem Stadium verläßt, in dem Schwanz und Rumpf bereits die endgültige Lagerung eingenommen haben (Lohmann, unbestimmte Oikopleura der Sargassosee), schlüpfen andere schon aus, ehe die Drehung und die ventrale Abknickung des ersteren erfolgt ist. Dann hat das Neugeborene eine sehr merkwürdige Gestalt, wie die nebenstehende Figur (Fig. 15) zeigt, und man wird es als Larve bezeichnen müssen. Nahrung kann es noch nicht aufnehmen, da der Mund noch nicht zum Durchbruch gekommen ist und vor allem das Oikoplastenepithel und der Schwanz noch nicht im stande sind, einen Fangapparat zu bilden. Im übrigen weist der Bau, von der Unreife der Organbildung abgesehen, nichts Eigenartiges auf. Nur ist die Larve von Fritillaria (Fig. 15) noch mit einem Oikopleuridenschwanz versehen, d. h. die Flossen reichen proximal unmittelbar bis zum Rumpf und schrumpfen nicht wie bei den älteren Fritillarien in diesem proximalen Abschnitt auf einen ganz schmalen, funktionslosen Saum zusammen. Das läßt sich aus der funktionellen Bedeutung der Fortnahme der Ruderflosse von der Bauchfläche des Rumpfes leicht verstehen. Denn die Fritillarien bilden mit 2 Ausnahmen kein Gehäuse, sondern nur den vor dem Munde liegenden Fangapparat, in den der Schwanz fortgesetzt Wasser hineintreiben muß, wenn sie Nahrung fangen sollen. Dieses Wasser aber muß unter der breiten Bauchfläche der

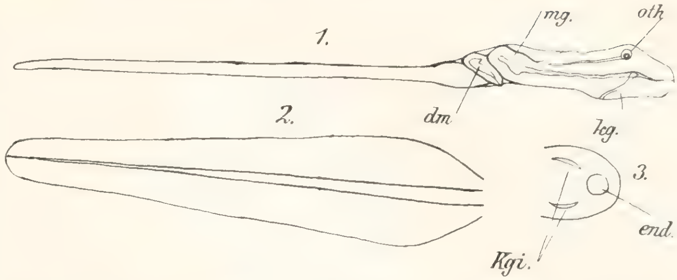


Fig. 15. Fritillaria sp. Larve. 1 Seitenansicht. oth Gehirnblase mit statischem Organ, hinter ihr der dorsale Nervenstrang, kg der rechte Kiemengang, von der spaltförmigen Mundhöhle ausgehend, die nach hinten zu Speiseröhre und Magen, mg, sich fortsetzt; dm Darm, mit Afterpapille. 2 Schwanz mit Flosse in Flächenansicht. 3 Vorderstes Rumpfstück in Ventralansicht, end Endostyl, Kgi Kiemengänge. Aus Lohmann.

Fritillarien durch die Schwanzundulationen herbeigesogen werden und es darf daher die Schwanzfläche hier keine breite Scheidewand wie bei den Oikopleuriden bilden, die den Zustrom immer neuen Wassers hindern würde. Bei den Oikopleuriden hingegen, die Gehäuse bilden in denen sie selbst eingeschlossen sind, muß dieses Wasser nach der Schwanzspitze und ventralwärts in die Zwischenflügelkammern getrieben werden, wobei es über die ganze Fläche des Schwanzes entlang streicht. Hier fördert der breite und feste Ansatz also den Transport des Wassers. Es ist nun von großem Interesse, daß jene beiden Fritillariden, die ein Gehäuse bilden und also ihren Schwanz ebenso gebrauchen müssen, wie die Oikopleuriden, zugleich die einzigen Fritillariden sind, deren Schwanzflosse sich auch beim fertigen Tier bis zum Rumpfe fortsetzt. Zugleich wird man annehmen dürfen, daß der Oikopleuridenschwanz die primitive Form darstellt, während der Fritillaridenschwanz durch Anpassung an die besonderen funktionellen Anforderungen des frei hängenden Fangapparates sekundär aus diesem entstanden ist. Erst wenn der Larve eine Fangapparatbildung möglich ist, wird hier der Schwund der proximalen Flossenteile erfolgen. Die Dauer dieses Larvenstadiums dürfte nur kurz sein. Die weitere Entwicklung ist, soweit bekannt, überall eine direkte.

2. Solitäre Ascidien. Durch den Schwanz und die Haftapparate sind die geschwänzten Larven dieser Tunicaten im allgemeinen gut gekennzeichnet. Nur bei ganz wenigen Formen mit abnormer Entwickelung fehlen beide (einige Molguliden). Wie die Larven der Copelaten sind auch die Ascidienlarven nicht imstande Nahrung aufzunehmen, da die gallertige und von Mesenchymzellen durchsetzte Cuticula die Mund- und Cloakenöffnung noch verschließt. Erst nach dem Festsetzen brechen beide Oeffnungen durch und ermöglichen fortan den normalen Nahrungserwerb. Die Dauer des Larvenstadiums währt nur wenige Stunden bis einige Tage. Die Gestalt ist sehr verschieden nach der Gestalt des Rumpfes, der Ausbildung der Haftapparate und Mantelgefäße.

Da die Festsetzung der Larve mit den im vorderen Körperpole liegenden Haftapparaten erfolgt, bei der ausgebildeten Ascidie aber der Mund am freien, oberen Körperpole liegt, so muß nachträglich eine vollständige Verlagerung des Körpers erfolgen, die dadurch herbeigeführt wird, daß eine Hautfalte tief zwischen Schwanzwurzel und Festheftungspunkt in den Körper vorwuchert und dann sich streckt und völlig ausglättet. Inzwischen sind die Sinnesblase samt Auge und statischem Organ, sowie der gesamte Schwanz degeneriert und ihre Zerfallsprodukte sind durch Mesenchymzellen aufgenommen. Die Reste des Schwanzes bleiben am längsten als regelloser Zellhaufen dorsal und hinter der Egestionsöffnung liegen. Salensky vergleicht sie dem Eläoblast der übrigen Tunicaten.

Während so die larvalen Bildungen aufgelöst und durch Mesenchymzellen in den Bestand des Körpers wieder als Baustoffe eingeführt werden, findet die Weiterentwickelung des Baues des reifenden Tieres statt, indem vor allen durch in gesetzmäßiger, aber sehr mannigfacher Art auftretende Entodermdivertikel des Kiemenkorbes, die mit gleichen Ausstülpungen des Peribranchialraumes sich vereinigen, die Zahl der Kiemenspalten vermehrt wird. Das definitive Gehirn geht aus den hinter der larvalen Sinnesblase gelegenen und dieser links anliegenden Medullarzellen hervor. Die trichterförmige Flimmergrube bleibt erhalten; einfache Pigmentflecke im Umkreise der Kloaken- und Mundöffnung werden als Augen gedeutet. Geschlechtsorgane und Harnbläschen werden von Mesenchymzellen gebildet. Die darmumspinnende Drüse dürfte hinter dem Magen aus dem Darm hervorsprießen.

Trotzdem jede ungeschlechtliche Vermehrung fehlt, kommen doch gar nicht selten so innige Verwachsungen verschiedener Individuen einer Art vor, daß man dadurch getäuscht, früher Stockbildung für manche Formen angenommen hat. Es handelt sich aber in allen solchen Fällen nur darum, daß Larven sich an älteren Ascidien festheften, oder mehrere Larven, so dicht nebeneinander zur Anheftung gelangen, daß bei dem Heranwachsen der Tiere die Mäntel miteinander verschmelzen.

Tunicaten mit Knospungsvermögen. Hierher gehören die Thaliaceen und stockbildenden Ascidien, wobei unter den letzteren in diesem Zusammenhange auch die Pyrosomen verstanden sein mögen, da sie sich tatsächlich auf das Engste den benthonischen Ascidien anschließen.

Die Knospung setzt vielfach bereits sehr früh ein. So sahen wir, daß bei Pyrosomen schon aus dem Ei eine aus 4 Personen bestehende Kolonie entschlüpft, deren Stammindividuum oder Oozooid (oder Cyathozooid) stark rückgebildet erscheint. Auch bei den Synascidien beginnt die Knospung vereinzelt schon im Ei. So schlüpft Didemnum roseum mit Oozooid und wohl ausgebildetem ersten Blastozooid

aus. Mehrfach aber knospen bereits die geschwänten Larven wie bei Holozoa und Leptoclinum. Sonst erfolgt die Koloniebildung erst nach dem Festsetzen der Larven, das in der vorher geschilderten Weise von tief eingreifenden Rückbildungen begleitet ist.

Die Art der Knospenbildung ist sehr verschieden und es ist noch strittig ob die Unterscheidung der verschiedenen Knospungsformen wirklich das Richtige trifft. Zunächst nimmt jedenfalls die sogenannte palleale Knospung, wie sie bei den Botrylliden und Polystyeliden vorkommt eine ganz exzeptionelle Stellung ein. Hier treten die Knospen in der Umgebung des Kiemendarmes auf, indem die Körperwand sich vorstülpt und eine aus 3 Gewebsschichten bestehende Tochteranlage bildet: die äußere Haut bildet auch die Haut der Knospe, das darunter gelegene Mesenchym das Bindegewebe des Keimes; das entodermale Darmrohr aber wird vom ektodermalen äußeren Blatt der Peribranchialhöhle geliefert, während bei allen anderen Knospungen der Tunicaten hierzu gleichfalls entodermales Gewebe der Mutter, meist vom Kiemendarm genommen wird. Es sind viele und sorgfältige Untersuchungen ausgeführt, um diese von Metschnikoff entdeckte und der sonstigen Bedeutung der Keimblätter so widersprechende Erscheinung nachzuprüfen. Sie haben aber nur zu einer Bestätigung geführt, und bei diesen beiden Synascidienfamilien ist also tatsächlich ektodermales Gewebe imstande entodermale Bildungen in der Knospe aus sich hervorgehen zu lassen.

Der pallealen Knospung stehen die sämtlichen übrigen Knospungsvorgänge gegenüber, bei denen die 3 Körperschichten der Knospe aus gleichartigen Teilen der Mutter hervorgehen und das Entoderm stets dem Bereiche des Darmrohres entstammt. Aber wir treffen auch hier wieder bei einer Gruppe der Synascidien ganz abnormale Vorgänge (Didemniden und Diplosomiden). Während nämlich sonst das Entoderm der Knospe einen einheitlichen Ursprung hat, geht es hier auf 3 verschiedene Teile des mütterlichen Entodermrohres zurück, die erst nachträglich zur Bildung der einheitlichen Knospe miteinander verwachsen. Am einfachsten erscheint die sogenannte stoloniale Knospung der Clavelliniden und Perophoriden, bei denen wurzelartige Fortsätze des Körpers der Mutter die Knospen hervorgehen lassen. Jeder dieser stolonialen Ausläufer baut sich aus Ektoderm, Mesenchym und einer Entodermlamelle auf, die das Lumen des Stolos meist wie ein Septum in 2 Häflten teilt. Diese Lamelle wird aus 2 Blättern gebildet, die röhrenartig auseinanderweichen können und den Darmtraktus des Tochterindividuums bilden. Die Beziehung dieses Entodermmateriales zu den Organen der Mutter ist noch nicht sicher erkannt; es ist aber von van Beneden und Julin behauptet, daß dasselbe vom Epikard der Mutter herrühre. Ist das wirklich der Fall, so schließt sich diese Knospungsart vollständig der sogenannten Epikardialknospung an, die nicht nur bei Synascidien, sondern auch bei Pyrosomen, Salpen und Doliolen vorkommt und wohl als die typische und ursprüngliche Knospungsweise der Acopa zu betrachten ist. In allen diesen Fällen liefert das vom hinteren Ende des Endostyls und des Kiemenkorbes sich bildende Epikard, indem es Fortsätze in die Knospen entsendet, das gesamte Entodermmaterial derselben. In der Bildungsweise der Fortsätze weichen die verschiedenen Gruppen der Acopa voneinander ab; darauf soll hier aber nicht näher eingegangen werden. Bei den Didemniden und Diplosomiden geht nun der Entodermschlauch der Knospen nicht nur aus dem Epikardfortsatz, sondern zugleich aus bestimmten Teilen des Oesophagus und Enddarmes der Mutter hervor, so daß das Epikard den Kiemendarm und vorderen Teil der Speiseröhre, der mütterliche Oesophagus den hinteren Speiseröhrenabschnitt, Magen und vorderen Darmteil und der mütterliche Enddarm den Enddarm der Knospe bildet. Kompliziert wird dieser eigenartige Knospungsvorgang noch dadurch, daß der Thorakal- und Abdominalabschnitt des Tochterindividuums voneinander getrennt angelegt werden und erst sekundär miteinander zu einem Individuum verwachsen. Indem vielfach die Entwicklung beider Hälften verschieden schnell abläuft oder auch bei dem einen Teil ganz gehemmt wird, entstehen in den Stöcken zuweilen die merkwürdigsten Gruppierungen und Gestaltungen der Individuen.

Wir würden also die Knospungsvorgänge der Acopa folgendermaßen gruppieren können:

1. Typische Knospung, bei der das Entoderm der Knospe vollständig vom Epikard der Mutter geliefert wird: viele Synascidien, Pyrosomen, Salpen und Doliolen. — Wahrscheinlich auch die stoloniale Knospung der Clavelliniden und Perophoriden (Epikardiale Knospung).

2. Atypische Knospung, bei der das Entoderm der Knospe, zum Teil oder ganz, einen anderen Ursprung hat:

a) Das Entoderm wird vom Perikard und von Teilen der Speiseröhre und des Enddarmes der Mutter gebildet: Didemniden und Diplosomiden (Pylorische Knospung).

b) Das Entoderm wird vom Ektoderm der Peribranchialhöhle der Mutter gebildet: Botrylliden und Polystyeliden (Palleale Knospung).

Diese 3 verschiedenen Arten der Knospenbildung deuten darauf hin, daß wiederholt und unabhängig voneinander die Knospung bei den Tunicaten sich ausgebildet hat, in ähnlicher Weise, wie auch die Versuche auf Grund der Ausbildung des Kiemenkorbes ein natürliches System der Ascidien zu begründen, zu der Annahme geführt haben, daß die Stockbildung wiederholt selbständig im Stamme der Ascidien von ursprünglich solitären Formen erworben ist.

Sehr eigenartig ist, daß die Entodermanlage der Knospe gerade vom hinteren ventralen Ende des Kiemenkorbes am Hinterende des Endostyls aus gebildet wird. Es ist aber diese Stelle wohl die einzige im ausgebildeten Körper der Acopa, die keine bestimmte Aufgabe bei der Nahrungsgewinnung und Verarbeitung zu verrichten hat und daher von vornherein am wenigsten differenziert worden sein wird.

Seeliger bringt die Entstehung des Knospungsvermögens der Acopa direkt mit dem Verlust des Schwanzes in Beziehung. Bemerkenswert ist auch, daß an derselben Stelle, an welcher embryonal der Schwanzdarm von dem späteren Darm sich trennt, das Entodermmaterial der

Knospen sich neubildet und daß gleichfalls von der hinteren Wand des Kiemendarmes der definitive Darm auswächst, nachdem der subchordale Schwanzdarm verloren gegangen ist.

Der Stolo der Pyrosomen, Salpen und Doliolen zeigt einen weit komplizierteren Bau, als nach dem eben über die verschiedenen Knospungsweisen Gesagten vermutet werden könnte. In ihm finden sich nämlich neben dem zentral gelegenen Fortsatze des Entodermrohres der Mutter noch Zellstränge, die eine direkte Verbindung mit allen anderen wichtigeren Organen der Mutter herstellen, so ein dorsal gelegenes Nervenrohr, ein Genitalstrang ventral vom Entodermrohr und seitlich 2 Peribranchial-, sowie 2 Perikardialröhren; im ganzen also 7 strang- oder röhrenförmige Organanlagen. Entsprechend der gesteigerten Arbeitsleistung dieser Stolonen zeigen sie demnach auch eine weit höhere Organisation als die einfachen Knospenanlagen der Synascidien.

Der Generationswechsel, der in Anschluß an diese ungeschlechtliche Vermehrung bei Pyrosomen und Thaliaceen zur Ausbildung gekommen ist, behält bei den Pyrosomen (Fig. 16 und 17) noch eine niedrige Form, die sich eng an die Verhältnisse der Synascidien anschließt.

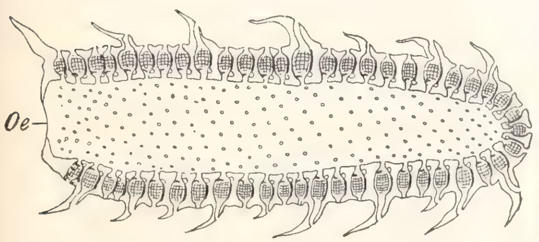


Fig. 16. Pyrosomakolonie. Längsschnitt. Etwas schematisiert. oe Oeffnung des gemeinsamen Kloakenraumes. Aus Claus-Grobben.

Die vom Oozooid (Cyathozooid) ungeschlechtlich erzeugten Primärascidiozooide bilden Geschlechtsorgane aus und ebenso alle weiteren Individuen desselben Stockes, die durch Stolobildung produziert werden. Das Oozooid ist also die ungeschlechtliche Generation, der zahlreiche Geschlechtsgenerationen folgen, die aber zugleich durch Stolonen sich vermehren. Die Stammutter des ganzen Stockes, das Oozooid, hat, nachdem die junge Kolonie gebildet ist, für dieselbe keine weitere Bedeutung und geht zugrunde, während die Doliolum-Amme nur Kieme und Darm rückbildet, dagegen die Muskulatur übermäßig stark entwickelt und so zum Lokomotionsapparat der Kolonie wird, solange die Individuen derselben noch jung sind. Bei den Pyrosomen muß daher die Fortbewegung der Kolonie von den jungen Tieren selbst übernommen werden und daher wird zunächst möglichst schnell durch Knospung eine gewisse Zahl von Individuen gebildet, indem das Oozooid (Amme) schon im Ei damit beginnt und auch die nächsten Generationen zunächst Knospen bilden und erst in höherem Alter Eier und Hoden zur Reife bringen.

Die vom Stolo sich lösenden jungen Tiere bleiben nur bei einem Teil der Pyrosomaarten da liegen, wo sie geboren werden; bei anderen Arten werden sie in ähnlicher Weise wie die Vorknospen von Doliolum und Anchinia von den Mantelzellen, nach dem Teile des Stockes, in dem sie leben sollen, passiv hintransportiert (Phorocyten).

Bei den Salpen (Fig. 18 bis 21) und Doliolen ist der Generationswechsel ganz scharf ausgeprägt, indem alle Individuen nur auf eine Art, geschlechtlich oder ungeschlechtlich sich zu vermehren vermögen. Die solitären Formen vermehren sich durch einen Ventralstolo, die Kettenindividuen durch Keimdrüsen. Man bezeichnet beide daher auch wohl als Oozooide (ungeschlechtlich, solitär) und Blastozooide (sexuell, Glieder einer Kette).

Die Kettenbildung und die Ausbildung der Individuen ist bei Salpen und Doliolen grundverschieden.

Bei den Salpen weichen Oozooid und Blastozooid in ihrer Organisation, vom Fehlen oder Vorhandensein des Stolos und der Haftfortsätze abgesehen, nur unwesentlich voneinander ab.

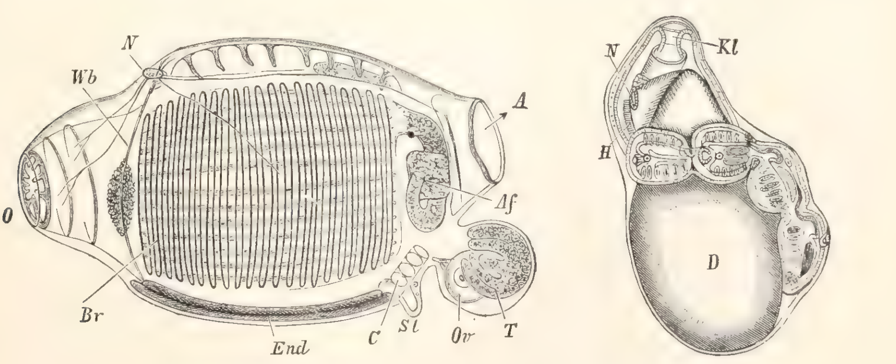


Fig. 17. Pyrosoma. a Einzeltier. O Mund. A Kloakenöffnung, Af After, Ov Ovar, T Hoden, N Ganglion, Br Kiemenkorb, End Endostyl, Wb Wimperbogen mit Leuchtorgan, C Herz, St Stolo prolifer; b Cyathozooid. H Herz, Kl Kloake, D Dotter, im Umkreis des Dotters die vier Blastozooide. Aus Claus-Grobben.

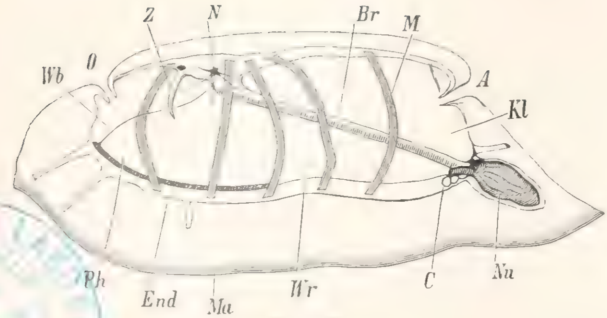


Fig. 18.

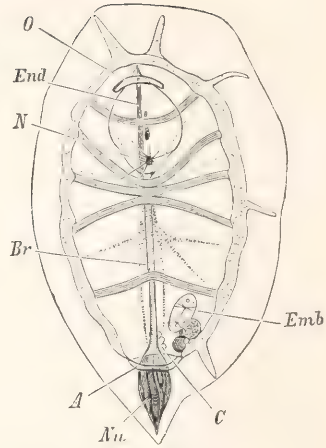


Fig. 19a.

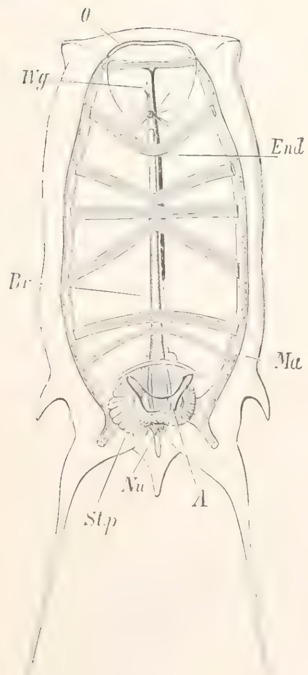


Fig. 19b.

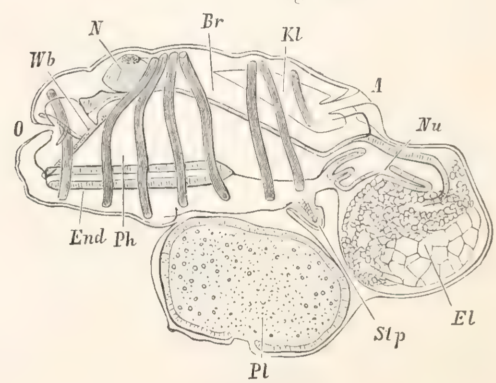


Fig. 20c.

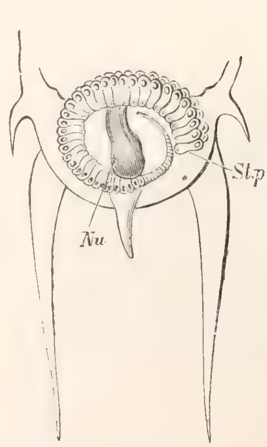


Fig. 20a.

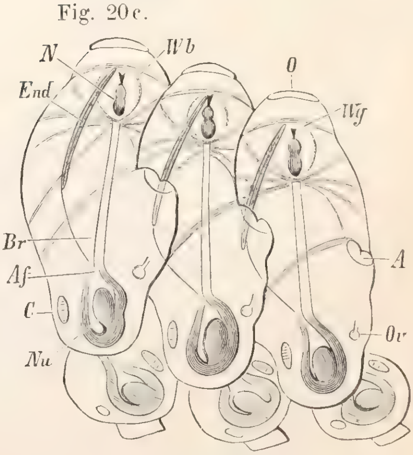


Fig. 20b.

Fig. 18. Salpa democratica. Seitenansicht. O Mund, Ph Kiemenkorb, Kl Kloakenhöhle, A Kloakenöffnung, Br Kieme, N Ganglion, Ma Mantel, M Muskelbänder, Z Tentakel, Wb Wimperbogen, End Endostyl, Wr Wimperband, Nu Eingeweideknäuel, C Herz. Aus Claus-Grobben.
Fig. 19. Salpa democratica. Flächenansicht. a Geschlechtstier, b Amme, O Mund, A Kloakenöffnung, N Ganglion, Br Kieme, End Endostyl, Wg Wimpergrube, Ma Mantel, Nu Eingeweidenucleus, C Herz, Emb Embryo, Stp Stolo prolifer. Aus Claus-Grobben.
Fig. 20. Salpa democratica. a Hinterende eines Einzeltieres mit Stolo prolifer (Stp) und Eingeweidenucleus (Nu); b Endstück einer jungen Kette bei stärkerer Vergrößerung. O Mund, A Kloakenöffnung, N Ganglion, Wg Flimmer-

Am Ventralstolo entstehen, durch die strangförmigen Zwischenstücke des Stolo miteinander verbunden, die Blastozooide und zwar liegen die ältesten distal, die jüngsten proximal und alle sind zunächst so orientiert, daß ihre Ventralfläche distalwärts sieht. Durch Drehungen und Verschiebungen der Individuen am Stolostrange wird diese einfache Kette dann zu einer zweireihigen umgewandelt, in welcher die Ventralseiten der Individuen verschiedener Reihen sich berühren und die derselben Reihe seitlich miteinander verbunden sind. Nach Apstein können bis 100 Individuen eine Kette bilden. Ihle gibt an, daß ein Stolo Sätze von 50 bis 200 Individuen enthalten kann. Neben gerade gestreckten Ketten kommen auch ringförmig geschlossene Ketten vor und sie werden von Ihle als die primitivere Form betrachtet. Die Individuen wenden dann entweder die Bauchflächen oder aber die Mundöffnung dem Ringmittelpunkte zu.

Am höchsten kompliziert hat sich der Generationswechsel bei den Doliolen (Fig. 22 bis 24). Nachdem das Oozooid, das als geschwänzte Larve dem Ei entschlüpft ist, den Schwanz verloren hat, macht es eine nochmalige tief eingreifende Metamorphose durch, indem sein Kiemenkorb mit Endostyl und Wimperbogen atrophiert, die Rumpfmuskulatur dagegen mächtig entwickelt wird, Herz und Nervensystem unverändert bleiben. Es wird so zu einem Individuum umgewandelt, das imstande ist, die an seinem Dorsalstolo zur Entwicklung gelangende umfangreiche Kolonie von Blastozooiden durch das Wasser zu treiben und als Amme für seine Brut zu sorgen. Allerdings vermag es nur die Fortbewegung zu besorgen, die Ernährung ist ihm durch die Atrophie des ganzen Darmes unmöglich gemacht.

Inzwischen hat der Ventralstolo, der dem der Pyrosomen und Salpen entspricht, sich so vorgeschoben und gegen die Körperoberfläche gekrümmt, daß er letztere mit seinem distalen Ende berührt und mit der Abschnürung von Vorknospen begonnen. Diese Vorknospen entsprechen den verschiedenen Sätzen des Salpenstolo, nur daß bei den Salpen jeder Satz aus 50 bis 200 Knospen besteht, die Vorknospen der Doliolen hingegen nur 14 bis 20 Knospen bilden. Jede Vorknospe ist von großen amöboid beweglichen Zellen begleitet, die sie vom Stolo auf den Rumpf der Amme und über die Seitenfläche desselben hinüber auf den Dorsalstolo schleppen. Der Dorsalstolo kommt nur den Doliolen zu und ist nichts anderes als die Siedelungsröhre für die vom Ventralstolo produzierten Blastozooiden. Er birgt daher auch nicht wie dieser und die Vorknospen 7 Zellstränge und Zellröhren als Bildungsmaterial für die verschiedenen Organsysteme, sondern umschließt nur 2, durch ein medianes Septum getrennte Hohlräume und ist dorsal durch eine mächtige Verdickung des Ektodermepithels ausgezeichnet.

Auf dem Dorsalstolo werden die Vorknospen von den Phorocyten deponiert und hier zer-

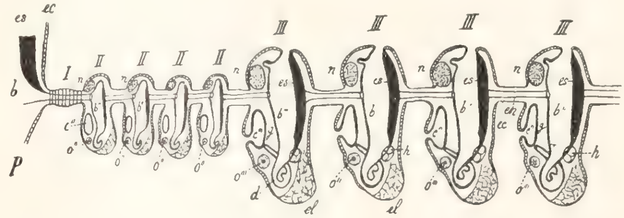


Fig. 21. Salpa. Salpenstolo. Schematisch dargestellt. P Solitär-Individuum, I Erster Satz von Individuen, II Zweiter Satz, III Dritter Satz von Individuen, b, b″, b‴ Kiemenhöhle, c″, c‴ Kloakenhöhle, d Darmkanal, ec Ektoderm, d Eläoblast, en Entoderm (der Verbindungsstränge), es Endostyl, g Kieme, h Herz, n Nervensystem, O″, O‴ Ovar. Aus Korschelt und Heider. Nach Brooks.

teilen sie sich nun in die 14 bis 20 Knospen, die durch die Wachstumsvorgänge des Stolos allmählich von der Mitte nach den Seiten hin verschoben werden, so daß sie schließlich in einer rechten und linken Längsreihe zu beiden Seiten des langstabförmigen Stolos angeordnet sind. Alle diese Knospen, die mit dem Epithel des Dorsalstolos innigst verwachsen, werden Nährindividuen, die zeitlebens auf dem Stolo sitzen bleiben und nur die Aufgabe haben, die Amme und den ganzen Stock mit Nahrung zu versehen. Eine enorm weite Mundöffnung und ein großer Kiemenkorb, wodurch sie Löffelform erhalten, und sehr schwach ausgebildete Rumpfmuskeln zeichnen sie aus. Weitere Vorknospen, die der Ventralstolo erzeugt und die durch Phorocyten auf den Dorsalstolo geschleppt werden, werden in der Mittellinie des Stolos angesiedelt und ihre Knospen wachsen zu kleinen gut ausgebildeten Doliolen aus, die sich später loslösen und frei im Meere umherschwimmen. Bevor sie das aber tun, müssen sich Vorknospen einer dritten Folge auf ihrem Stiele angesiedelt haben, aus deren Knospen die Geschlechtstiere hervorgehen. Sobald diese Vorknospen von den Phorocyten den Pflegetieren zugeführt sind, bilden sie ihre 14 bis 20 Knospen aus, so daß jedes Pflegetier nach seiner Loslösung vom Dorsalstolo der Amme eine kleine Kolonie von Geschlechtstieren auf seinem Stielfortsatz mit sich führt. Sind die Geschlechtstiere herangewachsen, so lösen sie sich von ihrem Pfleger und geben durch Produktion von Eiern und Samen neuen Oozooiden das Leben.

Wir haben also bei den Doliolen einen ebensolchen Generationswechsel wie bei den Salpen; aber das Oozooid bildet sich zum Lokomotionstier seiner Blastozooide aus, die es auf einem besonderen dorsalen Fortsatze mit sich umherführt. Unter diesen aber ist eine Arbeits-

grube, Wb Wimperbogen, End Endostyl, Af After, Br Kieme, Nu Eingeweidenucleus, Ov Ovar, C Herz; c Embryo, El Eläoblast, Pl Placenta, Ph Kiemenhöhle, Kl Kloakenhöhle. Aus Claus-Grobben.

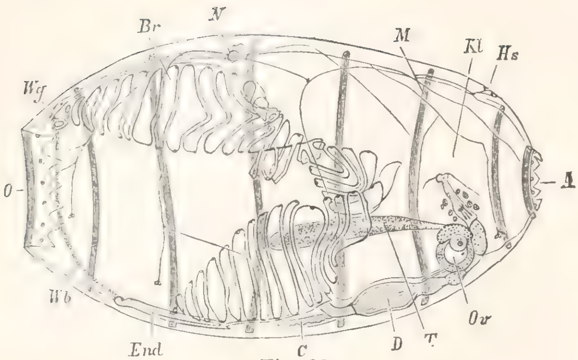


Fig. 22 a.

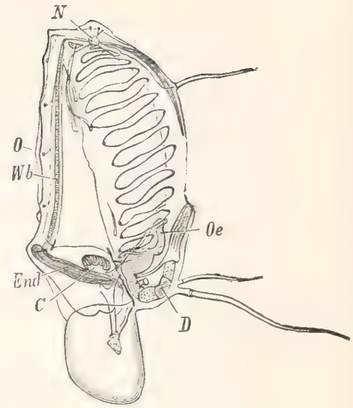


Fig. 22 d.

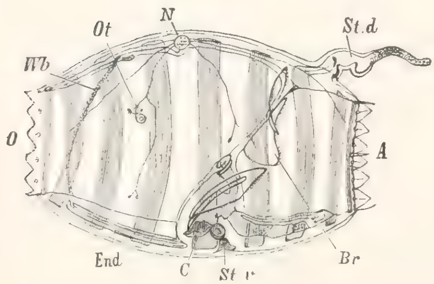


Fig. 22 b.

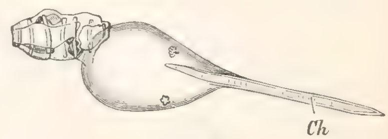


Fig. 22 e.

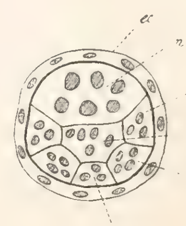


Fig. 23.

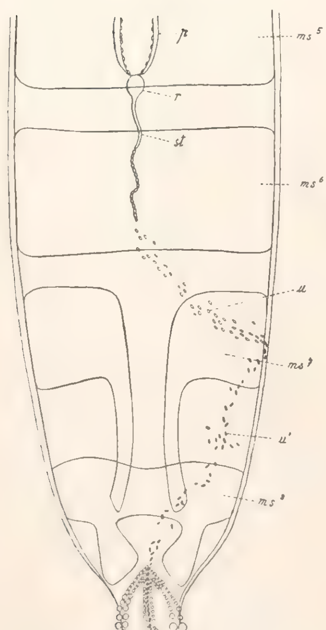


Fig. 24.



Fig. 22 c.

Fig. 22. Doliolum tentaculatum. a Geschlechtstier, b Amme, c ältere Amme, mit Kolonie und enorm entwickelter Rumpfmuskulatur, d Nährtier, e Larve mit Schwanz, O Mund, A Kloakenöffnung, Kl Kloakenhöhle, Oe Oesophagus, Ch Chorda, N Nervenzentrum, Hs Hautsinnesorgan, Wb Wimperbogen, Wg Flimmergrube, End Endostyl, Br Kieme, C Herz, D Darm, T Hoden, Ov Ovar, M Muskelreifen, Stv Ventralstolo der Amme, Std Dorsalstolo, Ot Statisches Organ, Ms Mediansprossen, Ls Lateralsprossen. Aus Claus-Grobben.

Fig. 23. Doliolum. Querschnitt durch den Ventralstolo resp. durch eine Vorknospe. ec Ektoderm, k Muskelanlagen, m Perikardialanlagen n Nervenanlage, p Genitalanlage, x Pharynxanlage. Aus Korschelt und Heider. Nach Ulianin.

Fig. 24. Doliolum. Dorsalansicht der hinteren Körperpartie einer großen Amme. l Lateralknospen, m Medianknospen, ms^5 — ms^8 5. bis 8. Muskelreifen, p Pericardium, r rosettenförmiges Organ, st Ventralstolo, st′ Dorsalstolo, u wandernde Vorknospen auf der Ventralseite der Amme, u′ wandernde Vorknospen auf der Dorsalseite, u″ Vorknospen auf dem Dorsalstolo. Aus Korschelt und Heider. Nach Barrois.

teilung eingetreten, indem ein Teil von ihnen nur für den Nahrungserwerb sorgt, ein anderer die Aufzucht der Geschlechtsindividuen übernimmt.

4. **System.** Gegenbaur hat 1878 zuerst die Appendicularien, deren Chorda zeitlebens in voller Ausdehnung und Leistungsfähigkeit erhalten bleibt, als Copelaten allen anderen Tunicaten, bei denen dieselbe entweder nur im Larvenstadium ausgebildet ist oder überhaupt nicht als funktionsfähiger Achsenstrang entwickelt wird (Acopa) gegenüber gestellt und damit den wichtigsten Schritt zu einer wissenschaftlichen Systematik dieser Klasse getan. Denn diese Sonderstellung der Appendicularien beschränkt sich nicht auf das Verhalten der Chorda und des Schwanzabschnittes, sondern kommt ebenso in der ganzen übrigen Organisation zum Ausdruck (Fehlen der Peribranchialhöhle, ventrale Lage des Afters, Ausbildung und Verwendung der Cuticula, Fehlen jeder ungeschlechtlichen Fortpflanzung usw.). Dagegen ist die Einteilung der Acopa oder Caducichordata (Balfour 1881) noch immer strittig. Im wesentlichen handelt es sich aber dabei allein um die Stellung der Pyrosomen, die bald den festsitzenden Ascidien, mit denen sie die Ausbildung der Cuticula und die Art der Koloniebildung verknüpft, bald den Thaliaceen angeschlossen werden, mit denen die Art der Fortbewegung und die Fortpflanzungserscheinungen übereinstimmen. Seeliger und Neumann tuen das letztere, Herdman das erstere. Ich schließe mich hier Herdman an, da mir die große Uebereinstimmung zwischen Ascidien und Pyrosomen in der Cuticularbildung und Individuenverknüpfung von besonderer Wichtigkeit zu sein scheint.

Alle Caducichordata weisen in der dorsalen Verlagerung des Afters deutlich auf eine sitzende Lebensweise hin; aus ihr erklärt sich auch die eigenartige Lokomotionsart, für die der Atemwasserstrom die bewegende Kraft liefert. Bei den Thaliaceen (Salpen und Doliolen) hat jedes Individuum eine sehr kräftige Rumpfmuskulatur, die den mächtigen Kiemenkorb und die Kloakenhöhle umgibt und Aufnahme und Ausstoß des Wassers im Körper regelt; bei den Pyrosomen dagegen fehlt diese Muskulatur ganz oder ist äußerst reduziert und neben den Sphinkteren der Mund- und Kloakenöffnung fällt die Lokomotion vor allem den muskulösen Mantelgefäßen zu, die ganz wie bei den Ascidien die Cuticula durchziehen. Bei jenen treten keine Mesenchymzellen durch das Hautepithel hindurch in die Cuticula ein, während das bei den Pyrosomen ganz wie bei den Ascidien in ausgedehnter Weise der Fall ist.

Das System der Tunicaten würde sich daher folgendermaßen gestalten:

Unterkreis: Tunicata (dem Tierkreise der Chordaten angehörend).

Klasse I: Appendicularien (Copelaten, Perennichordaten):
1. Familie: Oikopleuriden.
2. Familie: Fritillariden.

Klasse II: Acopa (Caducichordata):
1. Unterklasse: Thaliaceen.
   a) Ordnung: Salpen.
   b) Ordnung: Doliolen.
2. Unterklasse: Ascidiaceen:
   a) Ordnung: Ascidien.
      α) Unterordnung: Dictyobranchia.
      β) Unterordnung: Ptychobranchia.
      γ) Unterordnung: Aspiraculata.
      δ) Unterordnung: Krikobranchia.
   b) Ordnung: Pyrosomen.

Zu den einzelnen Abteilungen des Systems sei noch folgendes beigefügt:

Klasse I: Appendicularien. Planktonische Tunicaten, deren Schwanz dauernd erhalten bleibt, gegen die Bauchseite des Vorderrumpfes abgeknickt und um 90° gegen dessen Medianebene gedreht ist. Eine Peribranchial- und Kloakenhöhle fehlt; die 2 Kiemenspalten münden auf der Ventralfläche des Rumpfes frei nach außen. Der Enddarm läuft in einen ventralen Anus aus. Die Sinnenblase des Nervenrohres bleibt zeitlebens erhalten und enthält ein nach innen vorspringendes statisches Organ. Nur ein scharf abgegrenzter Teil des Rumpfepithels in der Umgebung des Kiemenkorbes scheidet cuticulare Gallert aus, die stets einen Fangapparat zur Gewinnung von Nannoplankton und oft noch ein Gehäuse bildet. Fangapparat und Gehäuse werden in kurzen Zwischenräumen neu angelegt und durch einen Häutungsvorgang entfaltet. Der Abwurf der alten Bildungen stellt den letzten Akt der Häutung vor. Fangapparat und Gehäuse sind viel größer als die Tiere, die größten Gehäuse, die beobachtet wurden, hatten Faustgröße. Nur geschlechtliche Fortpflanzung. — 2 Familien.

1. Familie: Oikopleuriden. Oikoplastenepithel ventral breit bis zum After ausgedehnt, dorsal hoch aufgerichtet und jederseits mit stark entwickelten Fol'schen Oikoplasten, welche den im oralen Teile des Gehäuse aufgehängten Fangapparat anlegen. Magen aus sehr zahlreichen kleinen und wenigen großen, die Magenwand bildenden Drüsenzellen zusammen gesetzt. Aeußere Kiemenöffnungen durch einen besonderen Kiemengang mit dem Kiemenkorb verbunden, Wimperring geschlossen oder offen und stark reduziert. Im Schwanze oft Subchordalzellen.

1. Unterfamilie. Kiemengänge nicht scharf vom Kiemenkorb abgesetzt, weil trichterförmig in dieselbe mündend: Oikopleurinen.

Hierher gehört die artenreiche Gattung Oikopleura mit etwa 20 Arten, ferner Stegosoma, Folia, Althoffia und Megalocercus (mit reduziertem Wimperringe).

2. Unterfamilie. Kiemengänge scharf vom Kiemenkorbe abgesetzt, mit enger Oeffnung in ihn einmündend und nach der langgestreckten äußeren Oeffnung hin trichterförmig erweitert: Bathochordaeinen.

Nur 1 Gattung und 1 Art: Bathochordaeus charon; auf der Deutschen Tiefsee-expedition im südaltantischen Ozean in einem offenen Vertikalnetz in 2 Exemplaren gefangen. Durch ihre sehr eigenartige Organisation, die ihr unter den Oikopleuriden eine ebenso isolierte Stellung gibt, wie sie Kowalevskia unter den Fritillariden behauptet, vor allem aber durch ihre enorme Größe (Rumpf 25 mm, Schwanz 70 mm) wird es wahrscheinlich, daß diese Art eine echte Tiefseeform ist, obwohl Beweise dafür bisher nicht vorliegen.

2. Familie: Fritillariden. Oikoplastenepithel ventral auf einen ganz schmalen oralen Streifen reduziert und weit vom After getrennt, dorsal flächenhaft niedergedrückt, ohne Fol'sche Oikoplasten. Fangapparat an der Innenwand einer Gallertblase ausgespannt, die entweder dauernd wie ein Gehäuse das ganze Tier umhüllt (Kowalevskia, Appendicularia) oder in zusammengefaltetem Zustande unter einer Hautfalte (Kapuze) auf dem Rücken des Kiemenkorbes verborgen ist und nur zum Gebrauch aufgeblasen wird, wo sie dann als große Blase vor dem Tiere, an dessen Mundrande befestigt hängt. Magen aus ganz wenigen großen Drüsenzellen zusammengesetzt. Aeußere Kiemenöffnungen nicht durch einen Gang vom Kiemenkorbe getrennt, Wimperring stets geschlossen, nie reduziert. Keine Subchordalzellen im Schwanze.

1. Unterfamilie. Endostyl vorhanden; Kiemenhöhle mit einfachen Wimperstreifen; dorsales Oikoplastenepithel bilateral angeordnet, ohne Rückenzapfen. Fritillarinen.

2 Gattungen mit etwa 20 Arten: Appendicularia mit gedrungenem Rumpfe, enorm großen Enddarm und mit Gehäuse. Fritillaria mit langgestrecktem Rumpfe, der durch Kiemenkorb, Darmknäuel und Keimdrüsen in 3 hintereinander liegende Abschnitte gegliedert ist. Nur Gallertblasen gebildet.

2. Unterfamilie. Endostyl fehlt; Kiemenhöhle mit Reihen bewimperter fingerförmiger Fortsätze, die als Reusen dienen; dorsales Oikoplastenepithel radiär um einen Rückenzapfen angeordnet, ein großes Gehäuse bildend. Kowalevskinen.

1 Gattung (Kowalevskia) mit 3 Arten.

Klasse II: Acopa (Caducichordata). Benthonische und planktonische Tunicaten, die höchstens als Larven einen Schwanz besitzen. Der Kiemenkorb, der von 2 bis sehr zahlreichen Kiemenspalten durchbrochen wird, ist stets von einem Peribranchialraum umgeben, der durch die Kloakenhöhle in der unpaaren, dorsal oder hinten gelegenen Egestionsöffnung nach außen mündet. Der Enddarm mündet im allgemeinen dorsal aus. Die Sinnesblase ist nur bei geschwänzten Larven erhalten und kann hier sehr stark ausgebildet sein, mit Auge und statischem Organ; später schwindet sie vollständig, ebenso wie der größte Teil des Nervenstranges, von dem nur ein Rudiment erhalten bleiben kann. Das gesamte Epithel der Haut scheidet cuticulare Gallerte aus, die den Mantel bildet und für den Nahrungserwerb ohne jede Bedeutung ist. Die Nahrung wird ausschließlich im Kiemenkorbe durch den Schleim des mächtig entwickelten Endostyls gewonnen. Neben der geschlechtlichen Fortpflanzung kommt in ausgedehntester Weise ungeschlechtliche Vermehrung durch Knospung vor; bei vielen Formen ist ein Generationswechsel ausgebildet.

1. Unterklasse: Thaliaceen. Rumpfmuskulatur in einzelne Bänder aufgelöst, die den Rumpf mit einem System von Reifen umgeben und eine rhythmische Kontraktion desselben ermöglichen, während die Elastizität der Mantelsubstanz die Rückkehr des Körpers in die Ruheform bedingt. Mundöffnung und Kloakenöffnung einander gegenüberliegend, mit kräftigen Sphinkteren. Kiemenkorb mit nur 2 großen, hinteren Spaltöffnungen (Salpen) oder mit 2 Reihen von Kiemenspalten an der Hinterwand (Doliolen). Generationswechsel mit Kettenbildung. Mit Ausnahme einer, ihrer Stellung nach noch unsicheren Gattung (Octacnemus), durchweg planktonisch lebend.

a) Ordnung: Desmomyarier (Salpen). Muskeln bandförmig, aber nicht ringförmig geschlossen; der Mantel mächtig entwickelt. Die beiden Kiemenspalten reduzieren die hintere dorsale Pharynxwand auf einen medianen Kiemenbalken. Ausgesprochener Generationswechsel zwischen ungeschlechtlich sich vermehrenden Tieren und zwitterigen Geschlechtstieren. Erstere leben einzeln (Solitärindividuen) und bilden an einem ventral hinter dem Kiemenkorbe gelegenen Stolo, der in einer Tasche der Körperoberfläche verborgen liegt, Ketten von Geschlechtstieren (Kettenindividuen), die durch zapfenförmige Körperfortsätze zu ringförmigen oder schnurförmigen Ketten miteinander verbunden sind. Der Stolo eines Individuums bildet nacheinander zahlreiche Ketten („Sätze"), deren jede aus 50 bis 200 gleichaltrigen Tieren gebildet wird. Jede Kette löst sich vom Stolo ab und schwimmt frei im Meere umher. Die Individuen einer Kette sind völlig gleich organisiert, nur sind die ein Glied der Kette bildenden Individuen, wie Apstein nachgewiesen hat, einander spiegelbildlich gleich orientiert.

Etwa 23 Arten der Gattungen Cyclosalpa und Salpa.

b) Ordnung: Cyclomyarier (Doliolen). Muskeln ringförmig geschlossen. Der Mantel sehr zart. Die hintere Pharynxwand von 2 Kiemenspaltenreihen durchbrochen. Der Generationswechsel ist mit einem weitgehenden Polymorphismus unter den Stoloindividuen verbunden. Diese letzteren lösen sich nicht von dem Mutterindividuum, sondern wandern als „Vorknospen" auf den zu einem mächtigen, bis zu 25 cm langen Fortsatz auswachsenden Dorsalstolo über und verwandeln sich hier in Nähr- und Pflegeindividuen, während das Muttertier oder die Amme zu einem reinen Lokomotionsapparat der Kolonie herabsinkt. Am Ventralstolo der Pflegetiere entstehen dann die Geschlechtsindividuen, aus deren Eiern geschwänzte Larven hervorgehen.

15 Arten der Gattung Doliolum, je 1 Art Anchinia und Dolchinia.

2. Unterklasse: Ascidiaceen. Rumpfmuskulatur nicht in einzelne reifenförmige Bänder aufgelöst, sehr verschieden stark entwickelt; bei den benthonischen Formen oft einen vollständigen Hautmuskelschlauch bildend, bei den planktonischen Formen fast auf die Sphincteren der Mund- und Kloakenöffnung reduziert. Daneben können zahlreiche Muskeln in den Mantelgefäßen zur Ausbildung kommen, die als strangförmige Ausstülpungen der Körperwand aufzufassen sind. Mantelsubstanz von zahlreichen eingewanderten Mesenchymzellen durchsetzt und von Mantelgefäßen durchzogen, so daß sie aus einer Cuticula zu einem bindegewebsartigen Organ wird, das für den Stoffwechsel des Tieres und besonders für die Atmung von großer Bedeutung wird. Kiemenkorb meist mit sehr zahlreichen Kiemenspaltenreihen in seiner ganzen Wandfläche; Lage der Kloakenöffnung sehr verschieden. Generations-

wechsel kann vollständig fehlen und wo er vorkommt, tritt er kaum hervor, da er sich darauf beschränkt, daß das aus dem Ei hervorgehende Individuum und eventuell auch die nächstfolgenden Generationen sich nicht geschlechtlich fortpflanzen, sondern lediglich durch Knospung die junge Kolonie begründen. So geschieht es bei Pyrosomen und einer Reihe von Synascidien. Stockbildung ist sehr verbreitet, daneben kommen aber auch zahlreiche Arten vor, die stets einzeln leben.

1. Ordnung: Ascidien. Benthonische Tunicaten, die auf dem Meeresboden festsitzen und deren Kloakenöffnung meist dorsal in die Nähe des Mundes verlagert ist. Der Hautmuskelschlauch meist kräftig entwickelt. Der Kiemenkorb sehr groß und von zahlreichen, sehr verschieden geformten und sehr verschieden angeordneten Kiemenspalten durchbrochen, mit Tentakelkranz hinter der Mundöffnung. Geschwänzte Larve mit großer Sinnesblase und 3 Haftapparaten am vorderen Rumpfende. Neben solitären Formen, die mit der größten Körpergröße auch zugleich die höchste Organisation erreichen, sind stockbildende Formen sehr verbreitet. Dabei werden die einzelnen Individuen entweder durch strangförmige Fortsätze (Stolonen) miteinander verbunden oder durch die Mantelsubstanz zu kompakten Stockmassen der verschiedensten Form zusammengehalten. Im letzteren Falle münden oft die Kloakenöffnungen aller Individuen oder von Individuengruppen in gemeinsame sekundäre Kloakenräume der allgemeinen Mantelmasse ein. Im extremsten Falle entstehen so becherförmige Kolonien, deren Hohlraum einen solchen Kloakenraum darstellt.

Nach Hartmeyer gliedert sich die überaus artenreiche Gruppe der Ascidien nach der Ausbildung des Kiemenkorbes in nachstehender Weise:

1. Unterordnung: Krikobranchia (κρίκος Reifen). Die Wand des Kiemenkorbes ist noch einfach gebaut, ohne innere Längsgefäße, es sind vorwiegend nur innere Quergefäße ausgebildet. Der Körper hat die Tendenz, sich in 2 oder 3 Abschnitte zu gliedern, die als Thorax, Abdomen und Postabdomen bezeichnet werden. Stockbildung ist durchgehend verbreitet.

Hierher gehören die Familien der Claveliniden, Polycitoriden, Didemniden und Synoiciden. Die Ordnung umfaßt etwa 500 Arten und 35 sichere Gattungen. Eine sehr eigentümliche becherförmige Stockform zeigt Coelocormus, von der nur eine Art aus 1100 m Tiefe bekannt ist. Vielleicht handelt es sich aber nur um eine Didemnide, die bei dem Fange entstellt ist.

2. Unterordnung: Dictyobranchia (δικτυωτός gitterförmig). Die Wand des Kiemenkorbes besitzt sowohl innere Quer- wie Längsgefäße, entbehrt aber aller Längsfaltungen, die ihre ganze Dicke umfassen. Gliederung des Körpers in Thorax, Abdomen und Postabdomen fehlt. Stockbildung kommt nur bei den Perophoriden und Diazoniden vor.

Die 24 Gattungen mit etwa 200 Arten verteilen sich auf 7 Familien: Rhodosomiden, Abyssascidiiden, Hypobythiiden, Phallusiiden, Perophoriden, Cioniden und Diazoniden.

Sehr eigenartig ist die Ausbildung der Cuticula bei einzelnen Rhodosomiden. So ist bei Rhodosoma der knorpelharte Mantel in der Umgebung der beiden Körperöffnungen zu einem Deckel umgebildet, der durch besondere Muskeln über den weich gebliebenen vorderen Körperteil niedergeklappt werden kann, so daß Mund und Kloakenöffnung von der Außenwelt abgeschlossen sind. Sobald die Muskeln erschlaffen, läßt die Elastizität der Mantelsubstanz den Deckel wieder emporschnellen. Es sind etwa 7 Arten aus den warmen Meeren bekannt. Bei Chelyosoma ferner ist der Mantel in einzelne Platten gesondert, die durch kurze verbindende Hautmuskeln fest zusammengeschlossen werden können. Jede Körperöffnung wird durch 6 dreieckige Siphonalplättchen geschlossen. Die 3 Arten verbreiten sich über die polaren und warmen Meere.

3. Unterordnung: Ptychobranchia (πτυχώδης faltenreich). Die Wand des Kiemenkorbes ist längsgefaltet, so daß die Kiemenfläche erheblich vergrößert wird. Nur bei den Botrylliden und Polyzoinen kommt ungeschlechtliche Vermehrung vor, sie ist aber dadurch ausgezeichnet, daß sie nicht stolonial, sondern palleal ist. Es ist die artenreichste Ordnung der Ascidien, von der über 600 Arten in 41 sicheren Gattungen bekannt sind.

4. Unterordnung: Aspiraculata. Hierher wird nur eine Art gestellt (Hexacrobylus psammatodes Sluit), die in 1150 m Tiefe im Malayischen Archipel gefunden ist und sich von allen anderen Ascidien und Tunicaten überhaupt durch den gänzlichen Mangel aller Kiemenspalten unterscheidet. Der einfach röhrenförmige Kiemendarm, der das Darmrohr kaum an Breite übertrifft, ist aber mit einem dichten Blutgefäßnetze versehen und trägt vorn einen Kranz von mehr als 100 Tentakeln. Seeliger hält diese aberrante Art für verwandt mit den Molguliden, unter denen bereits eine Gattung (Oligotrema) eine ganz auffällige Reduktion des Kiemenkorbes und der Kiemenspalten zeigt.

2. Ordnung: Pyrosomen. Planktonische Tunikaten, deren Kloakenöffnung wie bei den Thaliaceen der Mundöffnung diametral gegenüber liegt. Hautmuskelschlauch völlig reduziert, nur die Sphinkteren für die beiden Körperöffnungen gut entwickelt. Kiemenkorb jederseits mit einer Reihe schmaler Querspalten, deren jede die ganze Höhe in dorso-ventraler Richtung einnimmt, und mit von vorn nach hinten ziehenden Längsfalten. Das vor den Kiemenspalten gelegene Schlundrohr ist sehr lang und kann den ganzen übrigen Körper an Länge übertreffen. Da die Knospung schon im Ei beginnt und eine bereits aus 4 Individuen (Ascidiozooiden) und den Resten des Mutterindividuums (Cyathozooid) gebildete Kolonie geboren wird, kommen freilebende Individuen überhaupt nicht vor. Die ganze Kolonie bildet einen Hohlzylinder, dessen eines Ende blind geschlossen ist; in der Wand liegen die Individuen so gerichtet, daß die Mundöffnungen sämtlich nach außen, die Kloakenöffnungen sämtlich nach innen zu liegen kommen. Von jedem Tiere gehen strangförmige und Längsmuskelzüge umschließende Mantelgefäße zu der Mündung des Zylinders, wo sie sich am Diaphragma inserieren. Die Grundmasse der Kolonie wird von der Mantelsubstanz der Einzeltiere gebildet. Der Zylinderhohlraum würde also dem

sekundären Kloakenraum mancher Synascidien entsprechen. In die knorpelige Mantelsubstanz sind wie bei den Ascidien neben den Mantelgefäßen zahlreiche Mesenchymzellen eingewandert. Die Kolonien können eine Länge von 2 m erreichen (Pyrosoma spinosum); da eine Kolonie von nur 9 cm Länge bereits 1000 Individuen enthielt, muß die Volkszahl derartig großer Stöcke eine ganz gewaltige sein.

1 (oder 2) Gattungen mit 8 (oder 9) Arten. Pyrosoma mit kreisförmigem, Dipleurosoma mit elliptischen Querschnitt. Nach Neumann beruht diese Unterscheidung aber wahrscheinlich auf einer zufälligen Deformation.

Anhangsweise muß noch eine ganz aberrante Gattung erwähnt werden, deren Stellung unter den Acopa noch durchaus unsicher ist, wenn sie jetzt auch vielfach zu den Salpen gestellt wird. Es sind 3 Arten (Octacnemus), deren vorderer die Mundöffnung tragender Abschnitt zu einer horizontalen Fläche verbreitert ist, die nach dem Rande zu in 8 Lappen oder Arme ausgezogen ist. Jeder Lappen ist mit querverlaufenden Muskelbändern versehen. Die Mundöffnung liegt ganz exzentrisch und führt in eine weite Schlundhöhle, an deren Boden der Kiemenkorb sich öffnet. Dieser besitzt nur 2 oder wenige kleine Spaltöffnungen und wird samt dem Darmknäuel von einer weiten Peribranchial- oder Kloakenhöhle umgeben, die außerhalb der Tentakelscheibe ausmündet. Mit dem aboralen Ende sitzen die Tiere, die einen Durchmesser von 6 bis 8 cm haben, offenbar fest. Bei 1 Art ist ungeschlechtliche Vermehrung und Koloniebildung beobachtet.

5. **Biologie.** Nach der Schilderung der Organisation der Tunicaten würde jetzt noch eine kurze Darstellung des Lebens übrig bleiben, das diese eigenartigen Tiere führen. Ihrem Bau und ihrer Entwickelung nach haben ihre Vorfahren zweifellos einen von einer Chorda gestützten muskulösen Schwanz besessen, der wie bei allen anderen Chordaten mit dem übrigen Rumpfe eine gemeinsame Längsachse und Medianebene hatte. Er war also das gegebene Lokomotionsorgan und wird sicher auch als solches gedient haben. Merkwürdigerweise aber haben alle heute lebenden Tunicaten diese Bewegungsweise aufgegeben und sind entweder zu festsitzenden Wesen geworden oder haben vollständig andere Bewegungsarten ausgebildet. Bei den Pyrosomen und Thaliaceen dienen Rumpfmuskeln zur Fortbewegung, indem sie das Atemwasser in bestimmter Richtung aus der Kloakenhöhle des Einzeltieres oder dem gemeinsamen Hohlraum der ganzen Kolonie austreiben; bei den Copelaten aber werden von dem Hautepithel des Rumpfes cuticulare Schweb- und Bewegungsapparate gebildet. Zwar ist der Schwanz zu der Entfaltung und Bedienung dieser Cuticularbildungen unentbehrlich, aber er hat zu dem Zwecke an seiner Wurzel ventral abgeknickt und zugleich um 90° um seine Längsachse gedreht werden müssen. Nur durch diese einzig dastehende Umgestaltung konnte er hierzu in den Stand gesetzt werden.

Dieses merkwürdige Geschick der Tunicaten läßt sich, soviel ich sehe, nur verstehen unter der Annahme, daß die Ausbildung der Mundhöhle zu einem gewaltigen Sedimentierapparat für das Atemwasser die Entwickelung der Chorda im Vorderrumpfe hemmte und nur im Schwanzabschnitte zuließ. Dadurch trennten sich die Urochordaten von den Acraniern und Vertebraten. Bei diesen wurde der Schwanz das fest mit dem Vorderrumpfe verwachsene Steuer des ganzen Tieres, bei jenen verlor er die feste Verbindung, wurde untauglich als Steuer und daher ganz zurückgebildet oder zu anderen Aufgaben verwendet.

Wo der Schwanz bei dieser Stammesentwickelung abgeworfen wurde, kam es zur Ausbildung eines den Kiemenkorb umgebenden Peribranchialraums, der in einer unpaaren, dorsal oder hinten gelegenen Oeffnung ausmündet. Dieser Raum ist unumgänglich notwendig für diejenigen Tunicaten, welche durch rhythmische Kontraktionen der Rumpfmuskulatur das Atemwasser aus dem Kiemenkorbe heraustreiben und durch den dadurch erzeugten Rückstoß schwimmen. Denn nur durch diesen peribranchialen Raum und die unpaare Egestions- oder Kloakenöffnung wird eine solche Leitung und Konzentrierung des Rückstoßes ermöglicht, daß eine ergiebige Fortbewegung des Tieres entsteht. Wir würden somit zu der Vorstellung kommen, daß bei der Entstehung der Urochordaten zuerst 2 Planktongruppen sich gesondert haben: die Thaliaceen und Appendicularien und daß von den ersteren sich nachträglich die pelagischen und benthonischen Ascidien entwickelt haben. Die Planktontunicaten wären demnach die älteren, die benthonischen Tunicaten die jüngeren Formen. Darauf deutet auch die allen Tunicaten gemeinsame Eigentümlichkeit der Haut hin, große Mengen einer gallertigen Cuticula auszuscheiden.

Wie bei allen Sedimentierern, die nicht so groß sind, daß sie wie die Bartenwale sich die ihnen günstigsten Meeresgebiete aussuchen können, ist die Bewegung der Planktontunicaten eine jedenfalls in horizontaler Richtung ziellose, der nur die Aufgabe zufällt, den Tieren immer neues Wasser zur Atmung und Ernährung zuzuführen. Es ist anzunehmen, daß die mit Augen ausgerüsteten Formen (Pyrosomen und Salpen) vertikale, vom Licht abhängige Wanderungen ausführen werden und von den Feuerwalzen gibt Studer direkt an, daß sie überaus lichtempfindlich sind, erst einige Zeit nach Untergang der Sonne an der Meeresoberfläche erscheinen und selbst bei Mondschein sofort wieder verschwinden. Wie groß der Betrag derartiger täglicher Wanderungen ist, wissen wir nicht. Bei den Appendicularien sind im Mittelmeer jahreszeitliche vertikale Wanderungen festgestellt, indem die Mehrzahl der Arten im Frühjahr von der Oberfläche verschwindet und erst im Herbst wieder an ihr erscheint. In der Zwischenzeit liegt ihr Maximum in 30 bis 100 m Tiefe. Ueber die Schnelligkeit vertikaler Bewegungen mag nur angeführt werden, daß Oikopleura albicans im Gehäuse in 1 bis 2 Minuten 1 m in schräg ansteigender Linie zu steigen vermag, während die Fritillarien zu dem gleichen Betrage etwa 7 Minuten gebrauchen. Das Niedersinken geht sehr viel langsamer vor sich. Sehr langsam ist die Bewegung der Pyrosomakolonien, während Salpen und Doliolen sehr lebhafte Schwimmbewegungen machen. Ueber ihre Leistungen sind mir aber keine Angaben bekannt geworden.

Während bei den Salpen und Pyrosomen jedes Individuum der Kolonie an der Lokomotion beteiligt ist, sind die Nährindividuen am Dorsalstolo der Doliolen durch Verkümmerung ihrer Rumpfmuskulatur zu eigener Mitarbeit unfähig geworden und durchaus festsitzenden Individuen benthonischer Ascidien vergleichbar.

Unter den letzteren ist bei Ciona und Kolonien von Leptoclinum übrigens eine unbedeutende aktive Ortsveränderung von Hartlaub und Della Valle beobachtet.

Bei den Fritillariden, deren Gehäuse und Gallertblasen nicht zugleich als Bewegungsapparate dienen, schweben die Tiere mit ausgespanntem Fangapparat fast völlig ruhig im Wasser und da bei Fritillaria überdies der ganze Rumpf durch seine flache, floßartige Gestalt und die mächtige Entwickelung von Gallertgewebe weitgehend dem Schweben angepaßt ist, dient bei ihnen die Schwimmbewegung des Schwanzes so gut wie ausschließlich der Flucht vor Gefahr, nachdem das Gehäuse verlassen oder der Fangapparat zusammengefaltet und auf dem Rücken des Kiemenkorbes verborgen ist.

Die Nahrung der Tunicaten besteht allgemein aus Plankton und in der Tiefsee sowie in den flachen Küstenmeeren wahrscheinlich auch aus Detritus, der bei der Sedimentierung der Nahrung ja kaum von dem Plankton zu trennen ist. Bei Ascidien der Kieler Bucht fand Rauschenplat neben reinem Plankton auch allerhand pflanzlichen Detritus und auch Sandkörner im Darm. Die Appendicularien haben zum Teil (die meisten Oikopleuriden) Mittel gefunden, alle sperrigen Planktonten mit weit abstehenden Skelettborsten und alle größeren Organismen aus dem Nahrungswasser fernzuhalten, indem sie den Wasserstrom, ehe er in ihr Gehäuse eintritt, durch ein feines Gitterwerk filtrieren, das nur kleinste und gedrungene Formen passieren läßt. Wahrscheinlich aber werden ähnliche Schutzmittel auch bei anderen Tunicaten ausgebildet sein, da auch ihr Darminhalt in oft sehr auffälliger Weise aus sehr kleinen Formen besteht, die in gar keinem Verhältnis zur Größe der Mundöffnung stehen.

Während alle Acopa die Sedimentation der Nahrung in ihrer Kiemenhöhle ausführen, sedimentieren die Copelaten dieselbe bereits vor dem Eintritt in den Mund, indem sie das Nahrungswasser mit Hilfe des Schwanzes durch cuticulare Filtrationsapparate treiben, die vor der Mundöffnung des Tieres ausgespannt sind. Sie erreichen dadurch, daß die Menge des ausnutzbaren Wassers ganz unabhängig von der Ausbildung des Kiemenkorbes enorm gesteigert werden kann und nur von der Größe des cuticularen Fangapparates und der Muskelarbeit des Schwanzes abhängt. Man hat berechnet, daß z. B. bei Oikopleura albicans der Wasserstrom, der vom Schwanze durch den Fangapparat getrieben wird, mindestens 20 bis 30 mal größer ist als der die Kiemenhöhle passierende Strom.

Bei der großen Zahl, in der die Tunicaten alle Meere bevölkern, ist die Wirkung ihrer Sedimentierungsarbeit sicher von großer Bedeutung für den Haushalt des Meeres. In der Flachsee werden die benthonischen Ascidien, die vielfach den Meeresboden dicht überziehen, und wahre Ascidiengründe bilden, sehr wirksam an der Beseitigung des Detritus wirken und nach Wilhelmi sollen sie auch dadurch eine besondere Wichtigkeit erhalten, daß sie sehr resistent gegen Verunreinigungen des Wassers sind. Viel wichtiger aber werden die planktonischen Tunicaten, indem ihre Fäkalmassen fortgesetzt große Massen von Kiesel- und Kalkskeletten kleinster Organismen zum Meeresboden entsenden und so das Material für die Bildung des eupelagischen Tiefseeschlammes liefern. Zugleich mit den Copepoden und Pteropoden werden sie so zu den wichtigsten Sedimentlieferanten der Ozeane, denn die Exkrementballen, deren jeder Hunderte und Tausende solcher Skelette enthält, sinken nicht nur viel schneller zu Boden als die Einzelskelette, sondern schützen die letzteren auch gegen die auflösende Kraft des Meerwassers. Zugleich aber gelangen mit den Fäkalballen Bakterien und unverdaute Nährstoffe auf den Meeresboden, die den Tieren der Tiefsee als Nahrung dienen.

Die benthonischen Tunicaten sind vielfach durch ein erstaunliches Regenerationsvermögen ausgezeichnet. So können Teile des Kiemenkorbabschnittes einer Clavellina sich zu vollständigen Ascidien umbilden. Dabei machen aber manche Teilstücke ein mehrere Wochen währendes Ruhestadium durch, nachdem alle Gewebsdifferenzierungen des Teilstückes rückgebildet sind. Mehr oder weniger weitgehende Rückbildungen können bei vielen Synascidien die einzelnen Individuen der Kolonie während des Winters oder auch während der heißen Jahreszeit treffen und so weit gehen, daß nur knospenartige Bildungen zurückbleiben, aus denen dann später sich die neuen Individuen entwickeln.

Fast alle planktonischen Tunicaten besitzen ein hervorragendes Leuchtvermögen, dessen biologische Bedeutung noch keineswegs klargestellt ist. Bei den Doliolen geht das Licht nach Simroth von der ganzen Hautfläche aus, während bei den Salpen und Pyrosomen der Eingeweideknäuel und zwei besondere, zu den Seiten des Kiemenkorbes gelegene Gruppen von Mesenchymzellen die Ausgangsstellen des Lichtes sind. Bei den Appendicularien endlich leuchten bestimmte, orangefarben gefärbte Sekrete der Oikoplasten und vor allem der einzelligen Munddrüsen. Stets erscheint das Leuchten nur auf mechanische oder chemische Reize hin aufzutreten und nicht permanent zu sein. Bei den Kolonien von Pyrosoma pflanzt sich aber die Reizerregung von Individuum zu Individuum durch den ganzen Stock hindurch fort. Das Sekret der Copelaten leuchtet noch lange nach der Sekretion bei jeder Reizung auf und dient auf der Außenfläche des Gehäuses offenbar als Schreckmittel für Feinde. Die Pyrosomen sollen nach Intensität und Farbenpracht des Lichtes zu den schönsten Leuchttieren gehören, die überhaupt bekannt sind. Trotzdem sind keine besonderen Differenzierungen an den Leuchtgeweben zur Entwickelung gekommen, wie das von Krebsen, Cephalopoden und Fischen bekannt ist.

Als Schutzmittel gegen Feinde kommt vor allem die Cuticula in Betracht und der nur bei den Copelaten fehlende kräftige Verschlußapparat der Mund- und Kloakenöffnung. Bei Rhodosoma ist sogar ein besonderer Gallertdeckel zur Ausbildung gekommen, der über die beiden Oeffnungen nieder gelegt werden kann.

Bei den Appendicularien wird der Mangel eines Verschlußapparates der Mundöffnung verständlich, weil an ihr der Fangapparat aufgehängt ist. Hier findet sich ferner die eigentümliche Preisgabe der ganzen Cuticula, sobald Gefahr droht, indem das Gehäuse verlassen und ein neues gebildet wird. Daß bei den Copelaten sicher auch das Aufleuchten des Gehäuses durch die Hautsekrete schützende oder abschreckende Bedeutung hat, wurde schon gesagt. Das starke Regenerationsvermögen und die Ueberwinterungs- und Uebersommerungszustände der benthonischen Ascidien sind ebenfalls hierher zu rechnen.

In dem Kiemenkorbe vieler Ascidien leben Copepoden und in der Mantelsubstanz siedeln sich oft in großer Menge Algenzellen an. Bei Copelaten kommen Mesozoen vor, welche eine Zerstörung der Keimdrüsen herbeiführen.

Ueber die Lebensdauer der Tunicaten ist nichts bekannt. Die Ueberwinterungszustände vieler Synascidien lassen auf eine solche von mehr als ein Jahr schließen. Eine zweimalige Geschlechtsreife ist auch für Copelaten sehr wahrscheinlich gemacht; hier dürfte aber trotzdem das Leben erheblich kürzer als ein Jahr währen. Bei der Mehrzahl der Acopa wird die Vermehrung der Volkszahl auf ungeschlechtlichem Wege besorgt; am deutlichsten ist das bei den Salpen, Dolioliden, Pyrosomen und vielen Synascidien, wo nur ein einziges oder sehr wenige Eier zur Reife gelangen, aber eine große Zahl von Individuen durch Knospung entstehen. Nur bei den Monascidien und Copelaten findet ausschließlich geschlechtliche Vermehrung statt und daher wird in beiden Gruppen eine sehr große Zahl von Eiern zur Reife gebracht.

Die festsitzenden benthonischen Ascidien haben in ihrer geschwänzten Larve ein Verbreitungsmittel, dessen Bedeutung allerdings dadurch sehr eingeschränkt wird, daß das Larvenstadium meist nur außerordentlich kurze Dauer hat und ab und zu nur wenig Stunden währt.

6. Die geographische Verbreitung. Die Verhältnisse, welche die Verbreitung der Tunicaten bedingen, sind selbstverständlich ganz verschieden, je nachdem die betreffenden Formen benthonisch oder planktonisch sind und es wird sich daher empfehlen, beide biologischen Gruppen hier gesondert zu besprechen.

Vorher soll aber noch auf zwei Punkte hingewiesen werden, in denen alle Tunicaten sich geographisch gleich verhalten. Einmal erreicht überall die Artenzahl ihr Maximum in den tropischen Meeresgebieten und nimmt nach den Polen hin sehr beträchtlich ab, dann aber ist die Hauptmasse aller Arten auf die obersten Horizonte des Hydrosphäre beschränkt, in denen auch Pflanzenwuchs vorkommt und die Menge des Planktons eine relativ große ist. Erstere Erscheinung teilen die Tunicaten mit der Mehrzahl der Meeresorganismen und sie ist wohl nur Ausdruck dafür, daß die höhere Wärme alle Lebensvorgänge, auch die Artbildungsprozesse befördert; letzteres Verhalten dagegen dürfte auf das Engste mit der Art des Nahrungserwerbes zusammenhängen, indem alle Tunicaten ausnahmslos Sedimentierer sind und daher im allgemeinen nur in einem Wasser zu leben vermögen, das noch eine gewisse Dichte der Nahrung spendenden Schwebstoffe aufweist.

Die benthonischen Tunicaten (etwa 1400 Arten) sind im tropischen Indischen Ozean am reichsten entwickelt und eine Reihe von Familien sind auf ihn beschränkt oder doch vorwiegend in ihm heimisch. Am ärmsten erscheint der pazifische Ozean mit Ascidien besiedelt zu sein. Für das Mittelmeer läßt sich bisher nur eine nahe Beziehnung zu den gemäßigten und tropischen Teilen des atlantischen Ozeans, nicht aber zum indischen Ozean nachweisen. Für die Besiedelung der arktischen und gemäßigten nördlichen Gebiete des atlantischen und stillen Ozeans tritt sehr deutlich der Einfluß der Meeresströmungen hervor, die Larven wie auch an treibenden Pflanzen festsitzende Formen verschleppen. Der Labradorstrom, vor allem aber der Golfstrom sind in dieser Beziehung von großer Bedeutung. Bipolare Gattungen fehlen vollständig und unter den vielen Arten ist nur eine einzige bekannt, die in den Tropen fehlt, aber in den kalten Meeren beider Hemisphären vorkommt (Culeolus murrayi). Da dieselbe jedoch eine Tiefseeform ist, ist es sehr wahrscheinlich, daß sich bei weiteren Untersuchungen eine kosmopolitische Verbreitung ergeben wird. Trotzdem zeigen beide polaren Gebiete, wie Hartmeyer ausgeführt hat, in dem Charakter ihrer Ascidienfauna eine sehr bemerkenswerte Uebereinstimmung, indem nicht nur die herrschenden Familien dieselben sind (Caesiriden, Tethyiden und Synoiciden), sondern auch die gleichen Familien an Arten reduziert erscheinen oder ganz fehlen (Claveliniden, Botrylliden, Perophoriden). Beide Polargebiete erscheinen daher den zwischen ihnen liegenden wärmeren Zonen gegenüber verarmt und dabei in ganz gleichsinniger Weise umgewandelt. Man könnte daher sehr wohl von einem allgemeinen bipolaren Charakter der beiden Faunen sprechen.

Rechnet man mit Hartmeyer das Litoral bis 400 m Tiefe und die eigentliche Tiefsee (Abyssal) von 800 m ab, so kommen von rund 650 Arten, deren vertikale Verbreitung bekannt ist, nicht weniger als 573 Arten im Küstengebiet vor oder über 88% und wahrscheinlich würde das Uebergewicht der litoralen Arten noch sehr viel stärker werden, wenn wir die noch fehlenden 750 Arten ebenfalls würden verrechnen können. In der Tiefsee unter 800 m sind nur noch 10% nachgewiesen. Ihr eigentümlich sind die beiden Familien der Hexacrobyliden und Hypobythiiden, die aber nur 3 Arten enthalten, während im ganzen 55 Arten auf das Abyssal beschränkt sind. Am tiefsten geht Bathyoncus minutus, der noch in 5625 m gefunden wurde. Von den litoralen Arten gehen nur 9 bis in Tiefen von mehr als 800 m hinunter und nur 5 von ihnen sind noch bei 1000 m und mehr gefangen (Ciona intestinalis, Phallusia tenera und meridionalis, Eugyra glutinans, Caesira pyriformis). Umgekehrt dringen nur 2 Tiefsee-Ascidien bis in das Litoral vor (Culeolus herdmani und Leptoclinides faroënsis).

Die planktonischen Tunicaten (etwa 100 Arten) zeigen eine ebenso starke Bevorzugung der wärmeren Gebiete wie die benthonischen Formen. Von diesen waren rund 1100 Arten dem Tropen- und gemäßigten Meere, 100 Arten, also 8% den beiden polaren Meeresgebieten eigentümlich, von jenen sind etwa 100 Arten

bekannt und davon sind 7, also 7% dem polarem Meere eigen. Während aber die Ascidien über 500 Arten (41%) enthalten, die nur in den gemäßigten Zonen vorkommen, fehlen charakteristischer Weise solche Formen den Plankton-Tunicaten vollständig und es lassen sich nur Arten des tropischen und polaren Wassers unterscheiden. Dabei gehen die Tropenarten zum Teil mit den polwärts fließenden Meeresströmen weit in die kalten Meeresgebiete hinein und stellen zugleich die ganze Bevölkerung der gemäßigten Meeresteile, während die polaren Arten nur in sehr unbedeutendem Grade äquatorwärts sich ausbreiten.

Vollständig auf die warmen Gebiete beschränkt sind die Pyrosomaarten. Doch geht Pyrosoma atlanticum bis in die Nordsee hinein und ist südlich Australien noch bis nahe zum 50° südlicher Breite gefunden. Sehr bemerkenswert ist, daß eine Art (Pyrosoma verticillatum) im Indischen Ozean an den verschiedensten Stellen beobachtet ist, im Atlantischen Ozean dagegen vollständig zu fehlen scheint. Pyrosoma ovatum ist ferner nur auf der Südhemisphäre und außerhalb des Tropengebietes gefangen.

Weniger gebunden an das warme Wasser sind die Salpen und Doliolen, von deren etwa 40 Arten 4 bis in das unter 0° abgekühlte polare Wasser vorzudringen vermögen. Bei beiden Gruppen finden wir im ganzen Warmmeeresgebiet verbreitete Arten (Doliol. Krohni, Salpa fusiformis, var. echinat) die im Norden wie im Süden weit polwärts sich ausbreiten; daneben aber kommen auf der Südhemisphäre Arten vor, die nördlich vom Aequator vollständig fehlen, sich aber bis in das antarktische Eismeer ausdehnen (Doliol. resistibile, Salpa magelhanica). Im Norden bezeichnet der Golfstrom das nördlichste Vorkommen (wenig über 60° Breite), im Süden dagegen führt eine aus dem Indischen Ozean kommende warme Strömung die widerstandsfähigen Arten bis dicht an den Rand des antarktischen Kontinentes heran. Hier fand die „Gauß" daher noch 4 Thaliaceenarten, und es ist wahrscheinlich, daß zwei derselben typische Bewohner des antarktischen kalten Wassers sind (Doliol. resistibile, Salpa magelhanica). Nur auf der Südhemisphäre sind also besondere Kaltwasserthaliaceen entstanden; der nördlichen Halbkugel fehlen solche vollständig.

Das ganze Weltmeer haben sich dagegen die Copelaten erobert, die zugleich die artenreichste Gruppe der Planktontunicaten sind (etwa 50 Arten). Allerdings ist die Artenzahl in den warmen Meeren sehr viel größer als in den polaren Strömen. Von den etwa 40 tropischen Arten sind rund 25 noch im Mittelmeer nachgewiesen, aber nur 6 derselben dringen im Golfstrom an der europäischen Seite bis zum 60° der Breite vor, und nur eine einzige Art (Oikopleura parva) erreicht nördlich Spitzbergen den 80°. Im Süden werden die Warmwasserformen durch die warme Strömung wiederum wie bei den Thaliaceen bis zur Antarktis vorgeschoben; zum Teil finden wir hier die gleichen widerstandsfähigen Arten wie auf der Nordhemisphäre wieder, aber daneben treten andere Warmwasserarten auf, die sich dort als weit empfindlicher erweisen (Stegosoma pellucidum, Fritillaria formica, haplostoma, gracilis). Beide Polargebiete werden ferner von endemischen Arten bevölkert, die durchweg eine beträchtliche Größe besitzen und auch dadurch besonderes Interesse beanspruchen, daß sie ausgesprochene bipolare Eigenschaften zeigen. Die Oikopleuriden gehören nämlich ausschließlich (4 Arten) einer kleinen Artengruppe der Gattung Oikopleura an, die nur polare Arten enthält; die Arten beider Pole sind verschieden, aber die Uebereinstimmung im allgemeinen Körperbau und vor allem in der Form und sogar in der Anordnung der Häutungskörper der Gehäuseanlagen ist sehr groß. Die dominierende Fritillariaart ist kosmopolitisch, aber sie hat sich in 2 Varietäten gespalten, von denen die var. sargassi nur in den Tropen lebt, während die andere (var. borealis) zwar vereinzelt sich überall findet, im polaren Wasser aber ausschließlich und in großer Menge vorkommt. Eine Fritillariaart (Fritillaria antarctica) ist der Antarctis eigentümlich.

Unter den Warmwasserarten fehlen die Megalocercusarten dem Atlandischen Becken vollständig, während sie im Indischen und Pazifischen Ozean sehr häufig sind. Nur das Mittelmeer beherbergt eine besondere Megalocercusart (M. abyssorum), die sogar gar nicht selten ist. Es kommt hierin also eine Beziehung zwischen Mittelmeer und Indischem Ozean sehr deutlich zum Ausdruck.

Endlich bevorzugt eine andere Warmwasserart (Oikopleura dioica) in ausgesprochener Weise die Flachsee, während sie auf der Hochsee meist nur ganz spärlich gefunden wird. Sie ist zugleich die einzige Art, die weit in das salzarme Wasser der Binnenmeere und Flußmündungen vordringt.

Die vertikale Verbreitung der Planktontunicaten steht in deutlicher Uebereinstimmung mit der horizontalen Verbreitung, indem die Pyrosomen durchaus auf die oberen 200 m beschränkt sind, die Salpen und Doliolen schon bis zu Tiefen von 1000 bis 1500 m hinabsteigen, aber nur die Appendicularien echte Tiefseeformen gebildet haben, deren Bevölkerungsmaximum nicht in den obersten Wasserschichten, sondern in der Tiefe liegt. Die Uebereinstimmung geht sogar so weit, daß diejenigen Warmwasserarten, welche am weitesten polwärts sich auszubreiten vermögen, zugleich auch am besten in der Tiefe gedeihen. Unter den Salpen wurde so Salpa fusiformis echinata auf der Deutschen Tiefseeexpedition noch in 1500 bis 1000 m in größerer Zahl gefangen und unter den Copelaten hat Oikopleura parva ihr Verbreitungsoptimum nach den Ergebnissen der Planktonexpedition im Ozean sicher unter 200 m, wahrscheinlich zwischen 400 und 600 m Tiefe. Es sind also die eurythermen Formen zugleich horizontal und vertikal am weitesten verbreitet. Uebrigens schwankt die Vertikalverbreitung der einzelnen Arten sowohl nach der Jahreszeit wie nach dem Ort. So erreichte Oikopleura parva in der Straße von Messina etwa in 100 bis 150 m Tiefe ihr Maximum, während sie im Atlantischen Ozean bei 500 m kulminierte. Appendicularia sicula, die im Ozean unmittelbar an der Oberfläche gefangen wird, tritt an der Südküste Norwegens nur in Tiefen von mehr als 200 m auf, da das warme Golfstromwasser, das sie hierher entführt, in solche Tiefen herabsinkt.

Wahrscheinlich gehört auch Megalocercus abyssorum im Mittelmeer und Bathochordaeus charon aus dem südatlantischen Ozean zu den Bewohnern der tieferen Wasserschichten. Doch sind sie bisher nur mit offenen Netzen gefischt, so daß der Horizont, in dem sie gefangen wurden, nicht sicher bestimmbar ist.

Alle Planktontunicaten sind zu Zeiten in solcher Menge an der Oberfläche des Meeres treibend gefunden, daß man von Schwärmen gesprochen hat. Ueber einige solche Schwärme liegen jetzt genaue, exakte Berichte vor. Doch ist im großen und ganzen noch wenig über ihre Entstehung bekannt.

Appendicularien sind an den britischen und portugisischen Küsten so zahlreich erschienen, daß das Meerwasser von ihren Körpern wolkig getrübt war. Auf der Planktonexpedition wurde eine solche Häufigkeit nirgends gefunden; die größten Fänge wurden in der Mündung des Amazonenstroms gemacht, und ergaben auf jeden Liter Wasser 6 Tiere. In der westlichen Ostsee fand ich im Maximum 17 Exemplare im Liter, aber auch dadurch wurde noch keine Schwarmbildung hervorgerufen, da die Tiere nur klein sind (Rumpf 1 mm lang).

Von Doliolen wurde bei den Hebriden- und Shetlandinseln, vor der Amazonenstrommündung und zwischen den Azoren und dem englischen Kanal Schwarmbildung beobachtet und Borgert konnte feststellen, daß in 2 Fällen auf 3 bis 6 Liter Wasser 1 Tier (von 3 bis 12 mm Rumpflänge) gekommen sei.

Am besten sind wir durch Apstein über die Salpenschwärme unterrichtet. Er konnte nachweisen, daß bei den Hebriden Jahr für Jahr zur gleichen Jahreszeit sich Schwärme einstellen und daß deren Bildung vor allem von dem Verlauf der Meeresströmungen abhängig ist, die in ihnen treibende Körper in derselben Weise wie ein Fluß des Landes nach den Rändern abschieben. Mit Semper nennt er diesen Vorgang die „Selbstreinigung des Stromes". Von besonderem Interesse ist die Beobachtung eines Schwarmes an der Grenze des Benguelastromes S. W. vom Kaplande (35½° S. Br. 7° ö. Lg. etwa) auf der Tiefseeexpedition (19. X.) und 3 Jahre später (15. XI.) an der gleichen Stelle auf der Deutschen Südpolarexpedition. In beiden Fällen erfüllten die Salpen das Wasser so dicht, daß sie eine gelbgrüne, wolkige Verfärbung hervorriefen und die Tiere einander berührten. Die Wolken schwankten zwischen Schiffslänge und einer Ausdehnung von mehreren hundert Metern. Zuweilen wurde nur eine Wolke, ein anderes Mal 4 parallele Schwarmzüge zugleich gesehen. Nach Apstein war die Salpe (Salpa flagellifera) auf einer Strecke von 375 km (Kiel bis Leipzig oder Neapel bis Florenz) fortwährend beobachtet. Die Tiere hatten eine Rumpflänge von etwa 1½ cm.

Schwärme von Pyrosomen wurden von der Planktonexpedition im östlichen Teile des Guineastromes und im Südäquatorialstrom beobachtet. In einem Falle brachte ein einziger Netzzug (0 bis 500 m) über 500 Kolonien herauf. Von anderen Expeditionen sind am Kap und im Indischen Ozean große Schwärme gesehen.

Nicht immer befinden sich die Schwärne der Planktontunicaten an der Oberfläche des Meeres oder dicht darunter, obwohl sie meist nur dann zur Beobachtung kommen werden. Nach Seeliger trieb z. B. der eine Pyrosomaschwarm im Guineastrom zum Teil unterhalb 200 m Tiefe. Ueber derartige Vorkommnisse können natürlich nur quantitative Untersuchungen Aufschluß geben.

Literatur. ***Seeliger,*** *Tunicaten. In Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd.* 3 *Supplement, Leipzig 1893 bis 1903 (Appendicularien und Ascidien pr. pt.); fortgesetzt von* ***R. Hartmeyer,*** *1909 bis 1911 (Ascidien, Schluß);* ***Neumann,*** *1909 bis 1913 (Pyrosomiden). Salpen und Doliolen fehlen noch.* — ***Delage et Hérouard,*** *Les Procordés, in Traité de Zoologie concrète, tom. 8. Paris 1898.* — ***Fol,*** *Les Appendiculaires du Détroit de Messine. Genève 1872.* — ***Lohmann,*** *Das Gehäuse der Appendicularien. Schrift. Naturwissenschaftlicher Verein Schleswig-Holstein. Kiel 1899.* — ***Ihle,*** *Die Appendicularien. Ergebnisse, Fortschritte, Zoologie, Bd.* 3. *Jena 1913.* — ***Hartmeyer,*** *Ascidien der Deutschen Südpolar-Expedition, in Ergebn. Deutsche Südpolar-Expedition, 1901 bis 1903, Bd.* 12*; Zoologie, Bd.* 4. *Berlin 1911.* — ***Michaelsen,*** *Die holosomen Ascidien des magalhaensisch-südgeorgischen Gebietes, in Zoologica, Bd.* 31. *Stuttgart 1900.* — ***Seeliger,*** *Die Pyrosomen der Plankton-Expedition, in Ergebnisse der Plankton-Expedition, Bd.* 2, *E. b., Kiel 1895.* — ***Ihle,*** *Desmomyaria, in: Das Tierreich, Lief. 32. Berlin 1912.* — ***Apstein,*** *Die Salpen, in Deutsche Südpolar-Expedition, 1901 bis 1903, Bd.* 9, *Zoologie, Bd.* 1, *1908.* — ***Neumann,*** *Doliolum, in Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition, Bd.* 12. *Jena 1906.* — ***Ulianin,*** *Die Arten der Gattung Doliolum, in Fauna und Flora des Golfes von Neapel, 1884.* — ***Korschelt und Heider,*** *Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Jena 1893.*

H. Lohmann.

Turgor.

1. Einleitung. 2. Osmotischer Druck und Turgor: a) Allgemeines. b) Spezielles. 3. Turgorregulation. 4. Die Plasmahaut und ihre Permeabilität: a) Allgemeines. b) Permeabilität. c) Die Lipoidtheorie von Overton. d) Kritik der Lipoidtheorie. e) Die Plasmahaut als Ultrafilter. f) Die Haftdrucktheorie von J. Traube. g) Die Eiweißnatur der Plasmahaut. h) Spezielles über Salzaufnahme. i) Andere schwer permeierende Stoffe. k) Exosmose. l) Regulatorische Permeabilitätsänderungen. m) Wahlvermögen und Diosmose.

1. Einleitung. Unter Turgor versteht man in der Pflanzenphysiologie die Spannung, in welche die Zellhaut durch die osmotische Energie der wesentlich in der Vakuolenflüssigkeit des lebendigen Zellinnern gelösten und von ihm festgehaltenen Stoffe versetzt wird. Die dadurch auch dünnwandigen Zellen verliehene Straffheit

oder „Turgeszenz“ ist für die Festigung des Pflanzenkörpers von hoher Bedeutung. Da der osmotische Druck, wie gesagt, nur von solchen Stoffen ausgeübt wird, welche nicht aus dem Zellinnern herausdiffundieren, ist das diosmotische Verhalten der Zelle zunächst in die Besprechung einzubeziehen. Damit ist zugleich ein für die gesamte Stoffwechselphysiologie fundamental wichtiges Thema angeschnitten, dessen Behandlung in anderem Zusammenhang kaum durchführbar sein würde.

Es ist klar, daß jede Zelle des Pflanzenkörpers zu ihrer Ernährung und zu anderen Zwecken Wasser und andere Stoffe aufnehmen und manche Stoffwechselprodukte sowie solche Stoffe, an deren Leitung und Transport sie sich beteiligt, wieder abgeben muß. Ist die Zelle, wie bei Flagellaten, manchen Schwärmern, den Plasmodien der Myxomyceten usw. nackt, so gelangen die Stoffe der Außenwelt unmittelbar mit dem Plasmakörper in Berührung. Ist sie aber, wie es sonst bei Pflanzen die Regel ist, rings umhäutet, so müssen die Stoffe beim Import zunächst durch die Zellhaut hindurchtreten. Hierzu sind nur gelöste Körper imstande, während z. B. in Plasmodien auch feste durch einfache Umwallung aufgenommen werden können. Auch Gase treten, wie hier nebenbei bemerkt sei, da die Zellwand nur in vereinzelten Fällen, wie in trockenen Sporen, Flechten, Moosen usw., nicht mit Wasser imbibiert ist, in g e l ö s t e m Zustand hindurch.

Hat ein Stoff die mit Wasser imbibierte Zellhaut passiert, so muß er, um in das Zellinnere zu gelangen, durch den Protoplasten diosmieren, der seinerseits aber nun weit weniger durchlässig, oder mit anderen Worten, „semipermeabel“ ist. Das kann schon daraus entnommen werden, daß derselbe viele Inhaltsstoffe, die die Zellhaut leicht durchwandern, dauernd festhält. Tötet man ihn, z. B. durch Erhitzen, so diffundieren diese Stoffe, wie der Rohrzucker der Zuckerrüben, der rote Farbstoff der roten Rüben usw., sogleich durch die Zellhaut nach außen.

In einer typischen, wandumkleideten ausgewachsenen Zelle finden wir bekanntlich (Fig. 1) einen zentralen umfangreichen Zellsaftraum (Vakuole) rings vom Protoplasten umschlossen, der seinerseits tapetenförmig der Zellhaut angepreßt ist.

Der Zellsaftraum kann von Plasmasträngen durchzogen sein und häufig kommen zur Hauptvakuole noch eine Zahl kleinerer im Cytoplasma verstreuter Vakuolen. Die Vakuolen enthalten neben gelegentlichen festen Bestandteilen ein mehr oder minder kompliziertes Stoffgemisch in wässeriger Lösung, über dessen Zusammensetzung die chemischen Analysen von Preßsäften, wegen der unvermeidlich beigemengten Plasmastoffe usw., nur ungenaue Auskunft geben können. Im Zellsaft der durch Anschneiden entleerten sehr großen blasenförmigen Zellen der Meeresalge Valonia utricularis fand A. M e y e r 0,118% Magnesiumsulfat, 0,022 Kaliumphosphat, 0,146 Kaliumsulfat, 2,600 Chlorkalium, 0,120 Chlornatrium und 0,238 organische Substanz, also hauptsächlich mineralische Nährstoffe. In anderen Fällen spielen organische Stoffe im Lösungsgemisch der Vakuole eine hervorragende Rolle, so Rohrzucker (Zuckerrübe), Glukose (Allium, Rosa), Malate (Crassulaceen) usw. Auch unecht gelöste (kolloide) Stoffe sind in Vakuolen weit verbreitet, so namentlich Gerbstoffe, Farbstoffe, Glykogen (Pilze, Bakterien), Inulin, (Inula, Cichorium usw.), schleimbildende Kohlenhydrate (z. B. Orchis), Eiweißkörper usw.

Der Protoplast hat, wie wir sahen, die Eigenschaften einer semipermeablen Membran, und zwar sind es genauer seine Grenzschichten, welche bereits für die Aufnahme oder Nichtaufnahme eines Stoffes entscheidend sind. Dies ist aus dem Verhalten eines nicht diosmierenden Farbstoffes (z. B. Anilinblau) unmittelbar zu ersehen, welcher schon vor der äußeren normal der Zellmembran anliegenden Hautschicht ([peripheren] Plasmahaut oder Plasmamembran) bezw., wenn er, wie das Anthocyan, in dem Beispiel der roten Rüben in der Vakuole gelöst ist, vor der inneren Plasmahaut (Vakuolenwand [P f e f f e r], Tonoplast [d e V r i e s]), haltmacht. Wie weiter unten zu zeigen ist, kommen diesen unmeßbar dünnen Grenzhäuten höchstwahrscheinlich sogar a n d e r e diosmotische Eigenschaften als der übrigen Masse des Protoplasmas zu.

2. Osmotischer Druck und Turgor. 2a) A l l g e m e i n e s. Wir betrachten nun nach diesen orientierenden Vorbemerkungen zunächst die osmotischen Druckverhältnisse in der Zelle etwas näher. Die im Zellsaft gelösten und nicht diosmierenden Stoffe erzeugen in den umwandeten turgeszenten Zellen einen osmotischen Druck von gewöhnlich etwa 5 bis 10 Atmosphären, welcher zunächst gegen die Vakuolenhaut gerichtet ist und das zähflüssige Protoplasma gegen die Zellwand preßt. Diese wird entsprechend dem Innendruck und ihrer Kohäsionsverhältnisse gedehnt; sie übt also eine Gegenwirkung aus, kann aber, wenn diese nicht genügt, in manchen Fällen wie es z. B. häufig gewisse Pollenkörner, Meeresalgen (z. B. Bryopsis, Derbesia), Pilzhyphen, Bakterien usw. bei Uebertragen in reines Wasser zeigen, auch zerrissen werden. Deshalb werden auch durch Zerdrücken von Zellen isolierte Plasmamassen, denen die Widerlage der Zellhaut fehlt, schon bei geringem Binnendruck blasig

ausgedehnt und schließlich zersprengt und deshalb sind ferner in Plasmodien und anderen nackten Protoplasten Lösungen von höherem osmotischem Druck undenkbar.

Also die mechanische Festigkeit der leicht durchlässigen Zellhaut und die Semipermeabilität der an sie angelagerten flüssigen Plasmalamelle vereint geben der Pflanzenzelle ihr osmotisches Gepräge. Dieses ahmte Pfeffer nach, indem er einen für Daniell-Elemente gebräuchlichen Tonzylinder, der der Zellulosehaut entsprechen sollte, mit Kupfersulfatlösung imprägnierte und darauf in eine Lösung von Ferrocyankalium tauchte. Es wurde auf diese Weise der festen, Wasser und Salze leicht durchlassenden Tonzelle eine semipermeable und für sich allein gegen hydrostatischen Druck wenig widerstandsfähige Niederschlagsmembran ein- und aufgelagert, welche die Plasmahaut vertrat. Wurde nun der Zylinder mit einer Lösung von Kupfersulfat oder einem anderen durch die Niederschlagsmembran nicht diosmierendem Stoffe gefüllt, mit Hilfe eines Stopfens ein enges Steigrohr oder ein Quecksilbermanometer aufgesetzt und der Apparat darauf in reines Wasser gesetzt, so wurde bald ein konstant bleibender, den osmotischen Druck anzeigender hydrostatischer Druckunterschied erreicht.

Es fragt sich nun weiter, welche Rolle das Protoplasma, abgesehen von der semipermeablen Natur seiner Oberflächenhäutchen, für den Turgordruck, unter welchem der gesamte vom Zellinhalt auf die Wand ausgeübte Druck zu verstehen ist, spielt. Im Plasma etwa gelöste Stoffe werden natürlich auch eine entsprechende osmotische Wirkung ausüben. Da sie somit einerseits einen äquivalenten Teil der osmotischen Wirkung des Zellsaftes ausgleichen, andererseits aber auch einen entsprechenden osmotischen Druck gegen die Zellwandung entwickeln, so wird der Turgordruck durch diese Stoffe oder durch beliebig viele kleine Vakuolen des Protoplasmas nicht verändert.

Dasselbe gilt auch von der Quellungskraft des Plasmas, vermöge deren es dem auf ihm lastenden Druck entgegenstrebt. Auch sie wirkt sowohl gegen die Zellwand wie gegen die Vakuole mit gleicher Kraft ein.

Der der osmotischen Leistung des Zellsaftes entgegenstehende Zentraldruck, soweit er sich aus der Kohäsion des zähflüssigen Protoplasmas ergibt, kann, wie Pfeffer zeigte, nur unerheblich sein. Den von der äußeren Plasmahaut und der Vakuolenhaut ausgehenden Zentraldruck berechnete Lepeschkin gemäß der Laplaceschen Formel je nach der Länge des Krümmungsradius der Zelle und des Vakuolenradius als ungefähr zwischen 0,016 und 1,6 Atmosphären liegend, wobei allerdings die Oberflächenspannung des Plasmas als unbekannt nur roh geschätzt wurde. In nicht zu kleinen Zellen ist er also jedenfalls gegenüber dem gewöhnlich einige Atmosphären betragenden osmotischen Druck des Zellsaftes eine relativ geringe, vielfach verschwindende und für den Turgor nicht wesentlich in Betracht kommende Größe. Da aber mit abnehmendem Durchmesser der Zentraldruck bis zu einer oder mehreren Atmosphären steigt, so ist zur Erhaltung sehr kleiner Vakuolen eine äquilibrierende osmotische Leistung ihrer Innenflüssigkeit notwendig, ohne welche diese notwendig ausgepreßt würde und die Vakuole somit verschwinden müßte. Auch in Gasvakuolen, wie sie z. B. bei Cyanophyceen vorkommen, muß eine entsprechende Kompression des Gases bestehen. Uebrigens sei bei dieser Gelegenheit noch betont, daß selbstverständlich auch von gänzlich vakuolenfreien Protoplasten, wie etwa in den Meristemzellen, ein ansehnlicher Turgordruck ausgehen kann, und zwar sowohl durch osmotische Wirkung im Plasma gelöster und durch die Hautschicht nicht diosmierender Stoffe sowie auch durch Quellungswirkung desselben. Dieser Quellungsdruck kann wohl einen sehr beträchtlichen Teil des Turgordruckes ausmachen, doch ist dieser Anteil bis jetzt nicht genauer meßbar.

Die Turgordehnung der Zellhaut wird am höchsten sein, wenn sie mit reinem Wasser imbibiert ist, also die Zelle in Wasser liegt. In jedem anderen Falle wirkt dem Binnendruck der osmotische Druck der die Zellhaut imbibierenden Flüssigkeit entgegen, indem die Turgordehnung vermindert bezw. aufgehoben wird. Lösungen, deren Konzentration gerade zur Aufhebung der Turgordehnung genügt (Fig. 1, II), haben denselben osmotischen Wert wie der Zellsaft.

Bezeichnet L die Zellwandlänge beim Turgordruck P und L_0 dieselbe nach völliger Entspannung, so ist die Turgordehnung der Zelle in der betreffenden Richtung gleich $\frac{L-L_0}{L_0}$ oder in Prozenten der Länge der entspannten Membran ausdrückbar. In den Staubfäden von Cynareen beträgt sie nach Pfeffer 20 bis 25%, für manche Zellen von Schimmelpilzen werden bis 15% in der Längsrichtung und bis 36% in der Querrichtung angegeben. Allgemein ist an den Zellwänden bei höheren Pflanzen eine meßbare elastische Dehnung von Schwendener und Krabbe nachgewiesen worden, wo sie erst dann nicht mehr merklich ist, wenn die Wandungen durch nachträgliche Verdickung die zum Aequilibrieren des Turgordruckes erforderliche Festigkeit erlangt haben. Die Bedeutung dieser Dehnung für

die Straffheit der dünnwandigen Zelle wurde schon berührt, die demgemäß bei Wasserverlust, sei es durch Verdunsten (beim Welken), sei es auf osmotischem Wege, verloren geht.

Bei weiterem Ansteigen der Konzentration der die Zellwand imbibierenden und durch sie permeierenden Außenlösung wird dem Zellsaft schließlich so viel Wasser entzogen, daß das Plasma, vermöge der leichten Verschiebbarkeit seiner Teile der sich verkleinernden Vakuole folgend, sich von der Zellwand abzuheben beginnt (Fig. 1, III). Diese Abhebung wurde zuerst von de Vries als Plasmolyse bezeichnet. Sofern die Plasmahaut für sie nicht permeabel ist, müssen die Lösungen aller Stoffe, die eben merkliche Plasmolyse erzeugen (die sogenannten plasmolytischen Grenzlösungen), isosmotisch (isotonisch) sein.

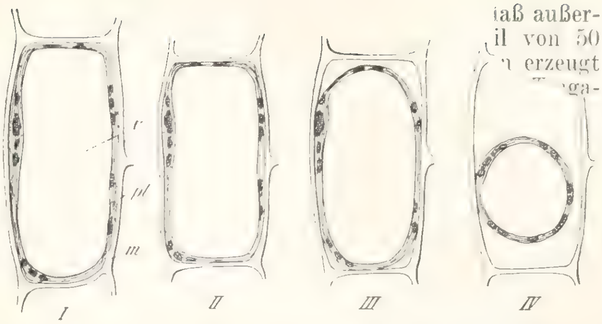


Fig. 1. Junge Zelle aus dem Rindenparenchym des Blütenstiels von Cephalaria leucantha. m Zellhaut. pl Protoplasma. v Vakuole. I. in Wasser. II. in 4-prozentiger Salpeterlösung. III. in 6-prozentige Salpeterlösung. IV. in 10-prozentiger Salpeterlösung. Nach de Vries 1877.

Daraus ergibt sich also eine physiologische Methode, um den relativen osmotischen Wert zahlreicher Stoffe, wenn sie nur genügend löslich, nicht giftig sind und durch die Plasmahaut nicht permeieren, zu ermitteln. Da andererseits der osmotische Druck unabhängig von der Natur der semipermeablen Haut ist, so ist auch die absolute osmotische Druckhöhe, wenn sie nur zunächst erst für einen der Stoffe mit Hilfe z. B. des erwähnten Pfefferschen Osmometers bestimmt wurde, damit bekannt.

Pfeffer fand z. B. für eine 1prozentige Rohrzuckerlösung einen Druck von 53,5 cm Quecksilber (= 0,69 Atmosphären), für eine 2prozentige 101,6 cm, für eine 4prozentige 208,2 und eine 6prozentige 307,5 cm Quecksilberdruck. Außer von der Konzentration ist der osmotische Druck auch abhängig von der Temperatur, was nach den Pfefferschen Versuchen durch die Formel $P = n.0,652.(1 + \alpha t)$ ausgedrückt werden kann, wenn P den Druck, n den Gehalt der Lösung in Gewichtsprozenten, t die Temperatur und α einen Temperaturkoeffizienten darstellt. Wir finden also dieselbe Beziehung zu Konzentration (Volumen) und Temperatur wie beim Gasdruck, was, da der Temperaturkoeffizient beim osmotischen Druck den Wert $0{,}00367 = \frac{1}{273}$, also den der Gay-Lussacschen Zahl hat, noch mehr in die Augen springt. Diese Uebereinstimmungen bilden die Grundlage von van't Hoffs Theorie der Lösungen, nach welcher der osmotische Druck gleichermaßen wie der Gasdruck zustande kommt Näheres vgl. in dem Artikel „Osmotische Theorie“.

Bekanntlich nimmt 1 Grammolekül Gas bei 760 mm Druck und 0° C den Raum von 22,4 l ein und erzeugt demnach, auf 1 l Volumen zusammengepreßt einen Druck von 22,4 Atmosphären. Demgemäß müßte eine Lösung von 1 GM. Rohrzucker denselben Druck ergeben, was in der Tat aus den von Pfeffer direkt ermittelten Zahlen hervorgeht. Dampfdruckerniedrigung, Gefrierpunkt und elektrische Leitfähigkeit gehen dem osmotischen Druck parallel und sind Funktionen der Zahl der Moleküle in der Volumeinheit. In isosmotischen (isotonischen) Lösungen sind daher die Mengen der gelösten Stoffe ihren Molekulargewichten proportional und mit der Zahl der Moleküle (der Konzentration) nimmt der osmotische Druck der Lösungen zu. Die erwähnte Abhängigkeit des osmotischen Druckes von der Temperatur spielt in physiologischer Hinsicht keine merkliche Rolle, da durch eine Temperaturerhöhung von 15° C der Druck nur von 100 auf 105,5 gesteigert wird.

Wenn eine Abweichung von den für Gasdruck und Molekulargewicht bestehenden Beziehungen beim osmotischen Druck sich zeigt, so findet sich dieselbe bei der Dampfdruckerniedrigung usw. analog wieder und wird von der Ionentheorie bekanntlich darauf zurückgeführt, daß die Zahl der gelösten Moleküle nicht nur vom Molekulargewicht, sondern auch von der Dissoziation in der Lösung abhängt. Auf ein derartiges Verhalten, das fast alle Salze betrifft, machte zuerst (1884) de Vries auf Grund pflanzenphysiologischer Versuche aufmerksam. Er fand, im Vergleich zu ihrem Molekulargewicht mit Hilfe der plasmolytischen Methode bestimmte, viel zu niedrige Grenzkonzentrationswerte und bezeichnete diejenige Zahl, mit

ausgedehnt letzteren zu multiplizieren sind, deshalb sir heoretisch zu erwartenden Wert anderen na welcher das aus ihnen berech- höhere zu kleine Molekulargewicht zu multiplizieren ist, um das aus andersartigen Messungen bekannte richtige) zu erhalten, als „isotonischen Koeffizienten". Die auf plasmolytischem Wege gewonnenen isotonischen Koeffizienten stimmen mit den aus Messungen der Gefrierpunktserniedrigung und der elektrischen Leitfähigkeit errechneten Dissoziationsfaktoren gut überein, in manchen Fällen jedoch fallen sie etwas zu niedrig aus, was dann auf eine entsprechende Permeabilität der Plasmahaut des Versuchsobjektes deutet. In der folgenden dem Lehrbuch von Höber entnommenen Tabelle sind für einige Lösungen je drei Werte des isotonischen Koeffizienten i aufgeführt, von denen der erste auf plasmolytischem Wege, der zweite durch Gefrierpunktsbeobachtung $\frac{\Delta \text{ beob.}}{\Delta \text{ ber.}}$ gewonnen und der dritte aus der Formel von Arrhenius $i = 1 + (k-1)\alpha$ berechnet wurde. Es bedeutet weiter n die Zahl der Dissoziationsprodukte des Moleküls und c die molare Konzentration.

	n	c	i_1	i_2	i_3
Rohrzucker	0	0,3	1,00	1,08	1,00
KCl	2	0,14	1,81	1,93	1,86
$MgSO_4$	2	0,38	1,25	1,20	1,35
LiCl	2	0,13	1,92	1,94	1,84
$Ca(NO_3)_2$	3	0,18	2,48	2,47	2,46
K_4FeCy_6	5	0,356	3,09	—	3,07

Obwohl die isotonischen Koeffizienten der Salze mit steigender Verdünnung und Dissoziation größer werden, genügt für viele physiologische Zwecke ein Durchschnittswert. Als solcher ist meist der von de Vries in seinen grundlegenden Untersuchungen (1884) angegebene beibehalten worden. Er ging von Versuchen mit Kalisalpeter aus und ermittelte diejenige molare Konzentration einer Salpeterlösung, welche mit der gegebenen Lösung eines anderen Stoffes isotonisch war und als deren Salpeterwert bezeichnet wurde. Dabei ergab sich, daß die Salpeterwerte von Lösungen verschiedener Substanzen, welche sämtlich 0,1 GM. im Liter enthielten, nahezu je einer der folgenden Zahlen gleich waren: 0,066, 0,10, 0,133, 0,166. Da diese Zahlen sich zueinander ungefähr verhalten wie 2:3:4:5, so wurde willkürlich der isotonische Koeffizient für Salpeter zu 3 gesetzt und für diejenigen der anderen Stoffe damit ganze Zahlen gewonnen.

Wie die untenstehende Uebersicht ergibt, hat dabei jede Säure und jedes Metall in den Salzen denselben „partiellen" isotonischen Koeffizienten, eine Säuregruppe im Molekül 2, jedes Atom eines Alkalimetalls 1 und das eines Erdkalimetalls 0. Aus diesen ergibt sich durch Addition der isotonische Koeffizient des Salzes, z. B. $K_2SO_4 = 2 \times 1 + 2 = 4$.

Den abgerundeten isotonischen Koeffizienten 2 haben: z. B. Rohrzucker (gefunden 1,88), Dextrose und Lävulose (1,88), Glyzerin (1,78), Zitronensäure (2,02), Weinsäure (2,02), Aepfelsäure (1,98). Den isotonischen Koeffizienten 3 haben KNO_3, $NaNO_3$, KCl, NaCl, NH_4Cl (3,0) und Monokaliumcitrat (3,05).

Den isotonischen Koeffizienten 4 haben: oxalsaures Kalium (3,93), K_2SO_4 (3,90), $MgCl_2$ (4,33), $CaCl_2$ (4,33), K_2HPO_4 (3,96), Dikaliumtartrat (3,99), Dikaliummalat (4,11) Dikaliumcitrat (4,08) und zitronensaures Magnesium $[Mg_3(C_6H_5O_7)_2]$ (3,88).

Den isotonischen Koeffizienten 5 hat z. B. Trikaliumcitrat (5,01).

Demgemäß ist eine 5,13 prozentige Rohrzuckerlösung isosmotisch mit einer 1,01 prozentigen (= 0,1 GM.) Salpeterlösung.

Sehr hoch liegt die isosmotische Konzentration kolloidaler Körper, z. B. beträgt sie nach Pfeffer für arabisches Gummi 41,32% und für Dextrin 16,18%.

Für physiologische Zwecke kann man annehmen, daß in einem Gemisch der osmotische Gesamtdruck gleich der Summe der Partialdrucke der einzelnen Bestandteile ist. Wegen der gegenseitigen Beeinflussung der Dissoziation, welche zwischen diesen stattfindet, gilt dies freilich nicht in aller Strenge. Chemische Wechselwirkungen, Bindungen, Umlagerungen sind natürlich nur dann von Einfluß auf die osmotische Leistung der Mischung, wenn dadurch die Gesamtzahl der Moleküle und Ionen verändert wird.

Für plasmolytische Versuche eignen sich, um die für die Grenzkonzentrationen entscheidende erste Abhebung des Plasmaschlauches möglichst scharf erkennen zu können, am besten große Zellen mit dünnem Plasmaschlauch und gefärbter Vakuolenflüssigkeit, wie sie z. B. in der Epidermis auf der Außenseite der Blattscheide von Curcuma rubricaulis, der unteren Blattepidermis von Tradescantia discolor usw. vorhanden sind.

Zur Ermittelung isotonischer Konzentrationen kann nach dem Vorgange von de Vries (1884) außer der plasmolytischen auch die „Methode der Gewebespannung" benutzt werden. Spaltet man den wachsenden Gipfel eines Sprosses der Länge nach in vier möglichst gleiche Teile, so krümmen sich diese augenblicklich, indem das Mark sich gemäß seiner größeren Turgordehnung verlängert und die Epidermis sich zusammenzieht. In Wasser nehmen die Krümmungen

und Einrollungen durch Anwachsen des Turgors im Mark zu, in hoch konzentrierten Lösungen umgekehrt ab, die Streifen werden schlaff; zwischen beiden liegt eine Konzentration, bei welcher die Krümmung dieselbe bleibt, und diese kann mit Erfolg für isosmotische Bestimmungen benutzt werden.

Solche Bestimmungen sowie Messungen des Turgordruckes sind natürlich auch auf Grund von Beobachtungen über die Verkürzung genügend elastisch gedehnter Gewebestücke in Lösungen möglich. Mitunter hat man auch aus der in der Tierphysiologie üblicheren Bestimmung der Gefrierpunktserniedrigung der Preßsäfte auf die normale osmotische Kraft der Gewebe geschlossen, wobei aber die Gleichsetzung von Preßsaft mit der Vakuolenflüssigkeit erheblichere Fehler bedingen kann.

In genügend großen, vakuolisierten Zellen, deren Membran nur unbedeutend elastisch gedehnt ist, kann, wie erwähnt, ohne sehr erheblichen Fehler der osmotische Druck der Vakuole als Turgordruck in Anwendung kommen und auf plasmolytischem Wege bestimmt werden. Man läßt zu diesem Zweck die abgestuften Lösungen auf die zu untersuchenden Schnitte usw. genügend lange Zeit, am besten etwa eine Stunde einwirken, da die erforderliche vollständige Imbibition der Membranen und ein gewisser, wenn auch geringer, Filtrationswiderstand der Plasmahäute in bezug auf Wasser die Erreichung des hydrostatischen Gleichgewichts verzögern. Die gesuchte Konzentration liegt dann zwischen der obersten noch keine Plasmolyse erzeugenden („hypotonischen") Stufe und der bereits etwas zu hohen („hypertonischen") Grenzkonzentration.

2b) Spezielles. Auf diese Weise wurde gefunden, daß die Turgordrucke in höheren Pflanzen gewöhnlich etwa 5 bis 11 Atmosphären betragen, also ungefähr 1,5 bis 3% KNO_3 oder 7,5 bis 15% Rohrzucker äquivalent sind. In zahlreichen Fällen kommen aber auch höhere Drucke vor. Das gilt z. B. von manchen Speicherorganen, wenn sie osmotisch wirksame Reservestoffe enthalten; so finden sich in der Küchenzwiebel, Allium Cepa oder in der Zuckerrübenwurzel Drucke vor bis zu und über 20 Atmosphären. Wie hier durch die Speicherung gelöster Stoffe, kommt in anderen Fällen ein hoher Gehalt an osmotisch wirksamen Stoffen oft dann zustande, wenn die Pflanze von einer mehr oder weniger konzentrierten Lösung umspült wird, oder wenn ihre Wurzeln auf sehr trockenen Standorten die Adhäsion des Wassers an den Bodenpartikeln zu überwinden haben. So sind z. B. gewisse auf trockenem Wüstenboden wachsende Pflanzen, wie Fitting zeigte, nur dadurch imstande, diesem das spärliche Wasser mit Hilfe ihrer Wurzeln zu entreißen, daß außerordentlich hohe Drucke, zum Teil von 50 bis über 100 Atmosphären in ihnen erzeugt werden (z. B. bei Rhus oxyacantha, Traganum nudatum, Suaeda vermiculata, Reaumuria vermiculata, Salsola tetragona, Mesembrianthemum nodiflorum, Frankenia thymifolia usw.).

Für die Beurteilung der Widerstandskraft der Zellhäute gegen so hohe und noch höhere Drucke ist übrigens wichtig, daß diese im umgekehrten Verhältnis zum Radius steht, woraus die Bedeutung der geringen Zellgröße und des kleinen Krümmungsradius an den freien Grenzflächen folgt.

Auch sonst scheint der Turgordruck in trocken gehaltenen Pflanzen regelmäßig wesentlich höher zu steigen als in normal mit Wasser versorgten. Weitere Beispiele für die Wirkung der Substratkonzentration werden bei der Turgorregulation weiter unten zu besprechen sein.

Natürlich sind auch andere äußere Faktoren von Einfluß. Etiolierte Sprosse haben einen etwas geringeren Turgordruck als am Licht gewachsene. Denselben Unterschied zeigen auch im Winter, im geheizten Gewächshaus gezogene Pflanzen gegenüber solchen, die im Sommer bei guter Beleuchtung gewachsen sind. Reizwirkungen des Lichtes liegen dabei offenbar nicht vor, sondern es sind die verschiedenartigen Assimilations- und Transpirationsverhältnisse wirksam.

Beziehungen zwischen Wärme und Turgor sind ebenfalls festgestellt. Nahe dem Maximal- und Minimaltemperaturen tritt Turgorsteigerung ein.

Weisen schon die obigen Punkte auf einen gewissen Zusammenhang zwischen Turgorerhöhung und Wachstumshemmung hin, so tritt dies noch mehr bei gewissen mechanischen Eingriffen hervor. Besonders sind hier die von Pfeffer durch Eingipsen wachsender Organe und durch Verhinderung geotropischer Aufrichtung erzielten Wirkungen zu erwähnen. Pfeffer bettete z. B. wachsende Wurzeln usw. in erstarrenden Gipsbrei ein, entspannte also die durch die Turgorkraft gedehnten Zellwände durch Schaffung einer allseitigen Widerlage. Als Reaktion gegen diese trat vielfach eine Turgorschwellung auf, die z. B. in Wurzeln von Vicia Faba das osmotische Aequivalent von 2 % Kalisalpeter (etwa 7 Atmosphären) überschreiten konnte.

Ungeachtet dieses Zusammenhanges zwischen Wachstumshemmung und Turgorerhöhung kommt die Turgorspannung für die Erzielung eines plastischen Flächenwachstums in den meisten Fällen als unzureichend nicht wesentlich in Frage. So schritt in den oben berührten Versuchen Pfeffers nach Herstellung einer unverrückbaren Widerlage das zum Teil zu erheblichen Außenleistungen führende Wachstum der Zellhaut so weit fort,

daß endlich die frühere Turgorspannung der Zellwand gänzlich aufgehoben war, also die Dehnkraft unmöglich noch eine plastische Dehnung derselben erzielen konnte. Auch überschritt in diesen Fällen nicht einmal die normale Turgorkraft die Elastizitätsgrenze der Zellhaut. Kommt nun somit die Turgorenergie infolge ihrer Geringfügigkeit gegenüber der die eigentliche Wachstumsarbeit leistenden Ausscheidungs-(Volumen-) Energie hier nicht in Frage, so mag eine konstant erhaltene Turgorspannung insofern eine mechanische Bedeutung für das Wachstum haben, als durch sie vielleicht die Einlagerung neuer Substanz durch Intussuszeption erleichtert wird. In einzelnen Fällen dürfte indessen auch Wachstum durch plastische Dehnung sichergestellt sein, wobei wohl öfter durch Herabsetzung der Hautelastizität der Turgorkraft Spielraum geschaffen wird.

Bei der Entleerung von Behältern, die osmotisch wirksame Substanz gespeichert haben, tritt meist eine erhebliche Senkung des osmotischen Druckes ein; die gleiche Folge haben oft, z. B. bei Pilzen, manchen Wurzeln, Hungerzustände, Altern usw., doch scheint in gewissen Fällen, vielleicht nur vorübergehend, auch ein umgekehrtes Verhalten Platz greifen zu können. Sehr ansehnliche Steigerungen des Turgors treten durch Einwirkung anästhesierender Stoffe und anderer Gase in vielen Pflanzen auf.

Für die Bewegung des Wassers innerhalb des Pflanzenkörpers ist neben der Ausgestaltung der spezifischen Leitungsbahnen und einer Reihe physikalischer Momente natürlich auch die Verteilung der osmotischen Saugkräfte maßgebend. Im allgemeinen scheint der Turgordruck in der Pflanze gipfelwärts etwas anzusteigen, doch ist hierüber noch nicht allzuviel Sicheres bekannt und es scheinen auch öfters andere Verhältnisse zu herrschen. Erwähnenswert sind die Erscheinungen beim Welken, wobei die jüngsten, dem Vegetationspunkt benachbarten Teile am längsten turgeszent zu bleiben, die älteren, besonders die Blätter jedoch bald schlaff zu werden und abzusterben bezw. abgeworfen zu werden pflegen. Da an sich die letzteren durch ihren Bau besser gegen Transpirationsverluste geschützt sind als die jugendlichen Organe, findet in der welkenden Pflanze ein besonderer Wassertransport in diese zum Zwecke ihrer Erhaltung statt, wofür die älteren Teile geopfert werden. Dem entspricht, wie erwähnt, im allgemeinen ein die Wasserbewegung ermöglichendes osmotisches Gefälle, das beim Welken zum Teil noch vergrößert wird. So fand E. Pringsheim in den aussaugenden Teilen meist einen um 10 bis 15% höheren osmotischen Druck als an der Basis.

Der osmotische Gesamtdruck des Zellsaftes wird durch ein mehr oder weniger kompliziertes Stoffgemisch geliefert. In der Wurzel der Zuckerrübe wird ungefähr die Hälfte (oder mehr) der osmotischen Leistung durch Rohrzucker, in der Küchenzwiebel durch Glukose (?) und andere reduzierende Zuckerarten hervorgebracht. Glukose liefert einen Anteil von bis 80% der Turgorkraft bei der Rose, Chlorkalium einen solchen von etwa 54% in den Blattstielen von Gunnera scabra; Kaliumnitrat ist mit 41% im Mark des Sproßgipfels von Helianthus tuberosus, Oxalsäure zu 62% in den Blattstielen von Rheum und in ähnlichem Grade bei Oxalis an der gesamten Turgorkraft beteiligt. In vielen Crussulaceen spielen äpfelsaure Salze eine hervorragende Rolle. In den oben wegen ihrer hohen osmotischen Drucke erwähnten Wüstenpflanzen dürfte vielfach der Speicherung von Kochsalz eine besondere Bedeutung zukommen. Eine einfache Aufnahme der umgebenden Salze verhilft z. B. manchen Bakterien zur Erreichung der in konzentrierten Nährlösungen notwendigen osmotischen Kraft.

Aus dem, was über die Abhängigkeit des osmotischen Druckes vom gelösten Stoff in molekularer Hinsicht oben gesagt wurde, geht hervor, daß von den meisten, in den Pflanzen häufiger vorkommenden löslichen anorganischen und organischen Salzen schon 1 bis 5 prozentige Lösungen zur Herstellung der gewöhnlichen Turgorhöhe genügen, während z. B. vom Rohrzucker schon das drei- bis fünffache erforderlich wäre. Wie Pfeffer zeigte, würde endlich eine Zelle, die eine dickflüssige Lösung von arabischen Gummi oder einer anderen Kolloidsubstanz enthielte, vielleicht nur einen einer 1 prozentigen Kalisalpeterlösung gleichkommenden Turgordruck erreichen.

3. Turgorregulation. Turgorregulation bei wechselnden Bedürfnissen sind in der Pflanze etwas sehr gewöhnliches. Beispiele wurden oben schon mehrfach berührt. So zeigen die erwähnten Wüstenpflanzen sehr deutlich die Erscheinung, daß die Herstellung der für die Wasserversorgung nötigen osmotischen Potentialdifferenz zwischen Zellsaft und Umgebung nach deren jeweiliger Eigenart bei derselben Pflanze verschieden ausfällt. So fand Fitting z. B. für Frankenia thymifolia, wenn sie in trockener Felsen- oder Geröllwüste gewachsen war, einen Grenzwert von meist über 3GM KNO_3, also Drucke von über 100 Atmosphären; in bewässertem Kulturland betrug der Grenzwert dagegen nur 0,8GM KNO_3.

Sehr große und rasche Sprünge bei der Turgorregulation sind bei Schimmelpilzen (Aspergillus niger, Penicillium glaucum) beobachtet worden, wenn sie sich an konzentriertere Nährlösungen anpassen („Anatonose“), wobei übrigens Binnendrucke von bis fast 160 Atmosphären zustande kommen können.

Anaesthetica verhindern die Anatonose bei Schimmelpilzen und bei Hefe, die in ihrem Verlauf auch von anderen Bedingungen, wie Ernährung, Temperatur usw. abhängig ist. Innerhalb weiter Grenzen der Außenkonzentration bleibt bei der Anatonose der genannten Organismen der Quotient von plasmolytischer Grenzkonzentration und Außenkonzentration ziemlich konstant. Er schwankte z. B. bei den Versuchen Swellengrebels mit Hefe nur etwa zwischen 1,5 und 1,9.

Eine entsprechende Senkung des Turgordruckes („Katatonose") erfolgt bei Abnahme der Außenkonzentration, und zwar bei Schimmelpilzen oft schon in wenigen Minuten, wenn die Abnahme plötzlich vor sich geht. Hierbei stellt sich, ebenso wie bei der Anatonose, der Endwert nicht gleich, sondern erst nach einigen Schwankungen, konstant ein. Aeußere Umstände, wie Ernährung, Sauerstoffmangel üben auf die Katatonose der Schimmelpilze übrigens keinen Einfluß aus, Anaesthetica verringern nur die Nachwirkungen. Von Einfluß sind nur die Größe des Sprunges, Temperatur und das Alter der Zellen.

Wenn in einer wachsenden und an Volumen zunehmenden Zelle der Turgor konstant bleibt, so muß dort dauernd eine regulatorisch geleitete Bildung osmotisch wirksamer Stoffe stattfinden. Und wenn, wie Pfeffer fand, bei mechanischer Wachstumshemmung in Maiswurzeln, in Chara, Nitella, Spirogyra, ferner in solchen Halmknoten von Triticum vulgare usw., bei denen die geotropisch induzierte Wachstumsbewegung mechanisch gehemmt wurde, statt der zu erwartenden Turgorschwellung diese konstant bleibt, so muß hier die Bildung osmotischer Substanz sogleich auf Null zurückgehen.

Rasche Aenderungen der Turgorkraft stellen den Mechanismus mancher Reizbewegungen dar. So z. B. bei der schon erwähnten Verkürzung der Cynareen-Staubfäden durch Stoßreize. Hierbei sinkt der Innendruck in jeder der langgestreckten Einzelzellen der Filamente plötzlich, so daß sie sich um 10 bis 30% verkürzen und das überschüssige Wasser an die vorher lufterfüllten Interzellularräume abgeben. Da die elastischen Eigenschaften der Zellwände, wie Pfeffer durch direkte Bestimmung des zu ihrer Dehnung vor und nach der Reizung notwendigen Gewichts nachwies, durch diese nicht verändert werden, muß der Vorgang durch rasche Turgorschwankungen zustande kommen. Ganz entsprechend gestaltet sich die schnelle Krümmung der auch durch Stoß reizbaren Staubfäden von Berberis nach dem Griffel zu, indem hier analoge Vorgänge in den Zellen der Innenseite stattfinden. Aehnliches gilt wohl auch von manchen anderen reizbaren Blütenteilen. Turgorveränderungen vermitteln auch die Bewegungen in den sogenannten Gelenkpolstern vieler Blätter, so bei Leguminosen (u. a. Mimosa), Oxalidaceen usw. Hier ist ein ungleiches Verhalten der antagonistischen Polsterhälften das Wesentliche.

Als äußere Mittel der Pflanze für Regulationen des Turgordruckes kommt zunächst die Anhäufung und Fortschaffung von Assimilationsprodukten in Frage, sodann vor allem chemische Umsetzungen. So wird z. B. durch Inversion von Rohrzucker die osmotische Energie schon um das doppelte, durch Oxydation der so entstehenden Hexosen zu Oxalsäure, Apfelsäure usw. aber auf das sechsfache des ursprünglichen Betrages und durch Bindung von Alkali sogar noch weiter gesteigert; denn der isotonische Koeffizient einer Säure wächst, wie erwähnt, durch Bindung von je einem Atome Alkali um 1, während er durch Bindung von alkalischen Erden unverändert bleibt. Es würde also durch Verdrängung z. B. von K durch Mg eine Herabsetzung des Druckes stattfinden.

Gerade die Bildung organischer Säuren dürfte, da hierbei zugleich Betriebsenergie verfügbar wird, für solche Zwecke häufig herangezogen werden. Umgekehrt können z. B. durch Kondensation einfacherer Zucker in solche von höherem Molekulargewicht oder in Kolloidstoffe bzw. durch Ueberführung in unlösliche Verbindungen usw. Turgorsenkungen erzielt werden. Van Rysselberghe beobachtete z. B. bei Uebertragen von Tradescantiazellen in stark hypotonische Lösungen ein Ausfallen von Calciumoxalatkristallen im Zellsaft, wodurch die für die Hervorbringung des Turgordruckes hier wichtige Oxalsäure osmotisch unwirksam gemacht und eine entsprechende Senkung desselben erreicht würde.

Ueberhaupt muß es für die Lenkung des gesamten Stoffwechsels eine hohe Rolle spielen, welche Folgen sich in osmotischer Beziehung ergeben. Denn aus dem gleichen Ausgangsmaterial können osmotisch hoch- und geringwertige sowie indifferente Stoffe erzeugt werden, die sich in ihrer sonstigen physiologischen Bedeutung wenig unterscheiden. Unter diesem Gesichtspunkt sind namentlich auch Speicherungen zu beurteilen, mögen sie vorübergehender Art (z. B. Bildung von transitorischer Stärke aus Zuckern, Ablagerungen der Assimilate im Chlorenchym) sein oder in besonderen Speicherorganen für längere Zeit stattfinden. In ihnen können unlösliche Körper, wie Stärke, Fett, Oel, Eiweißstoffe ohne Steigerung des osmotischen Druckes angehäuft werden, während durch Zuckerarten ansehnliche Turgorkräfte zustande kommen.

Bei der Stoffwanderung wird es nicht nur Aufgabe der Zelle sein, unlösliche oder nicht diosmierende Stoffe in diosmierende umzuwandeln, sondern zur Lenkung der diosmotischen Bewegungsrichtung sowie zur Unterhaltung des Nachstromes durch geeignete Umsetzungen die nötigen Energiepotentiale, das „osmotische Gefälle", zu schaffen, dabei aber die wegen der Wasserverteilung und anderer wichtiger Momente unerläßliche Turgorregulation nicht zu vernachlässigen

Von Turgorregulationen durch Veränderung der Permeabilität der Plasmahaut wird weiter unten die Rede sein.

4. Die Plasmahaut und ihre Permeabilität. 4a) Allgemeines. Die entscheidende Bedeutung der Plasmahaut dafür, ob ein Stoff aufgenommen wird oder nicht bezw. festgehalten oder abgegeben wird, wurde schon eingangs dargelegt. Es sprechen nun gewichtige Gründe dafür, daß die diosmotischen Eigenschaften der Grenzschichten von denen der übrigen Plasmamasse verschieden sind. Ein direkter Nachweis, daß ein Stoff, der die Plasmahaut nicht zu passieren vermag, sich doch im Plasmainnern ausbreitet, ist zwar noch nicht gelungen. Auf eine derartige Verschiedenheit zwischen Hautschicht und Innenmasse weisen aber manche Erfahrungen hin. So bewahren z. B. nach Pfeffer bei Behandlung mit sehr verdünnter Salzsäure die erstarrenden Plasmahäute zunächst im wesentlichen ihre bisherigen diosmotischen Eigenschaften, lassen z. B. gewisse Farbstoffe nicht durchtreten, die sich indessen sogleich in dem gleichfalls abgestorbenen Innenplasma ausbreiten, sobald sie durch ein Rißchen Eintritt gefunden haben. So ist ferner durch plötzliche Plasmolyse mit 10prozentiger Salpeterlösung in langsam absterbenden Zellen von Spirogyra eine Abtrennung der Vakuolenhaut erreichbar, was ebenfalls auf eine Verschiedenheit zwischen Oberflächenschicht und umschlossenem Plasma schließen läßt.

Bei der Zoosporen- und Gametenbildung mancher Algen kommt es sogar auf natürliche Weise zu einer Isolierung der Vakuolenwand. Trotz dieser Selbständigkeit derselben dürfte die Ansicht von de Vries, wonach die von ihm als „Tonoplast" bezeichnete Vakuolenwand ein Organ sui generis sei, das nur von seinesgleichen durch Teilung abstamme, nicht zutreffend sein.

Vielmehr bildet das Plasma, wie Pfeffer auseinandersetzte, dort, wo es aus irgendwelchen Gründen an die Grenzfläche gelangt, sogleich eine Plasmahaut. Demgemäß bilden durch Zerdrücken von Zellen entstandene Plasmabruchstücke in Wasser, aber nicht in iso- und hypertonischen Lösungen alsbald Vakuolen, und selbst bei rascher Vergrößerung solcher und damit auch der Vakuolenhäute, wird deren Kontinuität, wie aus der Erhaltung der diosmotischen Eigenschaften zu schließen ist, gewahrt. Es dürften also die durch die Oberflächenspannung und vielleicht auch den Kontakt mit der Umwelt rein physikalisch hervorgerufenen Bedingungen direkt die Hautbildung bewirken. Es könnte z. B. durch die Oberflächenspannung eine Ansammlung oder Ausscheidung gewisser Stoffe in der Grenzschicht hervorgerufen werden. die bei deren Rückkehr ins Innenplasma sich wieder verteilen bezw. aufgelöst würden.

Ueber die Oberflächenspannung der Plasmahaut versuchte neuerdings Czapek Anhaltspunkte zu gewinnen. Er fand, daß eine abnorme Durchlässigkeit der Zellen für gewisse leicht nachweisbare Inhaltsstoffe sich zeigt, wenn sie in Außenlösungen übertragen werden, deren Oberflächenspannung etwa 0,685 und weniger der Grenzflächenspannung Wasser-Luft (diese gleich 1 gesetzt) beträgt. Nach dem sogenannten Gibbsschen Theorem sammeln sich nun die „oberflächenaktiven" (d. h. die Oberflächenspannung von Wasser erniedrigenden) Stoffe an der Oberfläche an und zwar werden diejenigen Stoffe, welche die Tension am stärksten erniedrigen, die weniger aktiven verdrängen müssen. Ein Stoff, der bei dem erwähnten Werte der Grenzflächenspannung die abnorme Durchlässigkeit der Plasmahaut zu erzeugen beginnt, wird nach Czapek demgemäß vermutlich die normalen oberflächenaktiven Stoffe derselben verdrängt haben, vermöge einer, wenn auch nur geringen Überlegenheit seiner Oberflächenaktivität. Es würde also, wenn diese Gedankengänge und Voraussetzungen zutreffen, die Oberflächenspannung der Protoplasten höherer Pflanzen in der Nähe des erwähnten relativen Wertes 0,685 zu suchen sein. Für Hefen und gewisse Pilze wurden in derselben Weise noch niedrigere Werte ermittelt.

4b) Permeabilität. Während eine Anzahl von Stoffen, wie Zuckerarten, Salze usw. in schwach hypertonischer Lösung bei vielen Zellen dauernde Plasmolyse hervorrufen, sieht man diese in anderen Fällen allmählich zurückgehen. Sofern die Zeitdauer der Plasmolyse nicht so erheblich war, daß eine Neubildung osmotischer Substanz in der Zelle in Frage kommt, zeigt dieses Verhalten eine Permeabilität der Plasmahaut für den betreffenden Stoff an. Die absolute Größe dieser Permeabilität (β), d. h. das Verhältnis der durch eine Flächeneinheit der Plasmahaut während einer Zeiteinheit diosmierenden Stoffmenge (p) zum Konzentrationsunterschied erhalb und innerhalb der

Zelle $c_1 - c_2$, also $\beta = \frac{p}{c_1 - c_2}$, kann man an solchen Objekten, deren für die Osmose in Frage kommende Oberfläche, wie z. B. bei plasmolysierten Protoplasten von Spirogyra genau genug gemessen werden kann, an seiner Volumvergrößerung direkt bestimmen.

In den anderen Fällen, und genauer als es diese Methode, selbst bei Berücksichtigung des Durchschnittes aus einer größeren Zahl von Zellen, gestattet, führt, wie Lepeschkin und Tröndle zeigten, die Bestimmung einer relativen Größe der Permeabilität mittels der Methode der isotonischen Koeffizienten bezw. der Dissoziationsfaktoren zum Ziel.

Ist C_1 die Konzentration eines plasmolysierenden Stoffes, so läßt sich die isotonische Konzentration C_2 eines anderen Stoffes nach den Angaben von Dieterici über die Dampfspannungen der Lösungen oder nach der Formel von Arrhenius berechnen. Beide haben dann bei Impermeabilität der Plasmahaut den osmotischen Druck P_0[1]) und die molekularen osmotischen Drucke $p_{m1} = \frac{P_0}{C_1}$ und $p_{m2} = \frac{P_0}{C_2}$, woraus $\frac{p_{m1}}{p_{m2}} = \frac{C_2}{C_1}$ folgt; wenn K_1 und K_2 die theoretischen isotonischen Koeffizienten sind, so ist weiter $\frac{C_2}{C_1} = \frac{K_1}{K_2}$ und daher $\frac{p_{m1}}{p_{m2}} = \frac{K_1}{K_2}$. Ist aber die Plasmahaut für beide Stoffe etwas permeabel, so erhalten wir durch plasmolytische Bestimmung andere isotonische Konzentrationen C_1' und C_2', die den gemeinsamen osmotischen Druck P haben. Dann folgt $p_{m1}' = \frac{P}{C_1'}$ und $p_{m2}' = \frac{P}{C_2'}$ und $\frac{p_{m1}'}{p_{m2}'} = \frac{C_2'}{C_1'}$. Und da, analog wie oben, $\frac{C_2'}{C_1'} = \frac{K_1'}{K_2'}$ ist, wo K_1' und K_2' die empirisch gefundenen isotonischen Koeffizienten sind, so folgt auch $\frac{p_{m1}'}{p_{m2}'} = \frac{K_1'}{K_2'}$. Den Betrachtungen Tammanns folgend, drücken wir den relativen Druckverlust, den die Lösungen im Vergleich zu ihrem theoretischen Druck durch die Permeabilität der Plasmahaut erlitten haben, aus durch $p_{m1} - p_{m1}' = \mu_1 p_{m1}$, wo μ_1 eine der Permeabilität proportionale Größe, den „Permeabilitätskoeffizienten" bezeichnet, und wir erhalten $p_{m1}' = p_{m1}(1 - \mu_1)$ und $p_{m2}' = p_{m2}(1 - \mu_2)$. Schließlich ergibt sich: $\frac{K_1(1-\mu_1)}{K_2(1-\mu_2)} = \frac{K_1'}{K_2'}$, und, wenn einer der beiden Stoffe, wie z. B. Rohrzucker, nicht permeiert, also $\mu_1 = 0$ und $K_1 = K_1'$ wird, so haben wir endlich: $\mu_2 = 1 - \frac{K_2'}{K_2}$.

Die Genauigkeit der Methode, die, wie man sieht, nur die Kenntnis des durch Vergleichung mit einem nicht permeierenden Stoff theoretisch berechneten und des auf Grund einer (gewöhnlich etwa 1stündigen) Plasmolyse praktisch gefundenen isotonischen Koeffizienten erfordert, gestattet auch Permeabilitätsänderungen festzustellen, von denen weiter unten die Rede sein wird. Für einen nicht ionisierten Stoff Z' wird der Permeabilitätskoeffizient, wenn er, wie wohl meist, durch Vergleichung mit einem ebenfalls nicht ionisierten anderen Stoff Z (am besten dem sehr schwer oder praktisch gar nicht permeierenden Rohrzucker) gefunden werden soll, natürlich ohne weiteres gleich der Differenz von 1 und dem Quotienten der molekularen Konzentrationen beider Stoffe $\mu = 1 - \frac{C_z}{C_{z1}}$ sein.

In anschaulicher Weise und unmittelbar läßt sich die Aufnahme eines Stoffes an charakteristischen Reaktionen erkennen, die er im Protoplasma oder (meist) im Zellsaft hervorruft. So z. B. kann der Eintritt verdünnter Säuren und Alkalien an Objekten mit natürlich gefärbtem Zellsaft vielfach an Farbenumschlägen erkannt werden. In manchen Pflanzen treten nach Eindringen von Wasserstoffsuperoxyd intracelluläre Oxydationen ein, die sich durch Färbungen oder Entfärbungen kenntlich machen. Ammonkarbonat erzeugt Niederschläge im Zellsaft, desgleichen manche Alkaloide (z. B. Coffein), ferner Antipyrin, Acetamid usw. Die chemische Natur der Niederschläge ist nicht genauer bekannt, in manchen Fällen handelt es sich um gerbsaure Salze der eingedrungenen Stoffe, die aus den in der Vakuole vorhandenen Gerbstoffen entstehen.

Besondere Bedeutung für das Studium der diosmotischen Verhältnisse der pflanzlichen Plasmahaut haben seit Pfeffers Arbeiten endlich die Anilinfarbstoffe erlangt, welche in ähnlicher Weise wie die zuletzt genannten Stoffe von vielen Zellen ohne Schaden und sehr schnell gespeichert, also an Gerbsäure, Phloroglucin und andere noch unbekannte Zellinhaltsstoffe gebunden werden. Hierbei kann ein feiner farbiger Niederschlag, eine tropfige Masse oder eine

[1]) $P_0 = RCT[1 + (n-1)\alpha]$, worin R die Gaskonstante (= 0,0821) c die molekulare Konzentration, T die absolute Temperatur, n die Ionenanzahl und α der Dissoziationsgrad ist. Nach van t' Hoff kann der theoretische osmotische Druck auch ausgedrückt werden durch $P_0 = 4{,}56\ T \log \frac{p}{p_1}$, worin p die Dampfspannung von Wasserbei der Temperatur T und p' die Dampfspannung der Lösung bezeichnet.

nicht diosmierende gelöste farbige Verbindung entstehen. Die Zellen verhalten sich hierbei insofern ungleich gegen die einzelnen Farbstoffe, als manche dieser von nur wenigen bestimmten, andere von zahlreichen und sehr verschiedenartigen Zellen gespeichert werden. Handelte es sich bisher um Reaktionen, die im Zellsaft eintreten, so können in derselben Weise auch intensive Speicherungen gewisser Farbstoffe im lebenden Protoplasma bei Gegenwart geeigneter Stoffe daselbst stattfinden.

Alles dies gilt von den basischen Farbstoffen, bei welchen der Farbstoff das Kation bildet und im elektrischen Potentialgefälle eine Wanderung der Teilchen zur Kathode stattfindet. Aber auch die fast immer elektronegativen sogenannten sauren Farbstoffe, bei denen das Anion den färbenden Bestandteil bildet, werden gespeichert, und zwar wohl noch häufiger und allgemeiner als die basischen. Nur selten und nach langer Zeit gelingt es aber bei jenen wie mit diesen Farbspeicherungen zu erzielen durch bloßes Verweilen der Schnitte, Algenfäden usw. in den Lösungen. Goppelsroeder hatte zuerst ganze Pflanzen oder Sprosse solcher in die Lösungen der Farbstoffe gestellt und hierbei auch ihre Ausbreitung im Gewebe beobachtet. Küster fand, daß hierbei viele Farbstoffe im Zellsaft der an die Gefäße anstoßenden und anderen Zellen gespeichert werden. Da die Geschwindigkeit der Aufnahme, wie Ruhland fand, dieselbe ist, dürfte der Unterschied in der Speicherung basischer und saurer Farbstoffe daher rühren, daß dieselbe bei ersteren durch eine Ionenreaktion, bei letzteren aber durch eine langsame Kolloidreaktion zustande kommt; im letzteren Falle wird daher erst durch die saugende Mitwirkung der Transpiration das Speichern wesentlich beschleunigt.

Direkt sichtbar als Tröpfchen in der Zelle werden die ziemlich leicht permeierenden fetten Oele, speziell Oelsäure.

Viele Stoffe permeieren so rasch, daß sie auch in hohen Konzentrationen für sich allein keine, selbst keine anfängliche Plasmolyse mehr hervorrufen. Um ein Maß für die Permeabilität solcher Körper zu gewinnen, kann man sich oft der Methode der Summation der Partialdrucke bedienen, indem man sie in gemeinsamer Lösung mit einem plasmolysierenden nur schwach hypertonischen anderen Stoff, am besten Rohrzucker, wirken läßt und so einen Aequivalentwert für die an der Hypertonie fehlende Konzentration ermittelt. Dieselbe Methode empfiehlt sich auch für solche Stoffe, die in ihren plasmolytischen Grenzkonzentrationen zu giftig wirken würden oder nur wenig wasserlöslich sind.

Die Richtung der Diosmose ist hierbei natürlich stets durch das osmotische Gefälle bestimmt. Ob übrigens in manchen Fällen eine nur einseitige oder auf eine bestimmte Stelle der Plasmahaut eingeschränkte Permeabilität vorkommt, läßt sich zurzeit nicht sagen. Die hierfür in der Literatur gelegentlich in Anspruch genommenen Tatsachen beweisen nicht, was sie sollen.

Mit Hilfe der zuletzt erwähnten Methoden fand E. Overton für ganze Stoffkategorien charakteristische Abstufungen:

Rasch dringen ein: die einwertigen Alkohole, Aldehyde, Ketone, Aldoxime, Ketoxime, Mono-, Di- und Trihalogenkohlenwasserstoffe, Nitrile und Nitroalkyle, die neutralen Ester der anorganischen und organischen Säuren, viele organische Basen und Säuren.

Langsamer: die zweiwertigen Alkohole, die Amide der einwertigen Säuren.

Noch langsamer: der dreiwertige Alkohol Glycerin und die zwei Amidogruppen führenden Harnstoff und Thioharnstoff.

Sehr langsam: der vierwertige Alkohol Erythrit.

Kaum merklich bis gar nicht: die sechswertigen Alkohole, die Hexosen, Aminosäuren und viele Neutralsalze der organischen Säuren und Basen, namentlich die Säuren mit kurzer Kohlenstoffkette.

Von anorganischen Verbindungen dringen u. a. ein: Kohlensäure, Ammoniak, Wasserstoffsuperoxyd; dagegen nicht: die meisten anorganischen Elektrolyte (?).

4c) Die Lipoidtheorie von Overton. Die so empirisch ermittelten Tatsachen haben eine Reihe von Versuchen zur Folge gehabt, aus der Permeabilität Rückschlüsse auf den der direkten Beobachtung nicht zugänglichen Bau und die chemische Beschaffenheit der Plasmahaut zu machen. Die Erklärungsversuche bewegen sich heute meist im Rahmen der Anschauung, daß die Durchlässigkeit für gewisse Stoffe auf deren Löslichkeit in der Substanz der Plasmahaut beruht.

Der Physiker Quincke (1888) schrieb dem Plasma eine es peripher umkleidende „Oelhaut“ zu, um seine diosmotischen Eigenschaften zu erklären, indem er allerdings zunächst dessen Bewegungen im Auge hatte, ausgehend von seinen Studien über periodische Ausbreitung an Flüssigkeitsoberflächen und dadurch hervorgerufene Bewegungserscheinungen.

Overton schloß ähnlich aus seinen oben angeführten Untersuchungen, daß das diosmotische Verhalten der Plasmahaut erklärt werden könne durch die Annahme, daß sie aus einer fettartigen („lipoiden“) Substanz bestehe. Die Stoffe würden demnach hauptsächlich nach Maßgabe ihrer re-

lativen Löslichkeit in Lipoiden eindringen. Letztere wird durch den sogenannten Verteilungsquotienten definiert, das Verhältnis der Konzentrationen, mit denen sich der Stoff auf zwei Lösungsmittel, hier Wasser und Lipoid, verteilt. Die Diosmose würde also um so langsamer erfolgen, je kleiner der Verteilungsquotient Lipoid: Wasser ist. Unter diesen Lipoiden würden nach Overton und anderen sehr wahrscheinlich die in der Zelle allgemein verbreiteten Stoffe Lecithin und Cholesterin in Frage kommen.

4d) Kritik der Lipoidtheorie. Eine eingehende kritische Betrachtung wäre an dieser Stelle zwar nicht geboten, doch kann noch weniger ganz auf eine solche verzichtet werden angesichts der führenden Stellung, welche die Theorie, wenigstens in der Tierphysiologie, heute meist noch einnimmt, und angesichts der besonderen Eignung pflanzlicher Zellen für diosmotische Studien.

Daß die Plasmahaut nicht allseitig von einem in Wasser ganz unlöslichen Stoff wie Cholesterin umkleidet sein kann, folgt schon aus ihrer leichten Durchlässigkeit für Wasser. Ebensowenig kann das leicht quellbare Lecithin in Frage kommen, da es im gequollenen Zustand ebenso für wasser- wie für fettlösliche Stoffe permeabel wird. Diesen Schwierigkeiten sucht die von Nathansohn entwickelte Hypothese zu entgehen, nach der die Plasmahaut aus mosaikartig aneinandergrenzenden protoplasmatischen Bausteinen und in Wasser unquellbaren Cholesterinteilchen besteht, so daß die nur wasser- und nicht lipoidlöslichen Stoffe lediglich durch die lebenden Teilchen, regulatorisch von ihnen beeinflußt diosmieren könnten bezw. von ihnen nicht durchgelassen würden, während lipoidlösliche Körper unter allen Umständen, lediglich nach Maßgabe ihres Verteilungskoeffizienten Lipoid: Wasser, aufgenommen würden. Aber auch diese Hypothese hat nicht allen experimentellen und kritischen Einwänden Stich halten können.

Denn lediglich in diesen Lipoidteilchen müßte bei der Narkose, entsprechend dem Teilungskoeffizienten, eine Ansammlung des Anästhetikums stattfinden, so daß z. B. Salpeter und Zucker, obwohl in Aether, Chloroform usw. so gut wie unlöslich, durch die lebenden Mosaikteilchen der Haut narkotisierter Zellen mit normaler Geschwindigkeit diosmieren müßten. Lepeschkin fand aber bei Bestimmung der Permeabilitätsfaktoren beider Stoffe an narkotisierten Zellen wesentlich geringere Werte als an normalen und folgert, daß eine der Mosaiktheorie widersprechende allgemeine Ansammlung des Aethers usw. in der Plasmahaut (richtiger wohl im gesamten Plasma) stattgefunden haben müsse.

Weit wichtiger für die Widerlegung der Lipoidtheorie ist das diosmotische Verhalten der Anilinfarbstoffe geworden, in welchem Overton und seine Anhänger (Höber u. a.) gerade eine Hauptstütze erblickt hatten; denn, wie Overton feststellte, von pflanzlichen Zellen, die in Farblösungen getaucht werden, werden nur die lipoidlöslichen basischen Farbstoffe, im allgemeinen aber nicht die lipoidunlöslichen Säuren aufgenommen. Eine eingehende Prüfung des Satzes durch Ruhland ergab aber folgende Widersprüche zur Theorie:

Unlöslich in Lipoiden (Lösung von Cholesterin in Terpentinöl, Xylol usw.) sind folgende basische Farbstoffe, die gleichwohl mit großer Geschwindigkeit in Pflanzenzellen aufgenommen werden. Azophosphin GO, Thionin, Methylengrün, Methylgrün-Kristalle I, Malachitgrün, Neublau R, Bismarckbraun und eine große Reihe von sauren Farbstoffen (z. B. Cyanol, Erioglaucin, Säuregrün, Fuchsin S, Lichtgrün, Orange G, Naphtolgrün und viele andere).

Sehr leicht lipoidlöslich und nicht aufnehmbar: die basischen Basler-Blau BB, Basler Blau R, Nachtblau, Viktoriablau 4R, Viktoriablau B, ferner die sauren Gallaminblau, Cyanosin, Tuchrot 3 GA, Echtrot A.

Sehr leicht lipoidlöslich und schwer aufnehmbar: Rhodamin G, Erythrosin und Rose bengale.

Außer diesen Tatsachen muß als entscheidendes Argument gegen die Theorie auch folgendes angesehen werden. Wären Lipoide mit dem ihnen von Overton zugeschriebenen Lösungsvermögen in der Plasmahaut vorhanden, so müßten sie unbedingt die sie durchwandernden sehr stark lipoidlöslichen Farbstoffe gemäß dem Verteilungskoeffizienten speichern und so in den großen Pflanzenzellen in ihrer Gesamtheit direkt sichtbar werden. Das ist aber niemals der Fall, auch solche Zellen, deren lebendes Plasma den Farbstoff speichert, zeigen weder mikroskopisch noch ultramikroskopisch in der Plasmahaut eine entsprechende Färbung.

Auch die augenblickliche Aufnahme der lipoidunlöslichen starken Mineralsäuren in Pflanzenzellen und der starken anorganischen Basen u. a. widerspricht durchaus der Lipoidtheorie. Sehr bemerkenswert ist auch die Tatsache, daß sich Hefezellen nach Swellengrebel mit dem sehr stark lipoidlöslichen Chloralhydrat dauernd plasmolysieren lassen, welches nicht intrameiert und hier nicht anästhetisch wirkt.

4e) Die Plasmahaut als Ultrafilter. Diese Lehre will lediglich das diosmotische Verhalten der Plasmahaut gegen Kolloide erklären. Höber hatte für Tierzellen gezeigt, daß die wenigen, nicht aufnehmbaren

Säurefarbstoffe leicht mit Elektrolyten fällbar, also suspensionskolloid sind, und Küster hatte darauf hingewiesen, daß die in Pflanzenzellen eindringenden Säurefarbstoffe im allgemeinen zu den durch Pergamentpapier leichter diffusiblen gehören. Ruhland fand nun, daß weder die Diffusibilität durch Pergament noch die Elektrolytfällbarkeit, ebensowenig das Molekulargewicht und die Zahl der Benzolkerne ein genaues Maß für das vitale Verhalten der Farbstoffe abgeben, sondern ihre Ausbreitung in Gelen (z. B. 20% Gelatine), mithin also die Teilchengröße ihrer Sole. Diese Beziehung erwies sich als durchgängig gültig, und zwar in allen Abstufungen, so daß also in Gelen leicht bewegliche Farbstoffe rasch, minder bewegliche schwer, und noch schwerer oder gar nicht bewegliche überhaupt nicht permeieren. Sie gilt gleichermaßen für negativ (saure) wie für positiv (basische) geladene Farbstoffe und zwar ist es nicht, wie u. a. Lepeschkin vermutet hatte, die Zellulosehaut der Zellen, sondern, wie Ruhland zeigte, die viel engporigere Plasmahaut, welche die Rolle des Filtergels spielt, und den gröber dispersen Solen den Eintritt verwehrt. Sie übt demnach die Funktion eines Ultrafilters im Sinne Bechholds aus.

Auch die zelleigenen Kolloide fügen sich, soweit bisher bekannt, der Regel; so permeieren nicht und sind sehr schwer oder nicht geldiffusibel Inulin, Gerbstoffe, Anthocyan, Glykogen usw., während Alkaloide geldiffusible Enzyme, wie Diastase (Sekretions- und Translokationsdiastase), Invertase, Rhamnase, Oxydase, Protease permeieren. Allerdings kommt hier der anfängliche Import sehr rasch durch Adsorption und Verstopfung der Filterporen zum Stillstand.

Alle an Farbstoffversuchen gegen die Lipoidtheorie zutage tretenden Widersprüche werden durch die Ultrafiltertheorie erklärt; bei der Kolloidaufnahme handelt es sich also gar nicht um ein Löslichkeitsphänomen.

Bemerkenswert ist noch, daß, soweit sich aus den bisherigen Untersuchungen Schlüsse ziehen lassen, die tierischen Plasmahäute aus weitporigeren Gelen zu bestehen scheinen. Alle bisher geprüften basischen Farbstoffe werden von ihnen aufgenommen, die gröber dispersen sehr merklich schwerer, und von den sauren Farbstoffen bleiben nur die gröbsten Suspensoide vom Import ausgeschlossen.

4f) Die Haftdrucktheorie von J. Traube. Nach der Haftdrucktheorie, welche nicht bloß die vitale Stoffaufnahme, sondern alle diosmotischen Erscheinungen erklären will, soll es sich überall um kapillarchemische Vorgänge handeln, und die Geschwindigkeit der Diosmose um so größer sein, je „kapillaraktiver" ein Stoff ist, d. h. je mehr er die Oberflächenspannung des Wassers gegen Luft verkleinert. Solche Stoffe sammeln sich nach dem Gibbsschen Theorem in der Oberfläche der Lösung an, haben also das „Bestreben", diese zu verlassen, welche demnach, wie Traube es ausdrückt, einen geringen „Haftdruck". Diosmose soll danach also durch eine Membran in der Richtung des größeren Haftdrucks und mit einer der Haftdruckdifferenz der beiderseitigen Lösungen proportionalen Geschwindigkeit erfolgen.

Die Theorie befindet sich mit sehr vielen tierphysiologischen Erfahrungen im Einklang, mit anderen allerdings nicht. So werden z. B. die Kapillarinaktiven Weinsäure und Oxalsäure von tierischen und pflanzlichen Zellen leicht und rasch aufgenommen.

Da die Theorie in dieser allgemeinen Fassung auch die abweichende Individualität der verschiedenen Membranen ignoriert, auf die es, wie allein schon der Vergleich zwischen lebenden und toten Zellen lehrt, sehr ankommt, modifizierte Traube sie dahin, daß nun die Richtung und Geschwindigkeit der Osmose nicht nur abhängig vom „Haftdruck" der gelösten Stoffe in ihrem flüssigen Lösungsmittel sein sollte, sondern auch vom Haftdruck in der Substanz der Membran.

Ob mit diesem Begriff etwas anzufangen ist, und ob nunmehr nicht, wie Höber meint, alles bei Traube auf dasselbe hinausläuft, wie in der Nernstschen Theorie, nämlich, daß es auf die „spezielle Lösungsaffinität" der Membran ankommt, muß die Zukunft lehren.

Von den echt gelösten Stoffen wissen wir jedenfalls bisher nicht, welche physikalischen Eigenschaften es bedingen, daß eine gewisse Gruppe stets geschwind, eine andere dagegen regelmäßig langsamer oder kaum merklich permeiert. Vielleicht ist es aussichtslos, nur nach einem Erklärungsprinzip wie Löslichkeit, Haftdruck zu suchen und ein ganzer Komplex von Eigenschaften könnte in Frage kommen. Daß physiologisch so wichtige Kategorien, wie Zucker, Aminosäuren, anorganische Salze allgemein schwer permeieren, mag übrigens für die Zelle u. a. auch den Sinn haben, ihr eine möglichst weitgehende regulatorische Beeinflussung über sie bei Aufnahme und Abgabe zu sichern.

4g) Die Eiweißnatur der Plasmahaut. Wenn die Lipoidtheorie abgelehnt werden muß, so bleibt damit natürlich das weit verbreitete Vorkommen von Lecithin und Cholesterin im pflanzlichen Plasma unbestritten, freilich werden beide wie Palladin und Lepeschkin wohl mit Recht annehmen, an Proteine chemisch überall gebunden sein und damit auch ein

anderes Lösungsvermögen haben. Für die Plasmahaut weisen jedenfalls alle Erfahrungen wie für das übrige Plasma auf eine Eiweißnatur. So bewirken Säuren in nicht tödlicher Konzentration eine Erstarrung, die keine Plasmolyse mehr ermöglicht und offenbar einer Koagulation entspricht. Aluminiumsalze wirken ähnlich, später, bei genügender Konzentration wieder auflockernd, ein Verhalten, das sehr an die ebenfalls zwei Phasen durchlaufende Wirkung mancher Salze auf Eiweiß erinnert. Durch Gegenwart von Zucker, Glyzerin, Harnstoff und anderer Nichtelektrolyte wird, wie z. B. auch die Elektrolytfällung von Gelatine so auch die erwähnte Wirkung auf die Plasmahaut gehemmt (Szücs). Auch die hohe Empfindlichkeit gegen Schwermetall- (z. B. Hg-, Cu-, Pt- usw.) Salze, teilt die Plasmahaut, wie schon lange bekannt, mit den Eiweißkörpern. Es dürfte aber fraglich sein, ob die Uebereinstimmung so weit geht wie neuerdings Lepeschkin aus Versuchen über die zur irreversiblen Koagulation erforderliche Temperatur, Konzentration von H-Ionen, von Alkoholen, Azeton, Aethyl-Aldehyd usw. folgerte, da in allen diesen Fällen auch eine Einwirkung auf das übrige Plasma stattgefunden hat, und durch dessen Tod die an der Exosmose der Zellinhaltsstoffe kenntliche Gerinnung der Plasmahaut hierbei nur mittelbar veranlaßt worden sein könnte.

Auf jeden Fall müssen die Bausteine der Plasmahaut sehr dicht gelagert sein, was unmittelbar aus der Tatsache zu folgern ist, daß sie Wasser sehr leicht, dagegen viele echt gelöste Stoffe schwer oder gar nicht passieren läßt. Sie stellt also ein viel wasserärmeres Gel dar als das übrige Plasma und enthält offenbar nur wenig Imbilitionswasser, vielleicht sogar nur Quellungswasser im Sinne Nägelis, d. h. solches, das im molekularen Wirkungsbereich der Bausteine der Haut festgelegt ist.

4h) Spezielles über Salzaufnahme. An die Eiweißnatur der Plasmahaut knüpft sich die öfters geäußerte Vorstellung, daß manche gelöste Stoffe, wie namentlich Salze, durch Vermittelung einer chemischen Reaktion, also unter aktiver Mitwirkung des Plasmas, in die Zelle aufgenommen werden könnten, so daß die Plasmahaut die Jonen bis zu einem gewissen Gleichgewichtszustand binden würde und diese dann auf der anderen Seite durch die Reversibilität des Vorganges weiterbefördert würden. Für diese Hypothese ist neuerdings (Szücs) die Tatsache ins Treffen geführt worden, daß in Gemischen die einzelnen Bestandteile, namentlich Salze, sich gegenseitig vielfach am Eindringen in die Zelle hemmen (Osterhout, Szücs), eine Tatsache, auf die die günstigere Wirkung der Salzgemische auf die Zelle und namentlich der sogenannten „physiologisch balanzierten Lösungen“ gegenüber deren einzelnen Bestandteilen zurückzuführen sein dürfte. Diese gegenseitige Hemmung könnte so zustande kommen, daß jedes solcher Salze für den Transport seiner Ionen einen Teil der gleichen Radikale der Plasmahaut in Anspruch nehmen würde, ähnlich wie sich eine Base zwischen zwei konkurrierenden Säuren nach Maßgabe ihrer relativen Affinität verteilt. Ebensogut können aber auch physikalische Einwirkungen auf die Plasmahautkolloide (z. B. Dispersionsverminderung) vorliegen, wofür die Tatsache spricht, daß Salze (und noch mehr Zuckerarten, Mannit usw.) auch die Permeabilität für Wasser herabsetzen können; dies zeigt sich bei der „Deplasmolyse“, d. h. beim Zurückgehen der durch die genannten Stoffe erzeugten Plasmolyse infolge Uebertragens der Objekte in reines Wasser.

Nach derartigen Erfahrungen muß übrigens auch unter normalen Verhältnissen die Zusammensetzung der die Zellen umspülenden Lösung von wesentlicher Bedeutung für die Durchlässigkeit der Zelle sein, und danach dürfte auch an einer gewissen diosmotischen Verschiedenheit der äußeren Plasmahaut und der Vakuolenhaut nicht zu zweifeln sein.

Eine Erwähnung erfordert auch die Hypothese der sogenannten Ionenpermeabilität, nach der aus Elektrolytlösungen unter Umständen nur oder vorzugsweise bestimmte Ionen von der Zelle aufgenommen werden und zwar im Austausch gegen gleichgeladene Ionen des Zellinhalts. Dem Uebertritt nur einer Ionensorte in die Membran, wo der Austausch stattfinden müßte, und der damit verbundenen Scheidung der Elektrizitäten, würden die elektrostatischen Kräfte entgegenstehen, deren Ueberwindung bis zu einem gewissen Gleichgewichtszustand nach einer Annahme Ostwalds dem Diffusionsbestreben (osmotischen Druck) der permeierenden Ionenart möglich sein sollte. Ein derartiges Uebertreten nur einer Ionenart eines Elektrolyten von einem Lösungsmittel (Wasser) in ein anderes (Membran) ist indessen bisher für keinen Fall nachgewiesen.

Bei Versuchen mit künstlichen semipermeablen Membranen (Walden, Tammann) zeigte sich denn auch, daß die Diosmose der Elektrolyte nicht in diesem Sinne durch die Ionen bedingt ist. So findet u. a., wenn durch die Membran die Lösungen zweier verschiedener, nicht permeierender binärer Elektrolyte voneinander geschieden sind, welche je ein in anderer Bindung permeierendes Ion enthalten, kein Austausch der entsprechenden Ionen durch die Membran hindurch statt.

Nichtsdestoweniger ist den Zellen, speziell den die Bodenlösung aufnehmenden Wurzelzellen öfter die Fägigkeit der Ionenauslese durch Austausch also unter Erhaltung des elektrochemischen Gleichgewichts zugeschrieben worden, und zwar auf Grund der Beobachtung, daß aus Nährlösungen die Ionen eines Salzes nicht in einem äquivalenten Verhältnis, sondern entweder die Kationen oder die Anionen in relativ größerer Menge absorbiert werden. Das gleichzeitige Hinausdiffundieren zum Teil ansehnlicher Stoffmengen aus den Versuchsobjekten läßt aber in solchen Fällen auf Giftwirkungen der Salze und sekundäre chemische Umsetzungen in der Außenlösung und innerhalb der Zellen schließen. Sodann ist hierbei die Mitwirkung absterbender und abgestorbener Zellen, der aus dem Imbibitionswasser der Membranen ausgelaugten Stoffe, von Mikroorganismen usw. nicht genügend beachtet worden. Aus gleichem Grunde sind auch die zahlreichen Angaben der Agrikulturchemiker über „physiologisch saure" und „physiologisch alkalische Salze, aus denen man zum Teil ebenfalls Ionenpermeabilität hat folgern wollen, nicht physiologisch einwandsfrei. Die Tatsache, daß eine Nährlösung nach einer gewissen Zeit stärker sauer oder alkalisch wird, kann durch entsprechende Sekretionen veranlaßt sein oder kann bei Anwesenheit hydrolytisch dissoziierter Körper wie der Ammoniumsalze, Phosphate, Karbonate usw., natürlich auch durch stärkere Aufnahme eines Hydrolyseproduktes ohne Ionenaustausch (im obigen Sinne) zustandekommen.

Im allgemeinen ist es, wie erwähnt, bemerkenswert, daß gerade für die anorganischen Salze, als wichtige Nährstoffe, so geringe Permeabilität besteht, so daß Plasmolysen in den betreffenden Lösungen unter Umständen tagelang oder dauernd erhalten bleiben. Allerdings ist die Durchlässigkeit für Salze früher wohl vielfach noch unterschätzt worden. Immerhin ist festgestellt, daß Salpeter und andere Salze z. B. in Spirogyrazellen und Epidermiszellen von Tradescantia in wenigen Minuten so eindringen, daß sie dort mikrochemisch nachweisbar werden (von Rays selberghe, Janse). Chlornatrium dringt in Blattzellen von Buxus und Tilia ein (Tröndle). Wurzelspitzen von Vicia Faba zeigten sich wenig permeabel für Chlornatrium und Magnesiumsulfat, ziemlich dagegen für Kalisalpeter, Chlorkalium usw. (Lundegardt). In Hefezellen dringen nach Swellengrebel Natriumphosphat und Natriumthiosulfat ein wenig, gelbes und rotes Blutlaugensalz aber leicht ein. Ziemlich abweichende Verhältnisse bestehen, bei manchen niederen Pflanzen, z. B. bei Myxomyceten und wie A. Fischer zeigte, bei den Bakterien. Er fand eine ganze Gruppe von diesen, so Bacillus Anthracis, subtilis, proteus usw., mit den geprüften Salzen (Natriumchlorid, Kalisalpeter und Ammoniumchlorid, übrigens auch mit Rohrzucker) unplasmolysierbar und leicht permeabel, während eine andere Gruppe, zu der u. a. Vibrio cholerae, Spirillum undula, Bacillus prodigiosus gehörten, mit denselben Stoffen eine deutliche, aber meist schnell zurückgehende Plasmolyse ergab. Also auch diese Gruppe würde wohl erheblich permeabler sein als die Zellen anderer Pflanzen.

4i) Andere schwer permeierende Stoffe. Auch für die physiologisch so wichtigen Zuckerarten ist die Permeabilität fast aller Pflanzenzellen außerordentlich gering, meist wohl noch geringer als für Salze, so daß sie in den meisten Fällen selbst mit der empfindlichen plasmolytischen Methode nicht nachweisbar ist, und zwar gilt dies für Rohrzucker, soweit bisher bekannt, in noch höherem Maße als für Monosacchoride. Daß aber in solchen Fällen die Impermeabilität keine absolute zu sein braucht, zeigt z. B. die Tatsache, daß es gelingt, in entstärkten Blättern usw. durch Kultur in den betreffenden Lösungen bei Lichtabschluß erneute Stärkebildung hervorzurufen (A. Meyer). Uebrigens sind auch hier die Verhältnisse nicht bei allen Arten gleich, so dringt z. B. Laktose, vielleicht auch Rohrzucker, Glukose usw. in Hefezellen leicht ein.

Auf der anderen Seite dürfte aber völlige Impermeabilität für gewisse Stoffe, z. B. Turgor- und gelöste Reservestoffe die Regel sein, da diese sonst aus Algen oder anderen Wasserpflanzen durch das umspülende Wasser und auch aus Landpflanzen durch den nassen Erdboden allmählich entzogen werden müßten. Freilich hat man neuerdings in Nährlösungen eine Zuckerabgabe durch Wurzeln mehrfach beobachtet, aber es dürfte noch dahinstehen, ob hier wirklich nur gesunde Zellen und ganz normale Verhältnisse vorlagen.

Ob und inwieweit die zur Reizleitung zwischen den einzelnen lebenden Zellen bestehenden, die Zellhaut durchsetzenden feinen Plasmaverbindungen als Diffusionsbahnen in Frage kommen, die den Vorteil einer Umgehung der semipermeablen Plasmahaut bieten würden, ist noch nicht entschieden und ohne Kenntnis der diosmotischen Eigenschaften dieser Plasmafäden nicht entscheidbar. Reizstoffe werden vermutlich diesen Weg nehmen, und in den Siebröhren, deren Verbindungskanäle übrigens weiter sind, findet offenbar ein derartiger Transport schwer diosmierender und ungelöster Stoffe statt. Für die übrigen Zellen ist eine solche Annahme indessen, wie hier nicht näher ausge-

führt werden kann, unnötig und ist auch schon mit der auf Grund der Semipermeabilität der Plasmahaut vielfach bestehenden dauernden stofflichen Verschiedenheiten des Inhalts benachbarter Zellen nicht recht zu vereinen.

4k) Exosmose. Für die normale Exosmose von Stoffen, von der an dieser Stelle natürlich nur in Kürze die mechanische Seite betrachtet werden kann, ist die regulatorischen Einflüssen unterworfene Durchlässigkeit des Plasmas maßgebend. So werden z. B. bei Pilzen, Bakterien usw. eine große Zahl gelöster Stoffwechselprodukte an das Medium abgegeben. Hierher gehört auch die Sekretion von Enzymen durch Drüsenorgane u. a. (z. B. im Schildchen der Gramineensamen, Digestionsdrüsen bei Insektivoren usf.), die Abgabe von Zucker durch die Nektarien, von Salzen bei gewissen Halophyten usw. In den letztgenannten Fällen, wo die betreffenden Stoffe zunächst wohl in einer dem Zellsaft entsprechenden oder schwächeren Konzentration abgeschieden, bald aber durch Verdunstung eingeengt werden, muß wohl, damit ein Wiederaufsaugen durch die Drüsenzellen vermieden wird, eine entsprechende nachträgliche Permeabilitätsänderung derselben oder eine extrazelluläre chemische Umsetzung der abgeschiedenen Stoffe oder dgl. stattfinden; besser muß man wohl, wie in tierischen Drüsen, osmotische Arbeit, die dem natürlichen osmotischen Gefälle entgegenarbeitet, annehmen.

Wenn öfter eine Hemmung der Abgabe von Stoffen wie Zuckern aus Reservestoffbehältern usw. an umspülendes Wasser durch darin enthaltene Salze festgestellt wurde, so steht diese Beobachtung in Einklang mit der oben erwähnten Herabminderung der Permeabilität durch Salze. Es ist aber zu beachten, daß Salze, wenn sie nicht in geeigneter Konzentration und Mischung („balancierte Lösungen“) geboten werden, sehr schnell giftig wirken, so daß dann im Gegenteil eine erhöhte Durchlässigkeit eintritt. Uebrigens ist die Wirkungsweise der Salze bei der Exosmose noch keineswegs befriedigend geklärt, so daß sich ein näheres Eingehen darauf hier verbietet.

Was die bei Pflanzen so häufige Abscheidung von flüssigem Wasser anbelangt, so kann sie verschiedene Ursachen haben. In den Nektarien z. B. bewirkt der extrazellulär vorhandene Zucker eine osmotische Saugung. Eine derartige plasmolytische Wassersekretion wird in anderen Fällen durch Salze bewirkt. Findet die Wasserabscheidung unabhängig von außerhalb der Zelle gelösten Stoffen statt, so ist die Ursache innerhalb der Zelle zu suchen; mit Pfeffer sprechen wir dann von einer aktiven oder Drucksekretion. Letztere ist offenbar die Ursache des sogenannten „Blutens“ verletzter Organe, der Tropfenausscheidung aus Wasserspalten usf.

Eine erhebliche Schwierigkeit bietet die Erklärung der Tatsache der einseitigen aktiven Wasserauspressung aus der Zelle, wie sie in Wasserdrüsen und auch bei der Wasserabgabe der Wurzelparenchymzellen an die Gefäßbahnen usw. stattfindet. Pfeffer hat mit der Möglichkeit gerechnet, daß an der Seite der Auspressung eine niedrigere Zellsaftkonzentration als an der des Einstroms vorhanden sein und durch Energieaufwand seitens des Plasmas aufrechterhalten werden möchte. Da nach den Gesetzen der Hydrostatik der osmotische Druck sich nach der Seite des geringeren Druckes fortpflanzen müßte, würde dort das Wasser unter einem Druck, der die Differenz zwischen dem größeren und dem kleineren Druck betragen würde, ausgepreßt werden. Daß durch Sauerstoffentzug und Narkose die Ausscheidung sogleich unterbunden wird, würde mit der Annahme der erwähnten Plasmatätigkeit in Einklang stehen. Für gewisse einzellige Pflanzen (Pilobulus, Mucor, Phycomyces, Vaucheria und Trichome von Farnen usw.) kam indessen Lepeschkin zu dem Resultat, daß eine größere Permeabilität der Plasmahaut der sezernierenden Zelle auf der Wasserausscheidungsseite im Vergleich zur aufsaugenden der Mechanik des Vorganges zugrunde liegen müsse, eine Möglichkeit, die auch bereits von Pfeffer erörtert worden war.

4l) Regulatorische Permeabilitätsänderungen. Schon bei Besprechung des Turgordruckes wurde auf die Abhängigkeit desselben von regulatorischen Einflüssen, wie sie die vielfach wechselnden inneren und äußeren Lebensbedingungen erfordern, hingewiesen und die wichtigsten Beispiele hierfür erwähnt. Soweit die zweckmäßig gelenkten Aenderungen des Druckes allein durch chemische Umsetzungen der osmotischen Inhaltsstoffe zustande kommen, sei es, daß die Zahl der Ionen und gelösten Moleküle hierbei lediglich verändert wird bezw. unlösliche Stoffe entstehen oder daß permeierende Stoffe gebildet werden, betreffen diese regulatorischen Vorgänge nicht unmittelbar die Plasmahaut. Es ist aber klar, daß auch ohne solche Umsetzungen allein durch eine entsprechend gelenkte Aenderung der diosmotischen Eigenschaften der Plasmahaut Aenderungen des Turgordruckes erzielt werden können.

Solche Aenderungen der Permeabilität der Plasmahaut, deren Teilchen offenbar leicht verschieblich und ins Innere des Protoplasmas zurückführbar sind, auch vielleicht

irgendwelche chemischen und physikalischen Veränderungen erleiden, spielen im Lebensgetriebe ohne Zweifel eine große Rolle, die im einzelnen meist noch nicht näher präzisierbar ist.

Bei den photonastischen Variationsbewegungen, die wie erwähnt durch Aenderungen des Turgordruckes zustande kommen, hat Lepeschkin die Mitwirkung von Permeabilitätsänderungen der Plasmahaut nachgewiesen, die unter dem Einfluß des Beleuchtungswechsels erfolgen. Verdunkelung ruft eine Permeabilitätsverminderung und infolgedessen auch eine Turgordruckzunahme hervor, beim Erhellen findet eine Zunahme der Durchlässigkeit statt. Diese Aenderungen unter dem Einfluß des Beleuchtungswechsels erfolgen in beiden Gelenkhälften (der oberen wie der unteren) gleichsinnig, aber in ungleichem Maß und haben eine entsprechende Wasserausstoßung in der permeableren und eine Aufsaugung desselben in der minder permeablen Hälfte zur Folge. Die Permeabilität ist im Licht in der oberen Hälfte der Gelenkpolster etwas höher als in der unteren, die Abnahme derselben bei Verdunkelung ebenfalls oben stärker als unten. Diese Resultate wurden durch Wägung der mit dem ausgestoßenen Wasser exosmierten Stoffe und mit Hilfe der oben beschriebenen Methode der isotonischen Koeffizienten an Phaseolus multiflorus, Desmodium gyrans und Mimosa pudica erhalten.

Daß ganz analoge Permeabilitätsänderungen durch Beleuchtungswechsel auch z. B. in der Epidermis von Tradescantia und bei Spirogyra erfolgen, stellte ebenfalls Lepeschkin auf dieselbe Weise fest. Von Tröndle wurden dann in den Assimilationszellen verschiedener Laubblätter dieselben Vorgänge aufgedeckt. Er zeigte, daß diese Permeabilitätsänderungen für Salze, wie NaCl, unter dem Einfluß des Lichts als typische Reizreaktionen erfolgen, z. B. bleiben sie im narkotisierten Zustand aus. Unter den natürlichen Vegetationsbedingungen folgt die Permeabilität der Beleuchtung und ist an sonnigen Tagen höher als an trüben, am Tage höher als nachts. Für Zuckerarten, die übrigens an sich schon wesentlich schwerer permeieren als Salze, scheinen diese Beziehungen kaum zu gelten.

Ob das Ansteigen der Permeabilität der Plasmahaut mit der Temperatur ein rein physikalischer, z. B. der Erhöhung der Wasserdurchlässigkeit von Ferrocyankupfermembranen unter denselben Verhältnissen entsprechender Vorgang oder eine Reizbeantwortung darstellt, ist noch nicht entschieden. Nach von Rysselberghe verhält sich die Permeabilität für Wasser, KNO_3, Glyzerin und Harnstoff:

bei	0°	6°	12°	16°	20°	25°	30°
wie	1 :	2 :	4,5 :	6 :	7 :	7,5 :	8

In vielen Fällen muß übrigens eine regulatorische Aenderung der Permeabilität angenommen werden, wo unsere Methoden nicht fein genug sind, sie unmittelbar zu demonstrieren und zu messen. Wenn z. B. in der Wurzel der Zuckerrübe während der ersten Vegetationsperiode fortgesetzte Bildung von Rohrzucker aus dorthin geleitetem Invertzucker (Ruhland) stattfindet, so könnte eine solche lokalisierte Speicherung nicht vor sich gehen, ohne daß nach dem an Rohrzucker armen Laube hin eine für ihn impermeable Grenzzone existiert; diese muß ihre Impermeabilität für Rohrzucker aber zu Beginn des zweiten Vegetationsjahres notwendig aufgeben, da, wie sichergestellt ist, dann in die jungen Lauborgane und vor allem in die Infloreszenzachsen ein Rohrzuckerstrom aus dem Speichergewebe aufsteigt. Auch hier werden Reizwirkungen im Spiel sein.

In diesem Zusammenhang ist auch noch die wenig erforschte von Schütt als „Reizplasmolyse" bezeichnete Erscheinung zu erwähnen. Werden gewisse marine Diatomeen mechanisch (durch Berührung), durch Licht, eventuell auch chemisch gereizt, so löst sich das Protoplasma von der Wandung ab und zieht sich wie in einer stark hypertonischen Lösung zusammen. Die osmotische Energie geht hier durch chemische Umsetzung oder Exosmose so weit zurück, daß entweder das umspülende Meerwasser auf plasmolytischem Wege oder aber der bisher überkompensiert gewesene Zentraldruck des Protoplasmas die Erscheinung hervorruft.

4m) Wahlvermögen und Diosmose. Nach dem bisher Gesagten versteht es sich von selbst, daß die Zelle die Stoffe nicht wahllos in der an ihrem jeweiligen Standort zufällig gebotenen Konzentration und Mischung aufnimmt. Vergleichende Analysen der Asche von Pflanzen und der umspülenden Lösungen haben denn stets einen tiefgreifenden Unterschied der prozentualen Zusammensetzung beider aufgedeckt. Auch die Aschen von verschiedenen Pflanzen desselben Standortes sind ungleich zusammengesetzt, die Pflanzen entnehmen demselben also die Bestandteile in ungleichem Verhältnis.

Für die Aufnahme, sofern sie sich auf diosmotischem Wege vollzieht, wird zunächst die Durchlässigkeit der Plasmahaut entscheidend sein. Ob sich eine Pflanze allerdings gänzlich des Eindringens eines Bestandteils der umspülenden Lösung auf die Dauer erwehren kann, erscheint zweifelhaft. Aus den Aschenanalysen ist hierfür deshalb meist nichts Entscheidendes zu entnehmen,

weil sie nichts über die Art des Eindringens (eventuell in die Gefäßbahnen durch abgestorbene Gewebeteile, im Imbibitionswasser der Membranen usw.) und ebensowenig darüber, ob sie wirklich innerhalb lebender unbeschädigter Zellen vorhanden sind, etwas aussagen. Für den weitverbreiteten Schimmelpilz Penicillium glaucum ist es allerdings sehr wahrscheinlich, daß seine erstaunliche Widerstandsfähigkeit gegen die sonst so giftigen Kupfersalze mit dem Nichteindringen derselben, auch bei langdauernder Einwirkung, verbunden ist.

Die Pflanze sammelt bekanntlich aus der für gewöhnlich äußerst verdünnten Bodenlösung relativ sehr erhebliche Mengen von Aschenbestandteilen in ihrem Körper an. Wahlvermögen und Speicherung in ihrem Zusammenhange hat zuerst Pfeffer an dem anschaulichen Beispiel der Anilinfarbstoffe demonstriert. Methylenblau z. B. wird von allen Zellen aufgenommen, aber nur von solchen gespeichert, in denen es mit Bestandteilen des Zellsaftes einen Niederschlag oder eine nicht exosmierende lösliche Verbindung bildet. In derartigen Zellen wird der Farbstoff schließlich nicht nur in gleicher Konzentration wie in der Außenlösung enthalten sein, sondern er wird gespeichert, da durch die fortdauernde Umsetzung in der Vakuole das Diffusionsgefälle aufrecht erhalten wird. So kann z. B. der genannte Farbstoff von den Epidermiszellen der Wurzeln von Lemna minor, deren Vakuolen Gerbsäure enthalten, aus einer 0,001% Lösung im Lauf von 1 bis 3 Stunden in der tausendfachen Konzentration angehäuft werden, indem er in das nicht diffusible gerbsaure Salz übergeführt wird. Durch solche Umwandlungen vermag die Pflanze aus noch so verdünnten Lösungen Stoffe anzuhäufen; so speichert z. B. die Alge Laminaria digitata aus Meerwasser Jod, das in diesem nur zu 0.000001% enthalten ist, bis zu 3,08% der Gesamtasche (diese = 18.64% der Trockensubstanz).

Sehr oft bedient sich die Zelle des analogen Mittels für die diosmotische Abgabe von Stoffen, in dem ebenfalls nach dem Prinzip der Massenwirkung eine zunächst minimale aber infolge andauernder Exosmose eines Produktes kontinuierlich bis zu Ende weiterschreitende Zersetzung bewirkt wird. Ueberträgt man z. B. Lemna, welche das gespeicherte Methylenblau in Wasser liegend dauernd festhält in 0,01% Zitronensäure, so wird von dieser in ein bis wenigen Tagen der gesamte Farbstoff durch allmähliche Zersetzung des Tannats und ständige Exosmose des gebildeten Methylenblaucitrats der Zelle entführt.

Auf diese Weise hat es also die Pflanze in der Hand, ganz bestimmte Mengen aufzunehmen oder weiterzuleiten bezw. an die Außenwelt abzugeben. (Näheres vgl. den Artikel „Stoffwechsel der Pflanzen".)

Literatur. ***W. Pfeffer***, *Pflanzenphysiologie, 1. Bd. Leipzig 1897. Dort die weitere wichtigste Literatur. — Von seitdem erschienenen neueren Arbeiten seien erwähnt:* ***F. Czapek***, *Ueber eine Methode zur direkten Bestimmung der Oberflächenspannung der Plasmahaut von Pflanzenzellen. Jena 1911.* — ***Afr. Fischer***, *Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik* 27 *1895.* — ***H. Fitting***, *Zeitschrift für Botanik, Bd.* 3 *1911.* — ***F. Goppelsroeder***, *Kolloid-Zeitschrift* 5 *1909.* — ***R. Höber***, *Physikalische Chemie der Zelle und Gewebe, 3. Aufl. Leipzig 1911, und die dort zitierte Literatur.* — ***L. Jost***, *Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 2. Aufl. Jena 1908.* — ***W. W. Lepeschkin***, *Beihefte zum Botanischen Zentralblatt, I. Abt.* 19 *1906 und* 24 *1909.* — ***Derselbe***, *Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft* 26a *1908, und folgende Bände.* — ***H. Lundegårdh***, *Kungl. Svensk. Vet. Ak. Handl.* 47 *3 1911.* — ***A. Nathansohn***, *Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik* 38 *1903.* — ***E. Pantanelli***, *Ebendort* 40 *1904.* — ***O. Renner***, *Biologisches Zentralblatt* 32 *1912.* — ***W. Ruhland***, *Ebendort* 46 *1908,* 50 *1911 und* 51 *1912.* — ***Derselbe***, *Zeitschrift für Botanik* 1 *1909.* — ***Derselbe***, *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 31 *1913.* — ***Derselbe***, *Biochemische Zeitschrift* 54 *1913.* — ***A. Tröndle***, *Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik* 48 *1910.* — ***J. Szücs***, *Ebendort* 52 *1913.* — ***W. Wächter***, *Ebendort* 41 *1905.*

W. Ruhland.

Tutenkalk.

Nagelkalk, Tutenmergel sind spitz- oder stumpf-kegelförmige Gebilde von kohlensaurem Kalk (Kalkspat), welche ganze, gewöhnlich dünne mergelige Schichten verschiedener Formationen so zusammensetzen, daß die Kegel von beiden Seiten der Schichtfläche ausgehend ihre Spitzen einander zukehren. Sie bestehen aus Fasern, die die scheinbar ineinander gesteckten Tuten zusammensetzen. Außen sind die Tuten fein konzentrisch gerunzelt. Bald hat man sie als Infiltrationserscheinungen, bald als Druckerscheinungen erklärt.

Tyndall

John.

Geboren am 2. August 1820 in Leighlin-Bridge bei Carlow in Irland, gestorben am 4. Dezember 1893 in Hindhead bei Haslemere. Er war 1839 bei einer Vermessungsabteilung bei Carlow beschäftigt, wurde 1844 Eisenbahningenieur, 1847 Lehrer am Queenwood College, 1848 bis 1851 studierte

er bei Bunsen in Marburg, dann bei Magnus in Berlin und war seit 1853 Professor der Physik an der Royal Institution in London; 1887 trat er in den Ruhestand. In den Jahren 1856 bis 1859 unternahm Tyndall Alpenreisen zur Erforschung der Gletscher, ihrer Bewegung und der Natur des Eises. Ferner lieferte er Untersuchungen über Schalldurchlässigkeit und Schallbrechung der Luft, über Diamagnetismus, Wärmeabsorption der Gase, zu deren Messung er eine akustische Methode angab. Unübertroffen sind Tyndalls populäre Vorträge; seine Fragments of Science sind ins Deutsche übersetzt von A. von Helmholtz und E. du Bois-Reymond.

Literatur. *W. König, John Tyndall und Heinrich Hertz. Gedächtnisrede. Frankfurt a. M. 1894.*

E. Drude.

U.

Uadis.

Gleichbedeutend mit Wadis. Trockentäler der Wüsten. Vgl. den Artikel „Atmosphäre. Geologische Bedeutung“.

Uebergangsgebirge.

Bis zum Jahr 1833 bezeichnete man den über den Urgesteinen (dem Urgebirge) und unter der Steinkohlenformation usw. (dem Flötzgebirge) liegenden Schichtenkomplex als das Übergangsgebirge, welches später in das Präkambrium, Kambrium, Silur und Devon geteilt wurde. Vgl. den Artikel „Formationen“.

Uebung und Ermüdung.

Psychophysiologisch.

1. Uebung und Ermüdung als seelische Grundtatsachen. 2. Die Arbeitskurve. 3. Die persönlichen Grundeigenschaften und die Messung von Uebung und Ermüdung.

1. Uebung und Ermüdung als seelische Grundtatsachen. Wie auf dem Gebiet alles organisch-körperlichen Geschehens jede Wiederholung eines Vorganges bezw. die Andauer eines solchen von bestimmten gesetzmäßigen — nur durch Wiederholung bezw. Andauer bewirkten — Folgen begleitet ist, so treten auch im Bereich des Seelischen besondere und eigenartige Gesetzmäßigkeiten hervor, welche aus der Wiederholung oder Andauer von Vorgängen entspringen. Ist doch die für alles seelische Erleben und für die Ausbildung seelischer Individualitäten so bedeutungsvolle Tatsache des Aufbewahrtbleibens des einmal Erlebten und der Möglichkeit seines bewußten Wiedererscheinens (der Fähigkeit, frühere Erlebnisse sich vorstellend wieder zu vergegenwärtigen [Offner], Gedächtnis in besonderem Sinne, vgl. den Artikel „Gedächtnis“), nur ein Spezialfall der allgemeinen Gesetzmäßigkeit der Nachwirkung des einmal oder wiederholt Geschehenen, die als Uebung für alles Organische gilt (Hering, Semon). Indem wir nun — von der Erörterung der Gedächtniserscheinungen im eigentlichen Sinne absehend — uns den Uebungsphänomenen in dem Bereich des Seelischen zuwenden, finden wir diese unlöslich verknüpft mit anderen aus der Andauer und Wiederkehr seelischer Geschehnisse herrührenden, den Ablauf des Prozesses teils fördernden, teils hemmenden Vorgängen. So sehr durch diese Komplikation die isolierte Erkenntnis der einzelnen bei fortlaufenden und wiederholten Prozessen zutage tretenden Gesetzmäßigkeiten erschwert ist und besonderer Versuchsanordnungen bedarf, so treten einzelne ganz auffallende Tatsachen schon bei grober Betrachtung hervor. Bei der Wiederholung der gleichen seelischen Vorgänge werden zunächst einmal vor allem die Vorgänge der Uebung deutlich. Diese Uebungswirkungen erscheinen in allen Bezirken des Seelischen und auf allen Stufen eines seelischen Vorgangs; sie beeinflussen die Sinneswahrnehmung, die Auffassung ebenso wie die reproduktiven, assoziativen, gedanklichen Vorgänge, wie die Gefühls- und Willensseite und die motorische Entäußerung. Verstehen wir unter Uebung die günstige Beeinflussung seelischer Abläufe durch Andauer und Wiederholung, so können wir mit Ebbinghaus versuchen, nach drei Richtungen hin die als Uebung zusammengefaßten Wirkungen zu präzisieren: auf dem Gebiete der sinnlichen Wahrnehmung entsteht eine Verfeinerung der Leistung, schwächere Reize werden aufgefaßt, Unterscheidungen leichter und sicherer gemacht. So-

weit die Leistungen einen zeitlichen Verlauf haben, wird dieser durch Uebung beschleunigt (Schnelligkeit der Auffassung, der Einprägung, des Denkens, der Ausführung von Bewegungen). Soweit die Leistungen einen Umfang haben, findet eine Erweiterung dieses statt (Steigerung der Erfassung von Einzelheiten, Zunahme der Zahl der aufgefaßten Einzelheiten, der Umsicht bei der Handlung), die Leistungen werden im ganzen ökonomischer und korrekter.

Diese Uebungswirkungen treten in besonders imponierender Weise im Leben dann zutage, wenn die gesteigerte Benutzung einer Funktion infolge der Ausschaltung anderer besondere Effekte hervorruft. Neben mannigfachen Beispielen aus der Neuropathologie sind hier vor allem die Leistungen des einen Sinnesorganes infolge der angeborenen Aufhebung eines oder mehrerer anderer hervorzuheben. Oft — wenn auch nicht immer — beobachtet ist z. B. die Verfeinerung des Tastsinns bei Blinden; bei einigen Taubblinden (Laura Bridgman, Helen Keller) erreichte diese Mehrleistung des Tastsinns das Mehrfache der Leistung von Normalen (bei L. Bridgman nach Stanley-Hall das 2- bis 3fache).

Deutlich und klar überblickbar werden die Tatsachen der Uebung da, wo, wie in experimentalpsychologischen Untersuchungen zahlreicher Art, möglichst isolierte Funktionen in gleicher Versuchsanordnung in mehr oder minder häufiger Wiederholung geprüft werden. Fast jede experimentelle Untersuchung bietet darum auch zugleich eine Uebungskurve, wobei die Werte für die Zwecke der Untersuchung häufig erst brauchbar werden, wenn ein gewisser Grad von Uebung erreicht ist, in jedem Falle aber die Leistungsverbesserung durch die Uebung für die Verrechnung abgeschätzt und in Ansatz gezogen werden muß.

Die Größe des Uebungseffektes ist je nach der Art der geübten Funktion und der übenden Individualität verschieden. Die folgende Tabelle I zeigt nach Untersuchungen von Mikulski[1]) den Gang der Einübung bei Auffassungsversuchen. Bei diesen Untersuchungen wurde den Versuchspersonen ein Täfelchen mit 9 Buchstaben Bruchteile einer Sekunde lang gezeigt, worauf die Versuchspersonen anzugeben hatten, was sie gesehen hatten. Die Tabelle demonstriert, wie die Zahl der gesamten Angaben (aus 50 Expositionen) von Tag

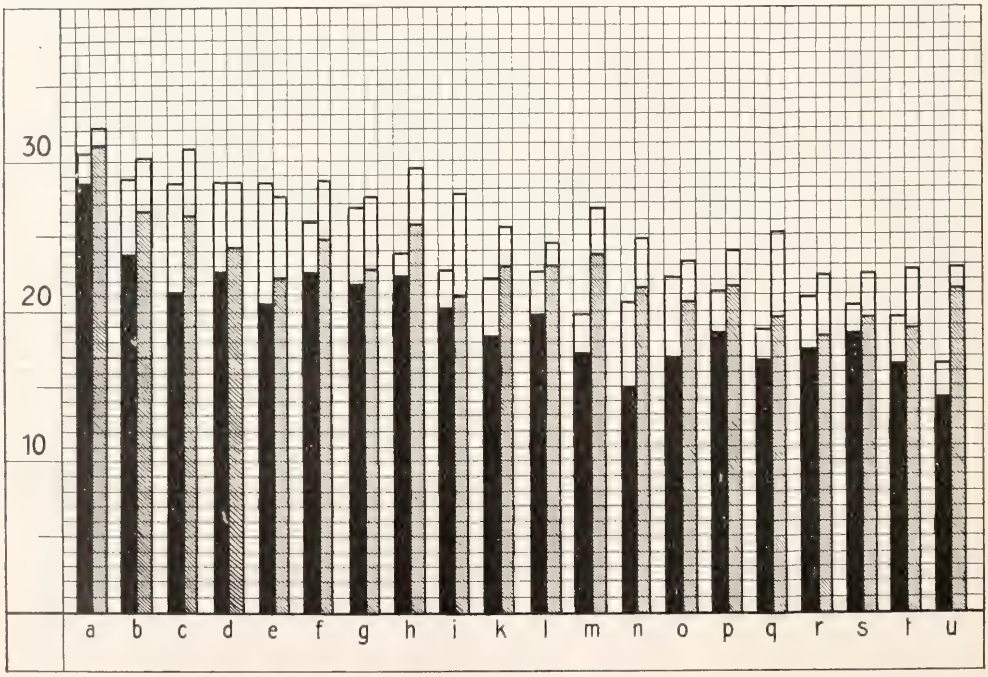


Fig. 1.

[1]) Die hier und weiter unten angeführten Zahlen, Tabellen, Figuren gelten nur als Beispiele. Das Tatsachenmaterial über Uebung und Ermüdung, das bereits zutage gefördert ist, ist ein sehr umfangreiches. Dieser Aufsatz gibt nur Zusammenfassungen. Vgl. die unten zitierte Literatur.

zu Tage, aber für die einzelnen Personen in verschiedenem Maße wächst. Deutlicher werden diese Verhältnisse noch in einem Diagramm nach Auffassungsversuchen von Weiler (Fig. 1). Je ein Doppelstab bezeichnet die Leistungen einer Versuchsperson, die schwarz ausgefüllte Säule stellt die Leistung der ersten 3, die schraffierte Säule die Leistung der letzten 3 Tage einer 6tägigen Versuchsserie dar. Schwarz ausgefüllt bezw. schraffiert ist die Darstellung der Zahl der richtigen Angaben, leer aufgesetzt das Maß für die Zahl der Fehler; so daß die ganzen Kolumnen (ausgefüllt bezw. schraffiert + leer) die Zahl der Gesamtangaben (richtig und falsch) repräsentieren. Es ist nun aus dem Diagramm ohne weiteres zu ersehen, daß bei allen Versuchspersonen in der zweiten Versuchshälfte eine erhebliche Mehrleistung vorhanden ist, daß aber diese Mehrleistung von der Individualität abhängig ist und gerade bei Personen mit geringer Anfangsleistung sehr beträchtlich sein kann (Versuchsperson u), daß ferner bei weitaus der Mehrzahl der Personen die Mehrleistung eine wirkliche Besserleistung ist, die Zunahme der Gesamtangaben nicht auf einer überwiegenden Zunahme der Fehler (leere Felder), sondern der richtigen Angaben (schraffierte) beruht.

Tabelle I.

Versuchspersonen	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	Zusammen	Zuwachs in %
1. Tag	201	191	186	154	183	154	174	142	133	1518	—
3. ,,	236	201	195	154	210	177	166	170	180	1683	10,9
5. ,,	274	220	188	164	189	177	169	193	198	1772	5,3
7. ,,	275	251	201	188	226	190	193	187	219	1930	8,9
9. ,,	240	253	199	206	218	191	228	192	210	1937	0,36
Zusammen	1226	1116	969	866	1026	883	930	884	940	8840	27,5

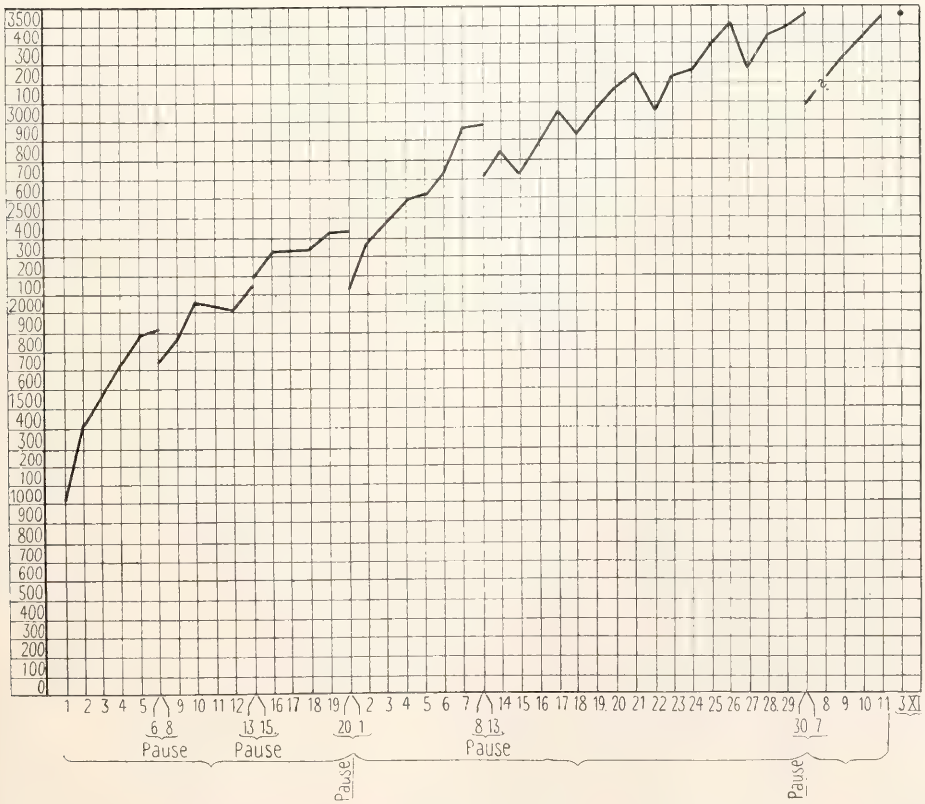


Fig. 2.

Während bei den hier als Beispiel wiedergegebenen Resultaten optischer Auffassungsversuche und bei den später angeführten Reaktions- und Arbeitsversuchen die Uebung eine auch nach längeren Pausen haftende bleibt, zeigt sie bei anderen Funktionen, z. B. einfachen Sinneswahrnehmungen, einen anderen Anstieg und Abfall. So fand Volkmann bei Versuchen über die Uebung der Raumschwelle ein sehr schnelles Ansteigen der Uebungswirkungen, die aber in Fällen vorübergehender Uebung fast ebenso schnell schwanden, als sie erworben wurden. Auch den Einfluß der Individualität auf den Erwerb der Uebungswirkungen konstatierte Volkmann ebenso wie die verschiedene Bedeutung verschiedener Körpergegenden bei der absichtlichen Uebung des Tastsinns. So konnte er feststellen, daß der Erfolg bei der Haut des Ober- und Unterarms weit bedeutender war, als an der Volarseite des Fingergliedes.

Dieser letztere Effekt ist allerdings zum Teil ein Spezialfall einer allgemeinen Gesetzmäßigkeit der Uebungswirkungen, der Tatsache nämlich, daß die Uebungswirkungen anfangs sehr schnell und später langsamer erreicht werden (die Fingerkuppen sind, abgesehen vom absichtlichen Uebungsversuch, im Tasten geübter als der Oberarm). Diese Gesetzmäßigkeit des zu Anfang sehr schnellen, später sehr langsamen Fortschreitens der Uebungswirkungen sind in zahlreichen Untersuchungen festgelegt. Figur 2 zeigt eine Uebungskurve nach Versuchen von R. Vogt. Die Versuchsperson addierte in einer 49tägigen durch mehrfache Pausen unterbrochenen Serie jeden Tag $\frac{1}{2}$ Stunde lang einstellige Ziffern. Die Zahl der in je einer halben Stunde addierten Ziffern stieg vom 1. bis zum 4. Tag von ca. 1000 bis auf etwa 1700 ($= \frac{7}{10}$ Vermehrung), innerhalb der nächsten 4 Arbeitstage betrug der Gewinn durch Uebung etwa $\frac{1}{6}$, vom 37. bis zum 40. Arbeitstag betrug der Gewinn nur etwa $\frac{1}{17}$. Die Kurve macht ferner deutlich, daß, wo die Arbeit für einige Tage unterbrochen wird, mit einer Ausnahme, wieder recht viel von der erworbenen Uebung verloren gegangen ist. Eine Ruhepause von einer Woche (30. Juni bis 7. Juli) hat zur Folge gehabt, daß noch nach 5 neuen Arbeitstagen die verlorene Uebung nicht ganz wiedergewonnen ist. Andererseits hat eine Unterbrechung der Arbeit von beinahe 4 Monaten (11. Juli bis 11. November) ziemlich genau denselben Verlust zur Folge gehabt, wie die eben erwähnte einwöchige Unterbrechung, eine Tatsache, die mit den Kenntnissen von dem Verlauf des Verlustes von Gedächtniserwerb nach Ebbinghaus übereinstimmt. — Daß die Kurve von R. Vogt den Gewinn und Verlust der Uebung in typischer Weise wiedergibt, ist durch zahlreiche andere Untersuchungen erhärtet. Figur 3 gibt eine Durchschnittskurve (nach

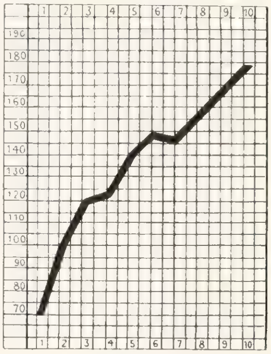


Fig. 3.

Cotton) bei einer täglich fortschreitenden Leistung von 25 Personen, bei einer Addierarbeit von täglich 5 Minuten. Dabei ist der Verlauf der Uebungskurve auch bei verschiedenen Leistungen häufig sehr ähnlich. So zeigte Bourdon, der das Durchstreichen von vier bestimmten Buchstaben in Texten üben ließ, daß die dazu erforderlichen Zeiten im Verlauf von 2 Jahren schließlich auf weniger als die Hälfte des Anfangsbetrages sanken. Mehr als zwei Drittel dieser Ersparnis aber wurde schon nach 13 Wochen, etwa die Hälfte in der vierten Woche erzielt. Analoge Kurven fand auch (um nur einiges Weitere zu nennen) Exner bei Reaktionsversuchen und Frankfurther beim Erlernen des Schreibmaschinenschreibens. In der Figur 4 gibt — nach Versuchen Frankfurthers — die ausgezogene Linie die an den einander folgenden Tagen mit dem Zeigefinger pro $\frac{1}{2}$ Minute ge„tippten" Buchstaben immer des gleichen Textes, die punktierte Linie das pro-Mille-Verhältnis der Fehler. Dabei zeigen diese Beispiele, daß die Uebung auch bei langen Serien bis zum Schluß hin Fortschritte zeitigt. In den Versuchen Bourdons war ein kleiner Fortschritt noch nach 2 Jahren festzustellen. Berger konnte Fortschritte in der Geschwindigkeit des Lesens noch auf den Oberklassen eines Gymnasiums konstatieren.

Auch die Tatsachen des Uebungsverlustes und des lange andauernden Persistierens eines Uebungsrestes, wie sie bei der Erörterung der Kurve Vogts kurz gekennzeichnet wurden, sind auf mannigfache Weise untersucht und genauer festgelegt. Kraepelin fand nach 2stündigem Addieren noch nach 2 Monaten einen

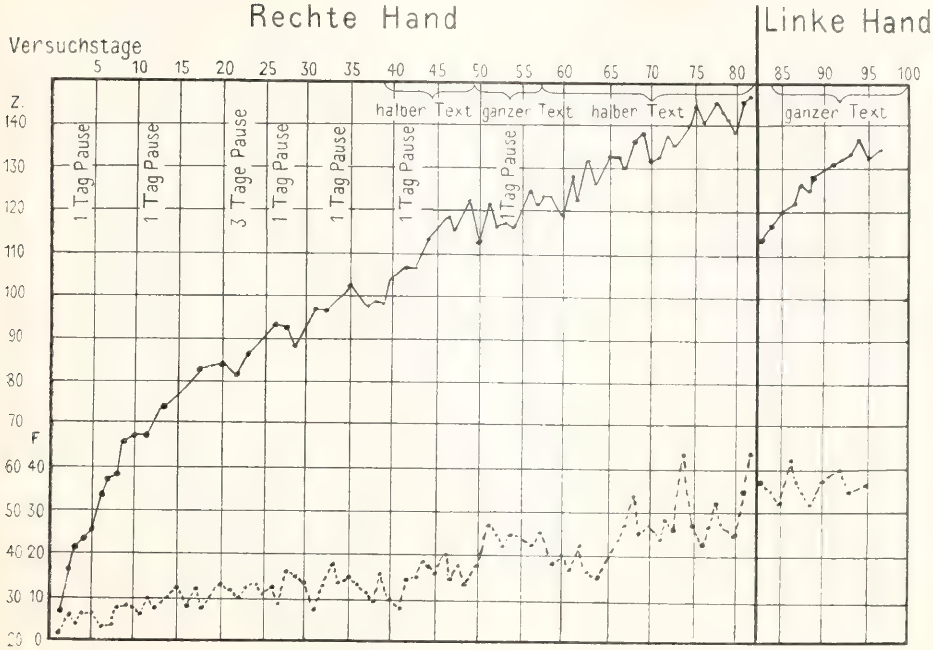


Fig. 4. Uebungskurve.

Uebungsrest, Bourdon in seinen Versuchen noch nach 7jähriger Pause sehr beträchtliche Größen der Uebungsreste für verschiedene Leistungen.

Von der Regel, daß der Uebungseffekt mit Aufhören des Uebungsvorgangs (der Wiederholung der Tätigkeit) sogleich zurückgeht, gibt es bedeutungsvolle Ausnahmen. Es sind Beobachtungen gemacht, daß eine Unterbrechung der Tätigkeit, selbst eine solche für längere Zeit, den Uebungseffekt nicht vermindert, ja daß nach Unterbrechungen der Uebungstätigkeit der Uebungseffekt sogar zunahm. So machte schon Exner bei seinen Reaktionsversuchen mit einem alten Mann die „sonderbare Wahrnehmung", daß die Abnahme der Reaktionszeiten nicht eine kontinuierliche von Versuch zu Versuch ersichtliche war, sondern daß sie in Sprüngen geschah, und daß die Sprünge in die Pausen zwischen die Versuchsreihen fielen. Er stellte dies zu der von ihm als unzweifelhaft betrachteten Tatsache in Parallele, daß man „über Winter Fortschritte im Schwimmen und über Sommer Fortschritte im Schlittschuhlaufen" machen kann. Auch Ebert und Meumann sahen bei Gedächtnisversuchen, daß nach Pausen von 3 bis 5 Monaten die Lernarbeit bei einer Stichprobe etwas geringer war als zur Zeit der größten Uebung. Für sehr viele derartige Fälle wird man wohl mit der Erklärung auskommen, daß während der Arbeit hemmende Faktoren sich entwickelten, welche den Uebungseffekt überdeckten — Erscheinungen, zu welchen noch bei Erörterung der Arbeitskurve zurückgekehrt werden muß.

Eine besondere Frage aus dem Bereich der Uebungsforschung ist die, ob die Uebung einer bestimmten Leistung auch Uebungswirkungen für eine andere Leistung herbeiführen kann. Schon Fechner glaubte Beobachtungen gemacht zu haben, die zu beweisen schienen, daß durch die Uebung der Glieder der einen Seite die der anderen zugleich mitgeübt werden. Volkmann fand bei Uebungen in Tastwahrnehmungen symmetrische Hautpartien der anderen Körperhälfte in ihrer Tastwahrnehmung gesteigert. Frankfurther hat bei seinen Schreibmaschinenversuchen ähnliche Beobachtungen genauer fixiert. Figur 4 zeigt, daß die linke Hand am ersten Tage ihrer Arbeit (nachdem die rechte Hand allein 82 Tage geübt hatte) ebensoviel leistete als die rechte am 44. Arbeitstage, und daß die Uebung der linken Hand vom 1. Tag der Arbeit dieser ab sehr viel schneller anstieg als die der rechten vom 44. weiter stieg. Ferner fanden Ebert und Meumann, daß, wenn sie Versuchspersonen nur im Lernen sinnloser Siben üben ließen, sich auch andere Gedächtnisbetätigungen, z. B. das Behalten von Zahlen, Buchstaben, Vokabeln, Gedichtstrophen usw. besserten. Zur Erklärung dieser Phänomene ist festzuhalten,

daß ähnliche Tätigkeiten zum Teil gleiche Arten von Assoziationen, Bewegungsverknüpfungen usw. enthalten können, daß ferner die allgemeine Orientierung (z. B. auf der Tastatur der Schreibmaschine), die Gewöhnung (vgl. später), die Berücksichtigung der Begleitumstände, bei motorischen Tätigkeiten wohl auch Mitbewegungen bei der ähnlichen Tätigkeit geübt werden und die folgende erleichtern können.

Es ist bereits betont, daß mit der Andauer bezw. Wiederholung seelischer Geschehnisse sich von den der Uebung zu unterscheidende Wirkungen einstellen, welche die Uebung teils unterstützen, teils ihr entgegenwirken. Von diesen Momenten läuft eines als leistungshemmend der Uebung direkt antagonistisch, wir nennen es Ermüdung. Die Arbeitsleistung wird durch diese qualitativ und quantitativ verschlechtert, der Ablauf der Vorgänge verlangsamt, die Konzentration der Aufmerksamkeit, die Adaptation an die Arbeitsbedingungen wird unvollkommener, die Ausführung von Handlungen weniger zweckentsprechend und ökonomisch.

Der Anstieg der Ermüdung ist, da er dauernd durch andere antagonistisch wirkende Faktoren, vor allem die Uebung kompensiert wird, bisher nicht in seinem ganzen Verlauf genau festzustellen, wenn auch gewisse Grundtatsachen, wie im nächsten Abschnitt dargetan wird, bereits festgelegt sind. Je nach der Art der Tätigkeit wird die Ermüdung früher oder später immer offenkundig und überwiegt schließlich alle arbeitsfördernden Momente bis zur Aufhebung der Arbeitsfähigkeit. Wie der Uebungseffekt aber beginnt die Ermüdung zu schwinden sobald die Tätigkeit aufhört. Dabei ist diese Aufhebung der Ermüdung — die Erholung — eine sehr weitgehende, der nach Erholungspausen verbleibende Ermüdungsrest ein geringerer als der unter entsprechenden Verhältnissen verharrende Uebungsrest. Doch bleibt auch nach ausgiebigen Erholungspausen ein deutlich nachzuweisender Ermüdungsrest, der im Verlaufe des Tages allmählich immer ansteigt, am Abend zu starkem Müdigkeitsgefühl führt, bis dann durch ausgiebigen Schlaf die Ermüdung — wieder im Gegensatz zum Uebungseffekt — vollständig beseitigt wird, und nach genügender Nachtruhe ohne jeden Ermüdungsrest von neuem gearbeitet werden kann.

Wie bei der Uebung muß auch mit Bezug auf die Ermüdung nach einer allgemeinen und einer speziellen Wirkung der Andauer bezw. Wiederholung der Tätigkeit, nach einer allgemeinen und speziellen Ermüdung gefragt werden. Man hat darüber diskutiert, ob überhaupt von einer speziellen Ermüdung gesprochen werden dürfte, ob nicht vielmehr jede Tätigkeit in gleicher Weise alle Funktionen durch Ermüdungswirkungen angriffe. Die Beobachtungen sprechen nun dafür, daß wohl die Ermüdungswirkungen zunächst auf dem Gebiete, auf welchem gearbeitet wird, am merklichsten werden — bei rein geistigen Leistungen ist übrigens auch das fraglich — daß aber in ganz anders intensiver und umfassender Weise als bei der Uebung eine Allgemeinausbreitung der Ermüdungswirkungen erfolgt, welche schließlich bei entsprechender Andauer zu einer allgemeinen Erschöpfung führen. Diese Einsicht ist von besonderer Bedeutung für den Schulbetrieb, in welchem übermäßige Illusionen von der erholenden Wirkung des Arbeitswechsels leicht den Stundenplan unzweckmäßig gestalten können.

In den bisherigen Darlegungen sind die Tatsachen der seelischen Uebung und Ermüdung im Anschluß an vorwiegend oder ausschließlich geistige Tätigkeiten betrachtet worden. Es ist jedoch auch noch Rücksicht zu nehmen auf die besondere Gestaltung der Uebungs- und Ermüdungsphänomene nach einer psychophysischen, geistig-körperlichen Willenstätigkeit. Das Verfahren, das sich am meisten für die Zwecke eines genaueren Eindringens in die seelischen Erscheinungen körperlicher Arbeit bewährt hat, ist das ergographische. Freilich ist auch bei diesem und bei genauer Berücksichtigung der Einzelkurven die Isolierung der körperlichen und geistigen Faktoren bei körperlicher Tätigkeit keineswegs leicht; vielmehr sind auch die meisten wichtigeren Angaben noch umstritten. Immerhin lassen sich mit einiger Vorsicht wohl folgende Tatsachen festhalten: Die Ermüdung äußert sich im einzelnen Ergogramm in der Abnahme der Höhe der einzelnen Hebung und in der Abnahme der Zahl der Einzelhebungen. Die typische Form des Ergogramms bei Beginn der Leistung ist die des rechtwinkligen Dreiecks (Fig. 5 nach Oseretzkowsky und Kraepelin). Die bestrittene Behauptung, daß die Hubhöhe vorwiegend auf körperliche, die Hubzahl auf psychische Faktoren zurückzuführen ist, hat viel Wahrscheinlichkeit für sich. Durch den Einfluß der Uebung wächst Hubzahl und Hubhöhe (Fig. 6) und damit auch die Gesamtleistung. Bei der Ermüdung nimmt Hubhöhe und Hubzahl ab. Plötzliches Abbrechen der Arbeit (steiler Abfall) spricht besonders für „zentrale Ermüdung“ (Fig. 7). Die Ergogrammserie zeigt die Ermüdungssymptome allmählich — mit bestimmten hier nicht zu erörternden

Besonderheiten — immer deutlicher. Wird die Arbeit mit geringer Anstrengung geleistet (geringe Hubhöhen), so treten die Ermüdungssymptome erst sehr spät hervor

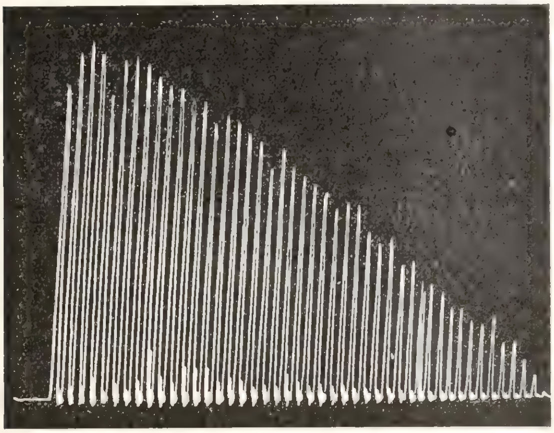


Fig. 5.

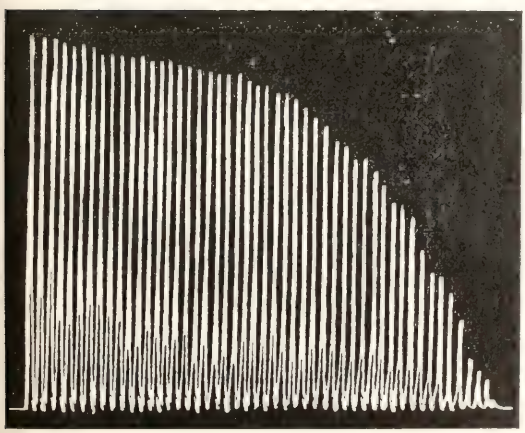


Fig. 6.

(sogenannte endlose Kurven). Andererseits tritt, wenn genügend Zeit zwischen den einzelnen Hebungen verstreicht, kein Abfall ein. So fand Maggiora, daß bei einer Belastung von 6 kg und einer Pause von 10 Minuten zwischen den einzelnen Hebungen die Grenze des Ergogramms eine gerade Linie bildet. Wird die Pause zwischen den Hüben verringert, so tritt aber nicht einfach proportional der Beschleunigung des Tempos eine Verschlechterung der Leistung ein. Vielmehr konnten Oseretzkowsky und Kraepelin zeigen, daß bei einem Tempo von 120 pro Minute die Leistung besser wird als bei 60 pro Minute. Sie bezogen diese Besserung auf eine eintretende psychomotorische Erregung, einen Faktor, auf welchen noch später zurückzukommen sein wird.

Die Ermüdungserscheinungen schei-

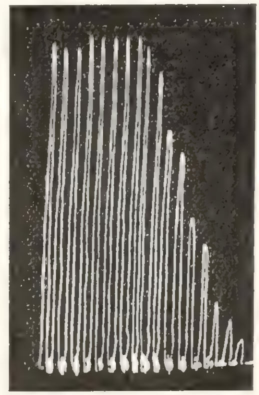


Fig. 7.

nen ferner nicht völlig gleichartig zu sein, je nachdem sie aus körperlicher oder aus geistiger Tätigkeit entspringen. Als Effekt der körperlichen „Ermüdungsarbeit“ scheint sich eine psychomotorische Erregung einzustellen, welche bei der rein geistigen Ermüdung fehlt (Verkürzung der Reaktionszeiten, Zunahme der Fehler bei Wahlreaktions- und Auffassungsversuchen, Steigerung des Schreibdrucks, Zunahme der Schreibgeschwindigkeit und der Buchstabengröße — nach körperlicher Arbeit; dem gegenüber Verlangsamung der Reaktionszeit, keine Fehlerzunahme, einfache Minderung der richtigen Angaben beim Auffassungsversuch, Abnahme des Schreibdrucks und der Schreibgröße, Verlängerung der Pausen beim Schreiben — nach geistiger Arbeit).

Die Theorie der Uebung und Ermüdung muß sich auf erheblich hypothetische Unterlegungen stützen. Hinsichtlich der Uebung sind für die Theorie eine Reihe von arbeitsfördernden Momenten auszusondern, welche nicht „Uebung“ im eigentlichen Sinne sind (Oekonomie der Arbeit, Besserung der Einstellung, Aufmerksamkeits-, Willenskonzentration, Arbeitsbereitschaft), Momente, über die noch im nächsten Abschnitt gehandelt werden wird. Für die Erklärung der eigentlichen Uebung kommen nur die Tatsachen der Erleichterung, Beschleunigung, quantitativen und qualitativen Steigerung der Leistungen in Betracht. Für diese muß eine Stärkung der Spuren der Funktion (Dispositionen) durch die Wiederholung herangezogen werden. Ebbing-

haus-Dürr spricht direkt von einer *Verbesserung der Reproduktionsgrundlagen durch häufige Wiederholung.* In der Tat müssen Uebung und Gedächtnis auf die gleichen theoretischen Grundlagen zurückgeführt werden. Dem entspricht auch, daß die geübten Vorgänge, die im Beginn leichter Interesse und Aufmerksamkeit anziehen als ungeübte, allmählich — bei maximaler Einübung — aus dem Bereich des Bewußten herausrücken und zu einem automatischen Ablauf gelangen (*Mechanisierung*).

Für das *theoretische Verständnis der Ermüdung* ist zwischen einer *positiven* und einer *negativen Seite* der entsprechenden Vorgänge zu unterscheiden. Als *positive Seite* der Ermüdung würden wir die Tatsache der im Verlauf der Tätigkeit eintretenden *Hemmungsvorgänge* (physiologisch als durch „Ermüdungsstoffe" bedingt gedacht) aufzufassen haben, negative Ermüdung wäre der Schwund der Fähigkeit zur Leistung (bedingt gedacht durch den Aufbrauch des Organs). Auch die Unterscheidung zwischen *Müdigkeitsgefühl* und objektiver *Ermüdung* ist wichtig. Beide brauchen keineswegs parallel zu gehen. Es gibt, wie genauere Untersuchungen gezeigt haben, mannigfache Ursachen für *Müdigkeitsgefühle ohne Ermüdung*, ebenso wie es *Zustände schwerer Ermüdung ohne das warnende Müdigkeitsgefühl* geben kann. Diesen Fällen droht dann die *Gefahr schwerer Erschöpfung.*

2. Die Arbeitskurve. Von den durch Andauer und Wiederholung seelischer Geschehnisse auftretenden Gesetzmäßigkeiten wurden Uebung und Ermüdung als allgemeingesetzliche Geschehnisse bisher abgehandelt, öfter schon wurde darauf hingewiesen, daß mit diesen Faktoren sich andere enge verknüpfen, und daß erst nach Kenntnis dieser anderen Faktoren der Einblick in den Ablauf der Arbeit ein befriedigend vollständiger werden kann. Dabei ist schon des öfteren für andauernde oder in regelmäßigen kurzen Abständen wiederholte seelische Erscheinungen die Bezeichnung „Arbeit" vorweggenommen. In der Tat handelt es sich bei den Vorgängen, an welchen die Wirkungen von Uebung und Ermüdung am deutlichsten hervortreten und studierbar sind, meistens um *Arbeit*, wenn wir unter dieser mit *Wundt alle diejenigen psychischen Vorgänge oder Leistungen verstehen, deren Wirkungen in gewollten und planmäßig erstrebten geistigen Werten bestehen.* Um in die Gesetze des Ablaufs fortgesetzter Arbeit, der Wirksamkeit von Uebung und Ermüdung — und verwandter Faktoren in ihr — einzudringen, haben sich bisher Leistungen einfachster Art bewährt, die in gleicher Weise wiederholt werden (Addieren einstelliger Ziffern, Lernen sinnloser Silben, Reimen, Umstellen von Silben, einfache Reaktionen, einfache Bewegungen und Kraftleistungen u. a. m.). *Kraepelin* und seine Schüler haben in Jahrzehnte fortgesetzten Untersuchungen diese Verhältnisse besonders geklärt, vor allem unter Benutzung des fortlaufenden Addierens.

Registriert man die in bestimmten Zeitabschnitten (Minuten, halben Stunden usw.) geleisteten Arbeitswerte (z. B. Zahl der addierten Ziffern), so kann man eine „*Arbeitskurve*" konstruieren.

Figur 8 und 9 zeigen solche Kurven, bei denen auf der Abszisse die Zahl der verflossenen Minuten, auf der Ordinate die Zahl der geleisteten Arbeitswerte abgetragen sind. Ein einfacher Blick auf die beiden Arbeitskurven zeigt, daß sie eine im ganzen gegensätzliche Verlaufsform haben. Figur 8 fällt — von reichlichen vorhandenen Schwankungen abgesehen — deutlich ab. Figur 9 dagegen zeigt einen ebenso deutlich ansteigenden Verlauf. Nun repräsentiert Figur 8 die Arbeitskurve einer Addierleistung (Zusammenzählen einstelliger Ziffern), Figur 9 die Kurve einer Lernleistung (Auswendiglernen von einstelligen Ziffern). Da es sich bei der Addierleistung um eine von vornherein sehr eingeübte, beim Memorieren sinnlosen Materials um eine weniger geübte Arbeit handelt, ist wohl

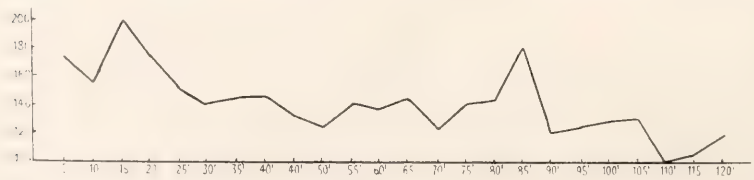


Fig. 8.



Fig. 9.

der von Kraepelin gezogene Schluß gesichert, daß das Sinken der ersten Kurve (Fig. 8) durch die Ermüdung, der Anstieg der zweiten (Fig. 9) durch das Ueberwiegen der Uebungseffekte bedingt sei. Dieser Schluß wird auch gestützt durch Beobachtungen, die bei lange fortgesetzten Arbeitsuntersuchungen gemacht werden. Auch Arbeitsleistungen, deren Tageskurven anfangs einen ansteigenden Verlauf haben, beginnen nach wochenlanger Uebung allmählich einem fallenden Ablauf zuzuneigen. Unter diesen Umständen (bei hohem Uebungsgrade) treten dann auch in den Werten der gesamten Leistungen der einzelnen Tage mehr Schwankungen infolge der Tagesdisposition hervor, während solche bei ungeübten Tätigkeiten durch den Uebungszuwachs überkompensiert werden (vgl. die Anfangs- und Endabschnitte der Kurven Vogt [Fig. 2] und Frankfurther [Fig. 4]; in den Anfangsabschnitten sind die Uebungskurven nicht nur steiler, sondern auch viel weniger von Dispositionsschwankungen unterbrochen). Die Beeinflussung der Arbeitskurve durch Uebung verdeutlichen auch die beiden Kurven der Figur 10. Es handelt sich um 2 zweistündige Addierleistungen, von denen die zweite die durch Uebung beeinflußte ist; die Zeitwerte sind auf der Abszisse in Viertelstunden abgetragen. Kurve II zeigt nun nicht nur überall höhere Werte, sondern auch einen wesentlich früher beginnenden, aber erheblich flacher verlaufenden Abfall.

Abgesehen von der allgemeinen Verlaufsrichtung der Arbeitskurve als steigender oder fallender — bei lange fortgesetzter Arbeit muß natürlich schließlich jede Arbeitskurve infolge der Ermüdung fallen — und den diesen Richtungen entsprechenden Hauptfaktoren der Arbeitskurve Uebung und Ermüdung, treten nun eine Reihe weiterer Schwankungen in der Verlaufsform der Arbeit zutage, welche auf andere der Uebung bezw. Ermüdung zugesellte oder verwandte Einflüsse zu beziehen sind. So sind Gipfel der Arbeitsleistung, die mit großer Regelmäßigkeit gleich mit Beginn bezw. schnell nach Beginn und ebenso am Schluß der Arbeit auftreten, als Effekt einer besonderen Anspannung des Willens oder „Antriebs" gedeutet worden. Solche Antriebswirkungen sind in der Arbeitskurve auch zu konstatieren, wenn besondere Schwierigkeiten zu überwinden sind; sie suchen z. B. auch die beginnende Ermüdung zu kompensieren und können das für kurze Zeit auch, wie neuerdings wieder in besonderen Versuchsanordnungen nach Ach von Hillgruber gezeigt worden ist. Figur 11 zeigt nach Versuchen von Heumann, wie in einer Addierkurve, in welcher die Leistungen von Minute zu Minute registriert wurden, infolge des Anfangsantriebs die Kurve zu Beginn gehoben ist, bei dem schnellen Schwinden der Antriebswirkung aber die Kurve bei Beginn schnell sinkt, um dann durch die Wirkung anderer arbeitsfördernder Momente wieder zu steigen. Eine Reihe weiterer Schwankungen, welche jede Arbeitskurve, ganz gleich welcher Art die durchgeführte Tätigkeit sei, zeigt, sind wohl auf jene Schwankungen der Apperzeption zu beziehen, welche überall bei der Richtung der Aufmerksamkeit auf einen einzigen gleichbleibenden Eindruck auftreten.

Neben diesen aus der einzelnen Kurve und ihren Schwankungen analysierten Faktoren sind dann noch weitere Komponenten von Kraepelin und seiner Schule durch besondere Anordnungen herausgehoben worden. So zeigt sich bei Beginn der Arbeit ein weiterer arbeitsfördernder Faktor, der nicht mit einem schnell vorübergehenden Antrieb, aber auch nicht mit der Uebung zu identifizieren ist. Bei einer Versuchsperson Lindleys war bei täglich einstündigem Addieren (in einer 26tägigen Reihe) in der ersten halben Stunde der Arbeit des zweiten Tages gegenüber der entsprechenden des ersten ein Fortschritt von 545 Ziffern zu verzeichnen, während der durchschnittliche Uebungsfortschritt für die erste halbe Stunde in den ersten 10 Tagen der Reihe 150 Zahlen, in den letzten 6 Tagen 31,8 Zahlen betrug. Diese Höhe der Mehrleistung am Anfang der Arbeit, die von dem späteren wesentlich flacheren Verlauf der Kurve erheblich abweicht, glaubt Kraepelin auf eine besondere die Arbeit erleichternde Ursache, die Gewöhnung, zurückführen zu müssen. Dabei wird unter der Gewöhnung oder „apperzeptiven Uebung" (Wundt)

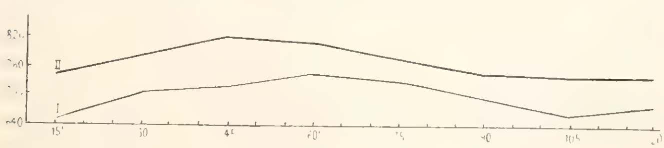


Fig. 10.



Fig. 11.

der Fortschritt in der Fähigkeit der zweckmäßigen Einstellung verstanden, der Möglichkeit, konzentriert zu bleiben und das Gefühl des Ungewohnten zu überwinden.

Zieht man die hier erörterten Komponenten der Arbeitskurve heran, so versteht man auch die Wirkungen der Arbeitspausen, die zum Teil sehr unerwartete sind. Die Arbeitspause bringt nämlich nicht einfach infolge der durch sie bewirkten Erholung eine Besserung der Leistung, vielmehr kommt neben der Erholung und der durch sie bewirkten Besserung auch eine Verschlechterung durch den Uebungsverlust in Betracht. Denn je nach Art und Dauer der geleisteten Arbeit und der Individualität, welche die Arbeit leistet, und deren Grundeigenschaften (Uebungsfähigkeit, Uebungsfestigkeit, Ermüdbarkeit) ist die Pausenwirkung verschieden. Durch systematische Versuche mit allmählicher Variation der Pausenlänge kommt man dazu, die günstigste Pause festzustellen. Sie ist abhängig von Arbeit und Individualität und darum in jedem Falle die günstigste, weil sie ein möglichst günstiges Verhältnis von Erholung und Uebungsverlust in sich schließt. Sie schwankte nach Untersuchungen Lindleys bei 3 Versuchspersonen nach ½stündigem Addieren zwischen 15′ und 60′. Wird die Arbeitsunterbrechung über die Zeit der günstigsten Pause verlängert, so wird die Pausenwirkung wieder ungünstiger, weil nunmehr der immer stärker anwachsende Uebungsverlust nicht mehr genügend durch die Erholung kompensiert wird.

Macht man systematische Pausenversuche, indem man nach Arbeitsleistungen gleicher Dauer kurze Pausen verschiedener Länge einschiebt, so erhält man Ergebnisse, welche die Annahme einer weiteren, bisher noch nicht genannten Komponente der Arbeitskurve nahelegen. Nach dem bisher Erörterten sollte angenommen werden, daß die Leistung unmittelbar nach Aufhören der Arbeit am schlechtesten ist, daß sie bei systematischer Einschiebung von Pausen wachsender Länge durch solche bis zur Länge der günstigsten Pause kontinuierlich verbessert wird, um durch längere Pausen wieder ungünstig beeinflußt zu werden. Tatsächlich entsprechen die Ergebnisse dieser Erwartung nicht.

Es kann unter Umständen eine noch vor der günstigsten Pause liegende Pause von 5 Minuten besser wirken als eine solche von 15 Minuten. Ja es kann sogar eine Pause von bestimmter Länge bisweilen ungünstiger wirken als gar keine. Die folgende Zusammenstellung Kraepelins verdeutlicht das. Es sind Pausen verschiedener Dauer nach einer Arbeitsleistung von 5 Minuten eingeschoben worden. Die Werte für die Leistungen sind Prozentzahlen der vor den Pausen erreichten Werte.

Pausendauer	0′	1′	5′	10′	15′	20′	30′	
Hylan, H	100,3	100,8	103,3	101,1	101,1	93,9	106,1	Arbeit von 5′.
Hylan, K	98,5	100,6	101,5	98,5	100,4	99,9	100,9	
Hylan, K	100,5	100,1	109,0	110,4	98,4	111,8	112,5	
Krauß, A	96,0	99,1	98,2	—	98,2	—	101,1	
Krauß, D	97,3	96,4	101,4	—	90,4	—	100,8	
Krauß, E	94,6	98,1	102,8	—	98,6	—	101,7	

Amberg, der die Beeinträchtigung der Arbeit durch kurze Pausen zuerst feststellte, glaubte hier eine flüchtige arbeitsfördernde Ursache gefunden zu haben, die von der Uebung abzutrennen sei. Er nannte sie „Anregung“ und verglich sie mit der Aufhebung der Trägheit der Massen, welche den Anfang wie die Beendigung einer Arbeit erschwert. Kraepelin möchte unter diesen Begriff aber nicht nur die Beseitigung der Trägheit und des Beharrungsvermögens, sondern auch eine „Arbeitsbereitschaft“ einbeziehen, welche aus verschiedenen Bedingungen (Einstellung und Konzentration, Festhalten der Willensrichtung, schließlich auch Spannung und Erregung) zusammengesetzt gedacht werden kann. Wie infolge des Verhältnisses der Anregungswirkung zur Ermüdung dieselbe kleine Pause nach verschieden langer Arbeitszeit ganz verschiedene Wirkungen zeigt, demonstriert auch folgende Tabelle aus Versuchen Heumanns. Dieser schob nach Arbeitszeiten von 1′ bis 60′ immer die gleiche Pause von einer Minute ein und erhielt z. B. folgende Werte.

	Arbeitsdauer	1′	5′	10′	15′	30′	60′
1 Min. Pause	Leistung nach der Pause in % der Leistung vor der Pause	86,7	97,4	105,3	106,0	111,5	112,3

Nach einer Arbeit von einer und fünf Minuten war die Ermüdung offenbar noch nicht groß genug, so daß ihr Ausgleich den Verlust an Anregung nicht überwiegen konnte. Erst nach 10 Minuten Arbeitsdauer tritt die Besserung der Leistung durch Erholung in den Vordergrund. Aus diesem Verhältnis der Wirkung der Fortschaffung der Ermüdung zu der des Verlustes der Anregung sind auch Werte zu verstehen, welche Amberg fand, wonach z. B. eine viertelstündige Pause die Leistung steigerte, wenn sie nach einstündiger Addierarbeit eingeschoben wurde, sie herabsetzte, wenn sie nach ½stündiger Addiertätigkeit eintrat, dagegen nach ½stündiger Lernarbeit günstig wirkte.

In den hier behandelten Faktoren glaubt Kraepelin die wesentlichsten wirksamen Momente der Arbeitskurve getroffen zu haben. Er hat versucht sie aus den empirischen Kurven schätzungsweise rechnerisch herzuleiten und erhält dann ein Bild der Arbeitskurve, wie es Figur 12 wiedergibt. In dieser ist schwarz ausgezogen die empirische Kurve, die Zeit der Pause ist gestrichelt. Als stärkster arbeitsfördernder Faktor erhebt sich die Kurve der Uebung, ihr entgegen wirkt fast genau antagonistisch die Kraft der Ermüdung. Uebung und Ermüdung verschwinden, wie aus der Figur ersichtlich ist, während der Pause nicht völlig (die Linien erreichen das Niveau des Beginns nicht). Doch ist der Uebungsrest größer als der Rest der Ermüdung (daher Förderung der Arbeit). Als kurz andauernde Steigerungen der Leistung finden wir ferner die Effekte der Willensanspannung (des Antriebs). Sie steigert zum Beginn und Schluß die Leistung nicht unbeträchtlich (wäre z. B. die Antriebswirkung bei Beginn der Arbeit nicht vorhanden, so würde die Leistung unter 400 beginnen, statt bei 480). Als arbeitsfördernde Faktoren finden wir endlich die Gewöhnung und Anregung, deren Kurven sich besonders dadurch unterscheiden, daß die Linie der Anregung während der Pause verschwindet, um nach Wiederbeginn der Arbeit wieder schnell anzusteigen.

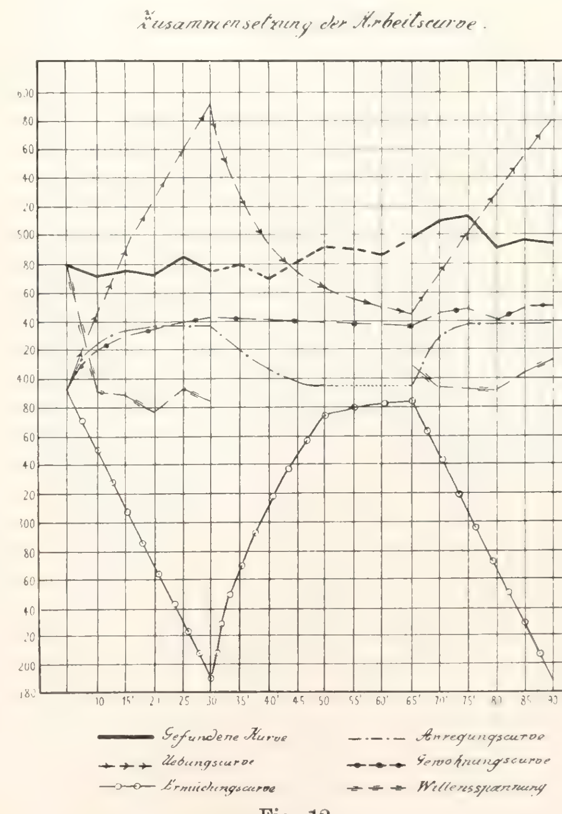


Fig. 12.

3. Die persönlichen Grundeigenschaften und die Messung von Uebung und Ermüdung. Bei der Untersuchung der allgemeinen Gesetzmäßigkeiten des Arbeitsverlaufs und der Komponenten der Arbeitskurve treten dauernd Beziehungen der einzelnen Faktoren zueinander und Regelungen dieser Beziehungen je nach den Individualitäten, welche untersucht werden, hervor. Gesetzmäßige Beziehungen zwischen Uebung und Ermüdung offenbaren sich zum Beispiel darin, daß sehr stark ermüdende Arbeit den Uebungsfortschritt herabsetzt, und daß nach der völligen Fortschaffung der Ermüdung durch den Nachtschlaf der Uebungsfortschritt größer ist als nach einigen Stunden Tagespause. Ebenso besteht in der Individualität selbst eine Korrelation zwischen Uebungsfähigkeit und Ermüdbarkeit. Ermüdbare Personen erweisen sich in der Regel als besonders übungsfähig. Solche Beziehungen der einzelnen Komponenten der Arbeitskurve zueinander, die zugleich Kennzeichnungen der seelischen Konstitution der Individualität werden, offenbaren sich besonders auch in dem Verhältnis von Leistungsfähigkeit und Schlaftiefe. Es ist mehrfach beobachtet worden, daß die Ermüdbarkeit bestimmter Personen be-

sonders bei der Morgenarbeit erheblich schien, daß aber auch öfters die Herabsetzung der Leistungsfähigkeit am Morgen im Verlauf der Arbeit schwindet. Mehrfach, allerdings nicht ausgiebig genug, angestellte Untersuchungen über die Schwankungen der Leistungsfähigkeit im Verlauf des Tages haben gezeigt, daß es mehrere Gipfel der Kurve der Leistungsfähigkeit im Ablauf des Tages zu geben scheint, und daß die Verteilung dieser Schwankungen und der Zeitpunkt der Höchstleistungen enge Beziehungen zu der Schlaftiefe der Individuen zu haben scheint. Experimentelle Untersuchungen der Schlaftiefe sprechen dafür, daß der Schlaf bei den „Morgenarbeitern" sehr rasch seine größte Tiefe erreicht und dann (nach 2 bis 3 Stunden tiefster Betäubung) oberflächlich verläuft; daß dementsprechend bei den Morgenarbeitern die eigentliche Fortschaffung der Ermüdung sehr schnell erfolgt und die Stunden oberflächlichen Schlafes der Fortschaffung andersartiger Hemmungen dienen können. Demgegenüber erreichen die „Abendarbeiter" erst spät die stärkste Schlaftiefe, halten einen erheblichen Grad solcher noch bis gegen das Erwachen am Morgen ein, und brauchen — nach Kraepelin — wahrscheinlich noch die ersten Tagesstunden zum Ausgleich der Unebenheiten, die sich durch den Neuerwerb des verflossenen Tages ergeben. Unter diesem Gesichtspunkt hält Kraepelin die Minderleistung der Abendarbeiter am Morgen auch nicht für einen Ausdruck einer wirklichen Ermüdbarkeitssteigerung, sondern für einen Hemmungseffekt, der im Gegensatz zu echten Ermüdungswirkungen im Verlauf der Tätigkeit allmählich schwindet. (Daß übrigens auch bei den Morgenarbeitern die letzten Schlafstunden zur Erreichung der gewohnten Leistungsfähigkeit nötig sind, hat Weygandt durch Versuche mit kurzen und langen Schlafpausen gezeigt.)

Jedenfalls offenbaren solche Tatsachen die enge Beziehung der Arbeitskurve zu ganz tief liegenden individuellen Eigentümlichkeiten, den „persönlichen Grundeigenschaften" nach Kraepelin. Solche Grundeigenschaften, die sich besonders aus dem Studium der Arbeitskurve ergeben, sind nach Kraepelin die folgenden:

Die Uebungsfähigkeit; sie wird gemessen durch die Zunahme der Leistungsfähigkeit unter dem Einfluß der Arbeit.

Die Uebungsfestigkeit (das Generalgedächtnis) drückt sich aus in der Erhöhung der Leistungsfähigkeit, welche nach längeren Arbeitspausen nachweisbar bleibt.

Die Anregbarkeit, jener arbeitsfördernde Faktor, der in der Pause schnell schwindet.

Die Ermüdbarkeit, bestimmt aus der Abnahme der Leistung bei länger fortgesetzter Arbeit.

Die Erholungsfähigkeit, welche aus der die Leistung bessernden Wirkung der Pause erschlossen wird.

Die Schlaftiefe, bestimmbar durch Weckschwellenversuche.

Die Ablenkbarkeit, welche sich in der Herabsetzung der Leistung durch Störungen äußert.

Die Gewöhnungsfähigkeit, erkennbar aus dem Stand der Leistung, die trotz der Setzung von Störungen erreicht wird.

Für all diese Grundeigenschaften sind von Kraepelin und seiner Schule Methoden zur rechnerischen Bestimmung ausgebildet worden. Außer diesen Versuchen sind aber auch andere besonders zur Bestimmung der Ermüdung und Ermüdbarkeit angestellt worden.

Gerade diese sind besonders für den Schulbetrieb von großer Bedeutung, für welchen man nicht nur die Leistungsfähigkeit der einzelnen Schüler, sondern auch den Ermüdungskoeffizienten der Lehr- und Lernmethoden festzustellen suchte. Die Verfahren hierfür waren sehr verschieden. Viel Aufsehen erregten die Versuche Griesbachs, die Herabsetzung der Wahrnehmungsschwelle des Raumsinns als Ermüdungszeichen zu benutzen. Trotz neuerer Versuche, das Verfahren zu rechtfertigen, wird man dieses doch als sehr unsicher und für praktische Versuche kaum brauchbar betrachten müssen. Aehnliches gilt von anderen Schwellenuntersuchungen etwa des Gehörs oder der Wahrnehmung von Bewegungen. Höhere geistige Leistungen, z. B. die Kombinationsaufgaben nach Ebbinghaus, geben zu wenig die Möglichkeit rechnerischer Verwertung. Körperliche Registrierungen nach dem ergographischen Verfahren oder der Aufzeichnung unbelasteter Bewegungen geben zwar wichtige Einsichten in den Mechanismus der Ermüdung, sind aber für kurze praktische Versuche nicht brauchbar. Praktischen Zwecken mehr angepaßt erscheint die Tempoklopfmethode (Aenderung der Geschwindigkeit des Tempoklopfens), wie sie nach Stern besonders Wells mit Berücksichtigung der Methoden Kraepelins ausgebildet hat. Sehr geeignet für praktische Ermüdungsmessungen bei körperlicher Arbeit ist die Untersuchung mit dem Arbeitsschreiber nach Weiler, wobei Kraftleistungen mit einem Dynamometer gemessen werden und das Versuchsverfahren die Prinzipien der Kraepelinschen Untersuchungen einhält.

Für die praktische Untersuchung vorwiegend geistiger Arbeit ist das souveräne

Verfahren die Additionsmethode Kraepelins, dem aber andere geistige und körperlich-geistige Arbeitsprüfungen nachgebildet werden können und nachgebildet worden sind (Maschinenschreiben, Schriftsetzen u. a.). Dabei ist es, wie Kraepelin gezeigt hat, zweckmäßig, wenn man Ermüdung usw. nach einer bestimmten Arbeitsleistung messen will, als Prüfungsarbeit nicht die gleiche Arbeit zu verwenden, sondern eine andere, z. B. nach einer Unterrichtsstunde im Deutschen den systematischen Kraepelinschen Rechenversuch. (Daß man übrigens selbst den Problemen industrieller Arbeit gegenüber nicht ganz hilflos ist, hat neuerdings M. Weber gezeigt.)

Das Kraepelinsche Verfahren, wie es allmählich zur Messung von Ermüdung und Uebung und der anderen wichtigsten Komponenten der Arbeitskurve für praktische Zwecke ausgebildet worden ist, ist folgendes:

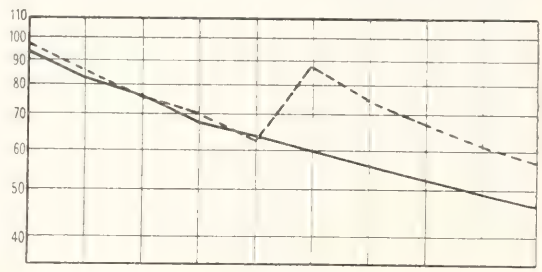


Fig. 14.

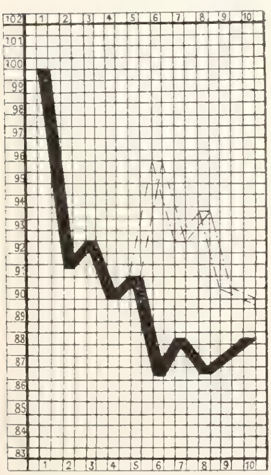


Fig. 13.

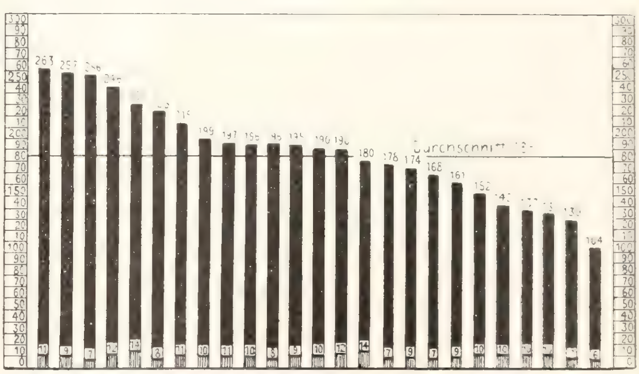


Fig. 15.

Zehn Minuten währendes Rechnen dient als Prüfungsarbeit (gewöhnlich 10 Tage hindurch). Jeden 2. Tag wird nach den ersten 5 Minuten Arbeit eine Pause von 5 Minuten eingeschoben, so daß 5 Arbeitstage mit, 5 ohne Pause entstehen. Die Zahl der Addierungen in je einer Minute wird registriert (den Fehlern wird meistens keine Aufmerksamkeit geschenkt). Folgende Berechnungen geben dann wichtige Einblicke in den Verlauf der Arbeit und die persönlichen Grundeigenschaften:

Man berechnet den Unterschied der Leistungen der gesamten 5 ersten und 5 letzten Minuten und der 5. und 6. Minute allein an pausenlosen und Pausentagen. Die Vergleichung dieser Differenzen gibt Anhaltspunkte für die Erholung durch Pausenwirkung und für den Grad der Ermüdung am pausenlosen Tag. Als „Uebungskoeffizienten" kann man das Verhältnis der Leistung der 2. Minute zur 6. Minute an Pausentagen benutzen u. a. m.; den „Ermüdungskoeffizienten" kann man aus dem Uebungskoeffizienten, aus dem Resultat der ersten 5 Minuten und dem Resultat der zweiten 5 Minuten an den Tagen ohne Pause mit einiger Wahrscheinlichkeit schätzen. Aus dem Unterschied der Leistung der 2. Minute und der 10. Minute an den pausenlosen Tagen kann man Anhaltspunkte für das Fortschreiten der Ermüdung erhalten.

Den besten Aufschluß über die Uebungsfähigkeit erhalten wir durch Vergleich der Leistungen (z. B. der ersten 5 Minuten) von Tag zu Tag (vgl. Kurve Vogt Fig. 2, Frankfurther Fig. 4). Zur Bestimmung der Uebungsfestigkeit sind die Leistungen nach langen Zwischenzeiten (Wochen, Monaten) zu vergleichen (letzter Tag der Kurve Vogt Fig. 2). Die Anregbarkeit wird gemessen an der Abnahme der Leistungsfähigkeit durch Einschieben bestimmter Pausen gegenüber dem einfachen Fortarbeiten. Die Erholungsgeschwindigkeit

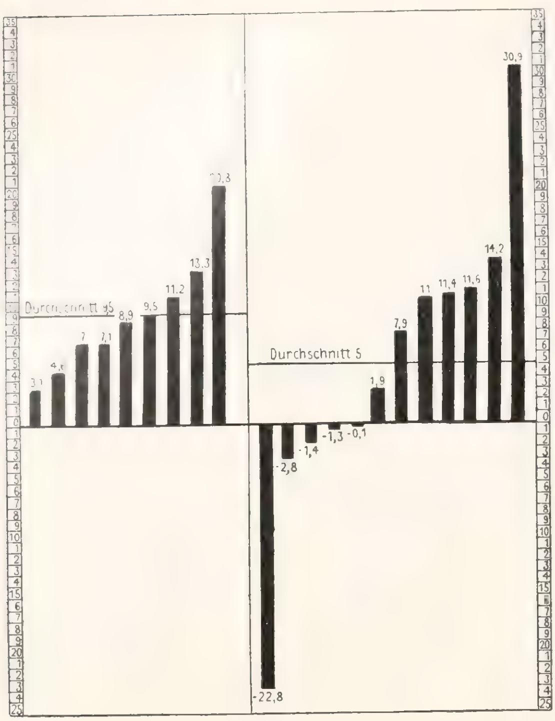


Fig. 16.

läßt sich gleichfalls durch systematische Pausenversuche feststellen. Die Brauchbarkeit der hier angedeuteten Methoden der Arbeitsuntersuchung, die bereits mannigfach bewährt ist, kann auch durch die folgenden Kurven illustriert werden. Figur 13 gibt eine Arbeitskurve nach Cotton, gewonnen aus dem Durchschnitt (bei prozentualer Berechnung) der Leistungen von 25 gesunden Personen (10 Minuten Rechnen, 5 pausenlose, 5 Pausentage). Die gestrichelte Kurve gibt die Leistung an den Pausentagen wieder. Der Abfall an den pausenlosen Tagen durch Ermüdung und die Besserung durch ihre Fortschaffung durch Erholung ist in der Kurve ohne weiteres ersichtlich. Ganz ähnlich ist eine Dynamometerkurve gewonnen mit dem Weilerschen Verfahren von Orsczulok (Fig. 14) — gestrichelt sind auch hier die Pausenversuche (Durchschnitt von 12 Versuchspersonen). Figur 15 ferner demonstriert die absolute Leistung (ganzer schwarzer Stab) und den durchschnittlichen täglichen Arbeitszuwachs durch Uebung (schraffierte kleine Säule) von 25 Versuchspersonen nach Cotton. Figur 16 endlich zeigt die unmittelbare Pausenwirkung (Vergleich der 5. und 6. Arbeitsminute am Pausentag) an gesunden (links) und geisteskranken (rechts) Personen nach Cotton. Durch Stäbe über der Abszisse ist das Plus an Leistung der 6. Minute (nach der Pause) gegenüber der 5. (vor der Pause) angedeutet, durch Stäbe unter der Abszisse ein etwaiges Minus. Die einzelnen Stäbe bezeichnen den Durchschnitt aus den Leistungen der einzelnen Versuchspersonen. Während normaler und ganz natürlicherweise die Pause — durch Fortschaffung der Ermüdung — stets eine erhebliche Besserleistung in der 6. Minute bewirkt, ist, wie aus der Figur ersichtlich, bei Geisteskranken bisweilen in starkem Maße das Gegenteil der Fall. Für die Erkenntnis der Gründe hiervon lassen sich aus den Versuchen Anhaltspunkte gewinnen.

Literatur. *Psychologische Arbeiten herausgegeben von E. Kraepelin, Bd.* 1 *bis* 7. — ***E. Kraepelin,*** *Die Arbeitskurve. Philosophische Studien herausgegeben von Wundt Bd.* 19. — ***Derselbe,*** *Ueber Ermüdungsmessungen. Arch. f. d. ges. Psychol., Bd.* 1, *S. 1.* — ***W. Specht,*** *Arch. f. d. ges. Psychol.,* 3, *S. 245.* — ***E. Bischoff,*** *Arch. f. d. ges. Psychol.,* **22**, *S. 423.* — ***M. Weber,*** *Arch. f. soz. Gesetzgebung u. Statistik,* **27**, **28**, **29** *(vorzügliche Zusammenfassung).* — ***M. Offner,*** *Die geistige Ermüdung. Berlin 1910.* — ***Ebbinghaus-Dürr,*** *Grundzüge der Psychologie. 2. Aufl., Bd.* 1, *S. 721.* — ***Wundt,*** *Grundriß der physiologischen Psychologie. 6. Aufl., Bd.* 3.

M. Isserlin.

Ultraviolett.

1. Wesen der ultravioletten Strahlen. 2. Erzeugung ultravioletten Lichtes: a) Lichtquellen mit Temperaturstrahlung. b) solche mit Lumineszenzstrahlung. 3. Absorption ultravioletten Lichtes: a) Absorption einiger Substanzen. b) Ultraviolettfilter. c) Sichtbarkeit der Strahlen. 4. Brechung und Dispersion der kurzwelligen Strahlen: Dispersion einiger praktisch wichtiger Substanzen. 5 Apparate zur Untersuchung der Strahlung. a) Ultraviolettspektrographen. b) Photometrie im Ultraviolett. 6. Wirkungen des ultravioletten Lichtes. a) Photographische und photochemische Wirkung. b) Fluoreszenz und Phosphoreszenz. c) Lichtelektrizität. d) Ionisierende Wirkung. Beziehung zu den Röntgenstrahlen. e) Physiologische Wirkung. 7. Ultraviolettmikroskop.

1. Wesen der ultravioletten Strahlen. Im Jahre 1901 entdeckte I. W. Ritter, daß das durch ein Prisma erzeugte Spektrum des Sonnenlichtes mit dem Violett nicht aufhöre, sondern daß noch darüber hinaus eine

Einwirkung auf das Chlorsilber erfolge. Man hat die Strahlen, die diese Einwirkung hervorrufen, als ultraviolette Strahlen bezeichnet.

Physikalisch bedeuten die ultravioletten Strahlen Licht, dessen Wellenlänge kürzer ist, als etwa 0,0004 mm, oder wenn man für den zehnmillionsten Teil des Millimeters den Namen Angströmeinheit benutzt, Licht, dessen Wellenlänge unter 4000 Angströmeinheiten (AE) liegt. Eine ganz genaue Abgrenzung des Ultraviolett gegen das sichtbare Gebiet läßt sich nicht geben, da die Grenze zwischen sichtbaren und unsichtbaren Strahlen bei verschiedenen Personen nicht genau die gleiche ist, und auch bei derselben Person unter verschiedenen Bedingungen nicht an derselben Stelle zu liegen braucht (s. 3c).

2. Erzeugung ultravioletten Lichtes. Um ultraviolette Strahlen zu erzeugen, kann man dieselben Vorgänge benutzen, die auch zur Lichterzeugung dienen. Dabei kommen einmal die Erscheinungen in Betracht, die beim Glühen fester oder flüssiger Körper infolge hoher Temperatur auftreten, die sogenannte Temperaturstrahlung, oder die Erscheinungen der Lumineszenz, das ist das Leuchten infolge elektrischer oder optischer Erregung, wie Leuchten im elektrischen Bogen oder Funken, in Geißlerschen Röhren oder auch unter dem Einfluß auftreffenden Lichtes, also Fluoreszenz- und Phosphoreszenzerscheinungen.

2a) Lichtquellen mit Temperaturstrahlung. Zur Erzeugung ultravioletten Lichtes sind die durch hohe Temperatur erregten Lichtbewegungen ziemlich wenig geeignet. Denn die Intensität der Strahlung ist im kurzwelligen Gebiet selbst bei unseren heißesten Lichtquellen sehr gering. Von allen Temperaturstrahlern ist derjenige, der bei bestimmter Temperatur für eine gegebene Wellenlänge die größtmögliche Intensität hat, der absolut schwarze Körper, d. i. ein Körper, der alle auf ihn auffallende Strahlungsenergie vollkommen absorbiert, wie es im sichtbaren Teil des Spektrums für den Ruß mit einiger Annäherung erfüllt ist. Aber durch eine einfache Rechnung läßt sich zeigen, daß selbst für einen schwarzen Körper die Intensität im Ultraviolett außerordentlich schnell abfällt. Die Abhängigkeit der Strahlungsenergie eines solchen Körpers von Temperatur und Wellenlänge ist nämlich nach Planck durch die Beziehung gegeben

$$I = \frac{C \cdot \lambda^{-5}}{e^{\frac{c}{\lambda T}} - 1}$$

Darin bedeuten C und c Konstanten, I die Intensität der Strahlung, λ die Wellenlänge in Tausendsteln des Millimeters, T die absolute Temperatur des strahlenden Körpers und e die Basis des natürlichen Logarithmensystems. Die Konstante c hat den Wert 14500. Für eine Temperatur von 3000° die für irdische Lichtquellen schon sehr hoch ist, gilt dann bei der Wellenlänge 0,2 μ (1 μ gleich 0,001 mm)

$$I_1 = \frac{C}{0{,}00032(e^{24}-1)}$$

und für die Wellenlänge 0,3 ebenso

$$I_2 = \frac{C}{0{,}00243(e^{16}-1)}.$$

Bildet man das Verhältnis der Intensitäten $I_1 : I_2$, so ergibt sich rund 1 : 400. Wenn also bei einer Wellenlänge von 3000 AE die Intensität noch 400 ist, so ist sie bei 2000 AE nur noch 1. Man sieht daraus, daß bei unseren Lichtquellen mit Temperaturstrahlung: Petroleumlicht, Gaslicht, elektrischem Glühlicht, ja selbst beim elektrischen Bogenlicht deren Intensität bei 3000 AE schon verhältnismäßig schwach ist, unterhalb dieser Wellenlänge keine beträchtliche Intensität mehr erwartet werden kann.

2b) Lichtquellen mit Lumineszenzstrahlung. Wesentlich anders ist das bei der Lumineszenzstrahlung. Solche Lumineszenzstrahlungen treten besonders kräftig dann auf, wenn Gase oder Dämpfe durch elektrische Vorgänge zum Leuchten erregt werden. Die entstehenden Spektren sind dann aber nicht wie bei der Temperaturstrahlung fester und flüssiger Körper kontinuierliche, sondern sie bestehen aus einzelnen Linien oder Banden. Solche Linien- und Bandenspektren treten besonders kräftig dann auf, wenn Körper im elektrischen Bogen oder Funken zum Verdampfen und Leuchten gebracht werden. Diese Linien- und Bandenspektren zeigen nun meist auch außer dem sichtbaren Lichte eine starke Emission im Ultraviolett, die besonders bei vielen Metallen die Linienzahl im sichtbaren und erst recht im ultraroten Teil des Spektrums weit überwiegt. Die Intensität dieser ultravioletten Linien ist je nach der Art ihrer Erregung meist verschieden. Im Vergleich zum sichtbaren Gebiet zeigen die durch einen starken Kondensatorfunken hervorgerufenen Spektra die größte Intensität im Ultraviolett. Nach Pflüger liegt das Energiemaximum in solchen Metallfunkenspektren unterhalb der Wellenlänge 2600 AE. Interessant ist das Studium dieser ultravioletten Metallinien besonders deshalb, weil in diesem Teil des Spektrums fast ausschließlich die Gruppen von Linien zu finden sind, die man als Serien bezeichnet, und deren Schwingungszahlen durch einen Ausdruck von der Form (Kayser und Runge)

$$\nu = A - \frac{B}{n^2} - \frac{C}{n^4}$$

oder auch (Rydberg)

$$\nu = N\left(\frac{1}{n^2} - \frac{1}{m^2}\right)$$

bestimmt sind.

In der ersten Gleichung sind A, B, C Konstanten, während n eine Zahl ist, die die Reihe der ganzen Zahlen von 3 ab durchläuft, so daß dadurch eine Gruppe von Linien, eben die Serie, dargestellt wird. In der Rydbergschen Gleichung sind N und m Konstanten, während n wieder die Reihe der ganzen Zahlen durchläuft. Die zu einer Serie gehörenden Linien sind in ihrem ganzen Verhalten einander sehr nahe verwandt, so daß man sich ihre Emission von einem Zentrum ausgehend denkt. Die im sichtbaren Gebiet gelegenen Linien gehören meist keinen solchen Serien an. Nur die Alkalimetalle und der Wasserstoff, von denen wenigstens ein Teil der Serien im sichtbaren Gebiete liegt, machen hier eine Ausnahme. Interessant ist noch die Tatsache, daß im allgemeinen mit zunehmendem Atomgewicht der Metalle ihre Serien weiter im Ultraviolett liegen.

Eine sehr wichtige Lichtquelle für das Ultraviolett ist die Quecksilberdampflampe geworden, eine elektrische Bogenlampe, deren Elektroden aus Quecksilber bestehen und sich in einem luftleer gepumpten Gefäß befinden. Besonders wenn dieses Gefäß aus einer gut ultraviolettdurchlässigen Substanz, etwa dem von Schott in Jena hergestellten Uviolglas oder noch besser aus geschmolzenem Quarz besteht, ist diese Lampe außerordentlich reich an ultravioletter Strahlung, und da die Lampe äußerst ruhig und gleichmäßig brennt, ist sie für viele Zwecke, bei denen ultraviolettes Licht benutzt wird, sehr brauchbar.

An kontinuierlichen Lichtquellen im Ultraviolett herrscht Mangel und zwar deshalb, weil die Lumineszenzerscheinungen, deren kurzwelliges Licht wir benutzen, meist kein kontinuierliches Licht ergeben. Man ist also auf die seltenen Fälle angewiesen, wo durch Lumineszenzvorgänge ein wenigstens annähernd kontinuierliches Spektrum erzeugt wird. Das ist z. B. in Geißlerröhren mit sehr enger Kapillare (unter 0,2 mm) der Fall, die mit Wasserstoff von verhältnismäßig hohem Druck (50 bis 100 mm) gefüllt sind und durch die man den sekundären Strom eines starken Funkeninduktors schickt (V. Schumann). Aber die Intensität der hier entstehenden ultravioletten Strahlung ist äußerst gering, abgesehen davon, daß bei der hohen Belastung die Röhren leicht springen. Die Methode, Linienspektra mit möglichst vielen Linien zu benutzen, wobei auch zur Vermehrung der Linienzahl zu Metallegierungen gegriffen wird (Eder) läßt sich wegen der immer noch entstehenden Diskontinuitäten nicht für alle Zwecke benutzen. Besonders bei hoher Dispersion versagt sie. Das beste Mittel zur Erzeugung kontinuierlicher Spektren bis unter die Wellenlänge 2000 ÅE herunter ist der zwischen Metallelektroden unter Wasser übergehende kondensierte Funke. Um das Uebergehen des Funkens im Wasser an der Stelle W (Fig. 1) zu ermöglichen, muß man eine Luft-

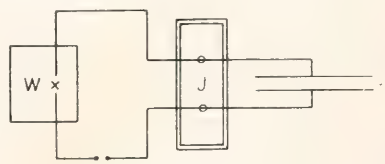


Fig. 1.

funkenstrecke vorschalten L. Als Metall eignet sich am besten Aluminium, da es bei seiner Zerstäubung das Wasser nicht färbt (Konen und Grebe). Auch diese Lichtquelle hat jedoch nur geringe Intensität und ist auch nicht vollkommen kontinuierlich, indem sie die ultravioletten Wasserdampfbanden und die ultravioletten Aluminiumlinien auf dem kontinuierlichen Grunde zeigt. V. Henry benutzt statt des einfachen Kondensatorfunkens einen Schwingungskreis, wie er in Figur 2 dargestellt ist. Dabei ist I das

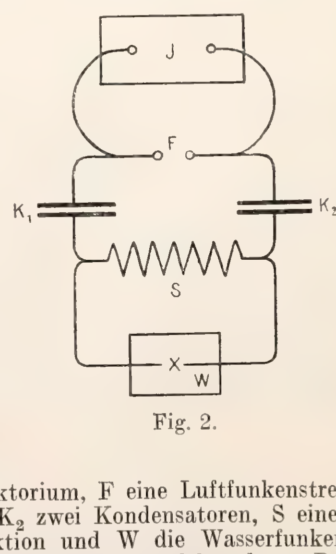


Fig. 2.

Induktorium, F eine Luftfunkenstrecke, K_1 und K_2 zwei Kondensatoren, S eine Selbstinduktion und W die Wasserfunkenstrecke zwischen Aluminiumelektroden. Bei dieser Anordnung soll die Emission im Ultraviolett

wesentlich stärker sein. (Nach brieflicher Mitteilung.)

Noch weniger weit als die oben beschriebenen Lichtquellen reicht das Sonnenspektrum ins Ultraviolett, das bei der Wellenlänge 2930 AE plötzlich abbricht. Bei etwa 2000 AE hört überhaupt die Emission unserer sämtlichen Lichtquellen in den meisten Fällen auf. Das liegt nicht daran, daß in den Lichtquellen Strahlen unter dieser Wellenlänge nicht erzeugt werden, sondern daß die Apparate, mit denen man sie untersucht, sie nicht mehr hindurchlassen. Durch Beachtung besonderer Vorsichtsmaßregeln ist es V. Schumann gelungen, zu wesentlich kürzeren Wellen, bis unter die Wellenlänge 1000 zu kommen (s. unten).

Eine eigentümliche Art der Erzeugung ultravioletter Strahlung ist von Wood (Physik. Ztschr. Bd. 11, S. 823ff., 1910) gefunden worden. Wood zeigt, daß von einem kondensierten Funken, der zwischen Aluminiumelektroden übergeht, eine Emission vorhanden ist, die direkt oder indirekt zwei Banden aussendet, die man sonst als dem Wasserdampf eigentümlich kennt. Die Versuchsanordnung ist durch die Figur 3

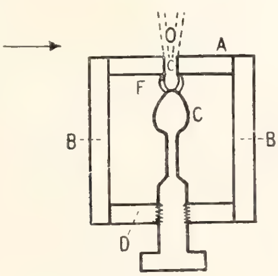


Fig. 3.

dargestellt. B ist ein Messingzylinder, der oben durch die Aluminiumplatte A mit der Oeffnung O und unten durch die Ebonitplatte D verschlossen ist. Durch letztere ist der Aluminiumstab C geführt, an dessen oberem Ende gegen A der Kondensatorfunke F überspringt. Trotzdem nun sorgfältig ein Austritt von Funkenlicht bei O verhindert ist, zeigt sich dem aus der Richtung des Pfeiles untersuchenden Beobachter im Spektroskop das ultraviolette Wasserdampfspektrum. Woher diese Emission stammt, wissen wir bisher nicht.

3. Absorption ultravioletten Lichtes. 3a) Absorption einiger Substanzen. Durch Absorption ist das plötzliche Aufhören des Sonnenspektrums zu erklären. Die Luft läßt die kurzen Wellen nicht mehr hindurch, und zwar hört das Spektrum um so eher auf, je dicker die durchlaufene Schicht ist. So soll nach Crova 1 m Luft bei Atmosphärendruck alles bis zur Wellenlänge 184,2 $\mu\mu$ absorbieren, nach Schumann sicher bis 165 $\mu\mu$. An dieser Absorption der Luft ist wohl sicher das Ozon schuld.

Gläser absorbieren ebenfalls das Ultraviolett bis 300 $\mu\mu$, und zwar absorbieren die Flintgläser weiter nach längeren Wellen wie die Crowngläser. Am weitesten ultraviolettdurchlässig ist das von Schott und Genossen in Jena hergestellte Uviolglas, das bis 253 $\mu\mu$ herunter Licht hindurchläßt.

Weit besser als Glas läßt klarer kristallinischer Quarz die kurzwelligen Strahlen durch. Eine 1 cm dicke Quarzplatte absorbiert nach Pflüger bei 222 $\mu\mu$ 5,8%, bei 214 $\mu\mu$ 8%, bei 203 $\mu\mu$ 16,4%, bei 186 $\mu\mu$ 32,8% des einfallenden Lichtes. Die verschiedenen Quarze sind aber je nach ihrer Herkunft ziemlich verschieden lichtdurchlässig, indem ganz geringe Beimengungen die Absorption erheblich vermehren können. Der geschmolzene Quarz erweist sich als nicht so lichtdurchlässig wie kristallinischer. Er läßt unterhalb 200 $\mu\mu$ überhaupt nichts mehr durch (Pflüger).

Bei sehr kurzen Wellen ist Flußspat besonders durchlässig; er läßt noch bis zur Wellenlänge 100 $\mu\mu$ herunter Licht durch und ist deshalb für Arbeiten im ganz kurzwelligen Gebiet besonders brauchbar. Die Untersuchungen von V. Schumann und Lyman im äußersten Ultraviolett sind mit Apparaten ausgeführt worden, die als Prismen und Linsen solche aus Flußspat hatten. Leider ist solch klarer Flußspat, wie er für die in Rede stehenden Untersuchungen benutzt werden kann, nur einmal gefunden worden, und es ist von dem damaligen Fund nicht mehr viel vorhanden.

Bei den Untersuchungen der ganz kurzwelligen Strahlen, die man dem Erforscher des Gebietes zu Ehren heute vielfach als Schumannstrahlen bezeichnet, hat sich gezeigt, daß für diese Strahlen fast alle Körper absorbieren. Will man bis 100 $\mu\mu$ herunter untersuchen, so muß man die Luft beseitigen, da sie von diesen Wellen nichts mehr durchläßt. Auch die Photographie solcher Strahlen erfordert besondere Sorgfalt. Gewöhnliche photographische Platten lassen die Strahlen gar nicht zu den lichtempfindlichen Teilchen gelangen, da die Gelatine zu stark absorbiert. Man muß daher zu solchen Versuchen Platten nehmen, bei denen die lichtempfindliche Schicht von Gelatine frei ist.

Für Ultraviolett ist endlich auch Steinsalz ziemlich durchlässig, so daß eine 1 cm dicke Steinsalzplatte bei der Wellenlänge 186 $\mu\mu$ erst 30% absorbiert. Danach ist Steinsalz noch durchlässiger als Quarz. Leider macht die starke Einwirkung der

Luftfeuchtigkeit auf Steinsalz die Benutzung für Instrumente schwierig.

Von Flüssigkeiten ist Wasser gut durchlässig; gut destilliertes Wasser läßt noch Strahlen bis 190 $\mu\mu$ durch, jedoch wird die Durchlässigkeit mit der Zeit durch im Wasser gelöste Stoffe schlechter. Ueber Absorption anderer Stoffe s. Kayser, Handbuch der Spektroskopie Bd. III.

3b) Ultraviolettfilter. Für viele Zwecke ist es wünschenswert, einen Körper zu besitzen, der nur die ultravioletten Strahlen durchläßt, die anderen aber absorbiert. Für einen kleinen Bereich des Ultraviolett wird diese Bedingung, wie Wood festgestellt hat, durch Nitrosodimetylanilin erfüllt, das für sichtbares Licht ziemlich undurchlässig ist, das Ultraviolett aber bis ungefähr 280 $\mu\mu$ durchläßt. Allerdings werden auch die hellgrünen und die gelben Strahlen durchgelassen, aber diese lassen sich leicht durch Filter beseitigen. Nach H. Lehmann läßt ein Filter aus den drei Bestandteilen:

1. wässerige Lösung von Nitrosodimetylanilin,
2. wässerige Lösung von Kupfersulfat,
3. Blauuviolkronglas

nur das Ultraviolett von 400 bis 280 $\mu\mu$ durch. Solche Filter werden von der Firma Carl Zeiß in Jena hergestellt. Sie finden besonders bei Untersuchungen über Fluoreszenz und Phosphoreszenz Anwendung, wo es sich um durch das ultraviolette Licht hervorgerufene schwache Strahlen von sichtbarem Licht handelt, die ohne Filter durch das helle erregende Licht verdeckt werden würden.

3c) Sichtbarkeit der Strahlen. Mit der Absorption des ultravioletten Lichtes hängt auch die Unsichtbarkeit zusammen. An sich sind die Organe der Netzhaut nicht vollständig unempfindlich gegen die kurzen Wellen, aber diese gelangen nicht hin, da die Augenflüssigkeiten und die Augenlinse sie absorbieren. Besonders die Absorption der letzteren kommt in Betracht, da sich herausgestellt hat, daß Personen, denen wegen Starerkrankung die Augenlinse herausgenommen war, etwa bis zur Wellenlänge 3020 sehen konnten (de Chardonnet). Die Strahlen erscheinen dann schwach violett und gegen Ende grau, so daß man nur den Helligkeitseindruck hat, ohne Farben zu erkennen. Man kann annehmen, daß dann nur die Stäbchen den Lichteindruck aufnehmen, während die Zäpfchen, die farbenempfindlich sind, nicht mehr reagieren.

4. Brechung und Dispersion der kurzwelligen Strahlen. Dispersion einiger praktisch wichtiger Substanzen. Die Brechung und die Dispersion im Ultraviolett sind besonders für die Substanzen untersucht worden, die für die Konstruktion von Apparaten zur Erforschung des Ultraviolett benutzt werden (s. unten). An ihnen sind auch vielfach die Dispersionsformeln für diesen Bereich geprüft worden. Die beigegebenen Kurven (Fig. 4) zeigen die

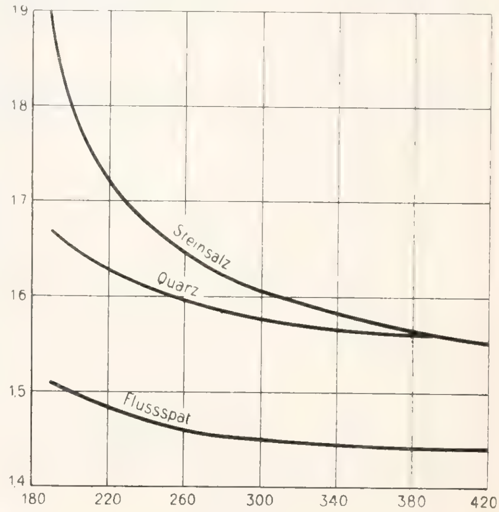


Fig. 4.

Dispersionskurven von Steinsalz, Quarz und Flußspat im Ultraviolett. Die größte Brechung und Dispersion hat Steinsalz; es folgt Quarz und schließlich Flußspat, bei dem beides den geringsten Wert hat. Steinsalz wäre also ein ideales Mittel zur Dispersion im Ultraviolett, wenn es nur an der Luft beständig wäre. Man hat deshalb versucht, Steinsalz etwa in Quarzplatten einzuschließen und so vor der Einwirkung der Luftfeuchtigkeit zu schützen. Teilweise ist dieser Versuch erfolgreich gewesen (Pflüger), doch erfordert die Herstellung solcher geschützter Steinsalzapparate große Sorgfalt.

5. Apparate zur Untersuchung der Strahlung. 5a) Ultraviolettspektrographen. Wegen der Unsichtbarkeit der ultravioletten Strahlen ist man zu ihrer Untersuchung auf ihre Wirkungen, die beobachtbar sind, angewiesen. Wegen der Absorption müssen die Apparate in ihren optischen Teilen aus Substanzen bestehen, die die kurzen Wellen durchlassen. Zur Untersuchung der ultravioletten Emission von Lichtquellen dienen meist Spektrographen mit Quarzprisma. Die Linsen bestehen ebenfalls aus Quarz und sind meist keine Achromate. Die Brechung ist daher in diesen Apparaten für die verschiedenen ultravioletten Strahlen sehr verschieden, und die Kassette, in der die zur Aufnahme des Spektrums dienende photographische Platte

liegt, steht deshalb meist sehr schief gegen die Achse der Objektivlinse des photographischen Apparates. Da Quarz in seiner kristallinischen Form Doppelbrechung zeigt, müssen für die Linsen und die Prismen die Strahlenwege in die Richtung der optischen Achse fallen. Außerdem wird wegen der Drehung der Polarisationsebene im Quarz meist das Prisma aus einem rechts- und einem linksdrehenden Teile zusammengesetzt. Achromatische Apparate sind dadurch hergestellt worden, daß man Quarz-Flußspatlinsen konstruierte. Flußspatprismen und Flußspatlinsen werden wegen ihrer Kostbarkeit nur vereinzelt verwendet. Auch ist die Dispersion sehr klein. Prismen aus Steinsalz und Achromate aus Quarz-Steinsalz sind ebenfalls benutzt worden. Sie haben den Vorteil sehr großer Dispersion, aber den Nachteil geringer Haltbarkeit.

Gitter lassen sich im Ultraviolett gut benutzen, wenn genügende Lichtstärke vorhanden ist. Auf Flußspat geteilte Plangitter oder besonders auf Spiegelmetall geteilte Reflexionsgitter eignen sich dazu. Von letzteren lassen sich, da keine Linsen nötig sind, besonders die Rowlandschen Konkavgitter mit Vorteil benutzen. Braucht man ebene Gitter, so hat man darauf zu achten, daß keine Silberspiegel zur Bildererzeugung benutzt werden, da Silber im Ultraviolett schlecht reflektiert. Spiegel aus Spiegelmetall sind dagegen gut brauchbar

5b) Photometrie im Ultraviolett. Handelt es sich nur um qualitative Bestimmungen der ultravioletten Emission oder Absorption, so läßt sich bei diesen Apparaten die photographische Platte oder ein fluoreszierender Körper benutzen. Schwieriger ist die quantitative Bestimmung ultravioletter Emission. Die Energie der in Betracht kommenden Emissionen ist meist so gering, daß sehr empfindliche Instrumente nötig sind, um sie noch zu messen, und auch diese reichen nur für starke ultraviolette Emission. Immerhin lassen sich Thermosäule und Bolometer auch zur Messung im Ultraviolett benutzen, wenn man nur genügend empfindliche Galvanometer anwendet. Leider läßt sich diese Empfindlichkeit nicht wohl über 10^{-12} A. bei kleinem Widerstande der Galvanometer treiben, so daß dadurch der Benutzung von Thermosäule und Bolometer eine Grenze gesetzt ist.

In neuerer Zeit benutzt man zur Ultraviolettphotometrie vielfach mit gutem Erfolge die lichtelektrische Wirkung dieser Strahlen (s. u.). Das Licht wirkt auf eine lichtelektrische Zelle nach Elster und Geitel, die natürlich ein Quarzfenster haben muß, und der photoelektrische Strom wird am besten elektrometrisch gemessen.

Auch die Photographie ist zu quantitativen Messungen im Ultraviolett brauchbar, wenn man das Hartmannsche Schwärzungsgesetz, nach dem Lichtintensitäten gleicher Wellenlänge gleich sind, wenn sie in gleichen Zeiten die gleiche Schwärzung einer photographischen Platte hervorrufen, anwendet. Zur Schwärzungsmessung wird dabei das Hartmannsche Mikrophotometer benutzt. Es besteht (Eders Jahrb. f. Photogr. und Reproduktionstechn. 1899) aus einem Doppelmikroskop, in dem das Bild der zu bestimmenden Schwärzung und einer in der Schwärzung kontinuierlich abnehmenden photographischen Platte, des sogenannten Meßkeils entworfen wird. Durch einen Lummer-Brodhunschen Photometerwürfel wird die Stelle gleicher Schwärzung am Meßkeil bestimmt.

Das Hartmannsche Mikrophotometer ist mehrfach verbessert worden. Insbesondere hat in neuester Zeit P. P. Koch (Ann. d. Phys. 39 S. 705ff. 1912) ein selbstregistrierendes Mikrophotometer hergestellt, das im Prinzip folgendermaßen konstruiert ist: die photographische Platte, deren Schwärzung gemessen werden soll, wird durch ein Uhrwerk zwischen einer Lichtquelle und einer photoelektrischen Zelle vorbeigezogen. Eine zweite photoelektrische Zelle wird von der Lichtquelle direkt beleuchtet, und beide Zellen liegen hintereinander in der Erdungsleitung eines Poles einer Batterie, deren anderer Pol direkt geerdet ist. Zwischen beiden Zellen liegt ein Saitenelektrometer, das sich bei verschiedener Belichtung der ersten Zelle verschieden auflädt und deshalb ein Maß für die Schwärzung der Platte gibt. Die Registrierung der Elektrometerausschläge erfolgt photographisch.

Ein gutes photographisches Photometer ist auch von H. Th. Simon (Wiedemanns Annalen 59 S. 91ff. 1896. Vgl. auch F. P. Defregger Ann. d. Phys. 41 S. 1012ff. 1913) hergestellt worden. Mit einem Spektroskop werden Spektren der zu photographierenden Lichtquellen auf einer photographischen Platte hergestellt. Die stärkere der beiden Lichtquellen wird durch einen rotierenden Sektor, der durch eine Schraube allmählich immer kleiner gestellt wird, stetig geschwächt, und gleichzeitig wird die photographische Platte vor dem Okularspalt bewegt. Der von der einen Lichtquelle herrührende Streifen bleibt gleichmäßig schwarz, der von der anderen stammende ist am einen Ende schwächer, am anderen stärker. Die Sektorstellung, bei der gleiche Schwärzung vorhanden ist, wird abgelesen.

Eine schöne Methode zur Photometrie im Ultraviolett ist ferner von Fabry und Buisson angegeben worden (C. R. 152 S. 1838ff. 1911). Dabei wird die zu untersuchende Strahlung durch Filter mit bekanntem Absorptionsvermögen geschwächt,

die für die verschiedenen ultravioletten Wellen verschieden stark absorbieren. Mißt man nun die Gesamtenergie der Strahlen nach dem Durchgang durch die verschiedenen Filter, so erhält man eine Reihe von Exponentialgleichungen, die die Anfangsenergie für die verschiedenen Wellenlängen enthalten und sie zu berechnen gestatten. Der Vorteil dieser Methode ist der, daß man genügende Energien zur bolometrischen oder thermoelektrischen Messung zur Verfügung hat.

Häufig ist zur Ultraviolettmessung die Anwendung einer Selenzelle, deren Widerstand sich durch Belichtung bekanntlich ändert, versucht worden; doch scheitert die an sich sehr bequeme Anwendung der Selenzelle an der Inkonstanz der Erscheinung. Vielleicht lassen sich besser die von Baedeker untersuchten Jodsilberzellen oder Jodkupferzellen, die nach Aufnahme von freiem Jod zu Elektrizitätsleitern werden und lichtempfindlich sind, zu diesem Zweck benutzen (K. Baedeker Ann. d. Phys. 29 S. 566ff. 1909).

6. Wirkungen des ultravioletten Lichtes. 6a) Photographische und Photochemische Wirkung. Die älteste bekannte Wirkung des ultravioletten Lichtes ist die photographische. Unter dem Einfluß ultravioletten Lichtes werden Silberhaloïde in einen labilen Gleichgewichtszustand versetzt, aus dem sie leicht in ihre Bestandteile zerlegt werden können. Diese Zerlegung wird durch den sogenannten Entwickelungsprozeß herbeigeführt. Uebrigens ist diese Wirkung nicht auf das ultraviolette Licht beschränkt. Auch die sichtbaren und selbst die ultraroten Strahlen üben photographische Wirkungen aus, wenn man nur dafür sorgt, daß sie von den Salzen absorbiert werden.

Außer dieser Wirkung auf die Silberhaloïde bewirkt das ultraviolette Licht eine ganze Reihe anderer chemischer Veränderungen. Es können durch das Licht chemische Prozesse, die sonst langsam verlaufen, erheblich beschleunigt werden: Oxydationen werden beschleunigt, so daß z. B. Metalle unter dem Einfluß des Lichtes schneller oxydieren wie sonst. Gleichgewichtszustände werden gestört und neue gebildet: Elemente werden unter dem Einfluß des ultravioletten Lichtes in andere Modifikationen übergeführt, so Sauerstoff in Ozon, gelber Phosphor in die rote Modifikation usw. Chemische Verbindungen werden durch ultraviolettes Licht getrennt; besonders die organischen Substanzen werden von diesen Strahlen leicht zersetzt. (Ausbleichen von Farbstoffen). Auch hier sind aber die Erscheinungen nicht an den ultravioletten Teil des Spektrums gebunden und sollen deshalb in diesem Abschnitt nur diese kurze Erwähnung finden.

6b) Fluoreszenz und Phosphoreszenz. Auch die Erscheinungen von Fluoreszenz und Phosphoreszenz sind nicht an die Bestrahlung mit ultraviolettem Licht gebunden; aber sofern diese Erscheinungen überhaupt durch Licht hervorgebracht werden, spielen die kurzen Wellen eine so hervorragende Rolle, daß sie in diesem Abschnitt behandelt werden müssen. Die Fluoreszenz hängt aufs engste zusammen mit der Absorption des Lichtes, indem eine Absorption vorhanden sein muß, wenn eine Fluoreszenz auftreten soll. Allerdings ist es nicht sicher, ob immer mit einer Absorption eine Fluoreszenz verbunden ist; die Tatsachen sprechen vielmehr dafür, daß das nicht der Fall ist. Immerhin wird aber das ultraviolette Licht, das ja besonders stark von den meisten Körpern absorbiert wird, auch sehr häufig zu Fluoreszenz — und Phosphoreszenz — erscheinungen Anlaß geben. Auch ein Gesetz, das für die Fluoreszenz- und Phosphoreszenzerscheinungen aufgestellt worden ist, die sogenannte Stokessche Regel, läßt erwarten, daß man bei ultravioletter Bestrahlung häufiger solche Wirkungen bekommt. Nach ihr ist nämlich das erregte Fluoreszenz- oder Phosphoreszenzlicht immer von längerer Wellenlänge als das erregende Licht, so daß die Aussicht, eine der in Rede stehenden Erscheinungen zu bekommen, bei kurzwelligem Licht größer ist als bei langwelligem. Allerdings gibt es manche Abweichungen von der Stokesschen Regel, aber einigermaßen stimmt sie doch mit den tatsächlichen Verhältnissen überein.

Die fluoreszenzerregende Wirkung der ultravioletten Strahlen wird häufig benutzt, um diese sichtbar zu machen, indem man in ihren Weg einen fluoreszierenden Schirm bringt. Für Spektrometer hat Soret ein fluoreszierendes Okular benutzt. In der Bildebene des Spektralapparates wird eine fluoreszierende Platte, z. B. aus Uranglas, oder ein schmaler Trog mit einer fluoreszierenden Flüssigkeit angebracht. Davor befindet sich ein Okular, dessen optische Achse aber gegen die Achse des Spektrometerfernrohrs geneigt ist. Man sieht dann die Stellen, an denen sich ultraviolette Linien im Spektrum befinden, in der Farbe des Fluoreszenzlichtes.

Unter dem Einfluß von ultraviolettem Licht fluoreszieren außerordentlich viele Körper. Schon Stokes konnte zeigen, daß alle Glassorten, Papier, Holz, Horn usw. Spuren von Fluoreszenz zeigen. Am stärksten fluoreszieren eine Reihe von Uranverbindungen, sowie organische Farbstoffe. Viel benutzt wird als fluoreszierende Substanz auch das Baryumplatincyanür. Eine Zusammenstellung fluoreszierender und phosphoreszierender Substanzen findet man im vierten Band von Kaysers Handbuch der

Spektroskopie, worauf auch wegen der Literatur dieses noch außerordentlich wenig aufgeklärten Abschnittes der Optik verwiesen sei.

6c) Lichtelektrizität. Eine weitere Wirkung des ultravioletten Lichtes, die ihm aber auch nicht ausschließlich zukommt, ist die photoelektrische. Sie besteht darin, daß durch ultraviolettes Licht blanke Metallflächen veranlaßt werden, negativ elektrisch geladene Teilchen, Elektronen, auszusenden. Bei vielen Metallen ist diese Wirkung auf das ultraviolette Licht beschränkt. Verbindet man z. B. eine Zinkplatte, die blankpoliert ist, mit einem Elektrometer und lädt das System auf ein bestimmtes Potential auf, so hält sich im Dunkeln der Ausschlag des Elektrometers lange Zeit hindurch konstant. Belichtet man aber die Platte mit einer Bogenlampe, so fallen die Blättchen des Elektrometers zusammen (vgl. den Artikel „Lichtelektrizität"). Die Wirkung verschwindet jedoch, wenn man zwischen Lampe und Platte eine Glasscheibe bringt, die ja die kurzwelligen Strahlen absorbiert. Nach Versuchen von E. Ladenburg und Markau scheint es, als ob die Geschwindigkeit, mit der die Elektronen aus der Platte ausgesandt werden, von der Wellenlänge des erregenden Lichtes abhängig sei, so daß diese Geschwindigkeit mit abnehmender Wellenlänge wächst. Bei manchen Metallen ist dies Gesetz jedoch, wie Versuche von Pohl und Pringsheim gezeigt haben, nicht richtig, sondern es tritt ein selektiver Photoeffekt auf, so daß bei bestimmten Wellenlängen die Elektronenaussendung am stärksten ist. Die hierher gehörige Literatur ist in dem Abschnitt über Lichtelektrizität nachzuschlagen.

6d) Ionisierende Wirkung. Beziehung zu den Röntgenstrahlen. Die ganz kurzwelligen Strahlen werden, wie wir schon gesehen haben, von der Luft stark absorbiert. Dabei wird die Luft, durch die die Strahlen gehen, wie Lenard gezeigt hat, leitend gemacht, indem Ionen in ihr gebildet werden. Diese Wirkung ist den Schumannstrahlen mit den Röntgenstrahlen gemeinsam, die ja auch photographische Wirkungen, Fluoreszenzerscheinungen und Aussendung von Elektronen hervorrufen. Man hat deswegen angenommen, daß auch die Röntgenstrahlen nichts anderes seien als kurzwelliges Licht, dessen Wellenlänge noch erheblich unter der der Schumannstrahlen liegt. In der Tat haben neuere Versuche von Laue sowie P. P. Koch diese Annahme sehr wahrscheinlich gemacht (vgl. den Artikel „Röntgenstrahlen").

6e) Physiologische Wirkung. Das ultraviolette Licht hat schließlich eine verhältnismäßig starke physiologische Wirkung, die ihm in der Medizin eine immer bedeutendere Rolle zuweist. Insbesondere wirkt das kurzwellige Licht auf die Haut ein, indem es die Durchblutung der Haut stark anregt, aber auch Entzündungen der Haut hervorrufen kann. Man hat deswegen versucht, bei Hautkrankheiten, besonders Lupus, das ultraviolette Licht zur Heilung zu benutzen (Finsen) und vor allem die Quarzquecksilberlampe für medizinisch-therapeutische Zwecke ausgebildet (Kromayer). Gewisse Erfolge sind bei dieser Art der Behandlung auch erzielt worden, doch sind die Resultate vielfach bestritten.

Die Eigenschaft des ultravioletten Lichtes, Entzündungen hervorzurufen, bedingt eine gewisse Vorsicht beim Arbeiten mit diesen Strahlen. Besonders die stärkeren ultravioletten Lichtquellen verursachen leicht schmerzhafte Entzündungen der Augenbindehaut, wie sie auch bei der Einwirkung des von Schneeflächen reflektierten Lichtes beobachtet werden. Bei nicht genügender Vorsicht können gefährliche Erkrankungen des Auges die Folge sein.

7. Ultraviolettmikroskop. Als praktisch verwertbare Lichtquelle spielt das ultraviolette Gebiet des Spektrums wegen seiner Unsichtbarkeit keine Rolle. Daß aber diese kurzwelligen Strahlen unter Umständen doch mit Vorteil in Verbindung mit der Photographie benutzt werden können, zeigt das Ultraviolettmikroskop, das von Köhler in Jena konstruiert worden ist. Nach Abbe ist der kleinste Abstand, der noch mit einem Mikroskop getrennt werden kann, der Wellenlänge des Lichtes, mit dem das Objekt beleuchtet wird, proportional. Je kleiner also diese Wellenlänge ist, um so feinere Details des Objektes können noch betrachtet werden. Köhler hat deswegen ein Mikroskop konstruiert, bei dem die Linsen aus geschmolzenem Quarz bestehen und bei dem das Objekt mit ultraviolettem Licht von der Wellenlänge 1800 AE, wie es von einem Magnesiumfunken geliefert wird, beleuchtet ist. In einer photographischen Kamera wird das so entworfene Bild photographiert. Die Auflösung kann auf diese Weise gegen gewöhnliches Licht, das im Grün, also bei etwa 5000 AE seine größte Wirkung hat, auf etwa das dreifache gesteigert werden.

Literatur. *Vgl. die im Text zitierten Arbeiten. Für weitere Literatur sei verwiesen auf* **Kaisers** *Handbuch der Spektroskopie.*

L. Grebe.

Unger
Franz.

Er wurde am 30. November 1800 auf dem Gute Amthof bei Leutschach in Steiermark geboren. Er studierte in Graz bis 1820 Jurisprudenz, darauf in Wien und Prag Medizin. Nach seiner Promotion im Jahre 1827 war er bis 1830 in Stockerau bei Wien als praktischer Arzt und darauf als Landesgerichtsarzt in Kitzbühel (Tirol) tätig. 1835 wurde er Professor der Botanik am Johanneum in Graz und 1849 auf den Lehrstuhl für physiologische Botanik an die Universität Wien berufen, den er bis zum Jahre 1866 inne hatte. Darauf kehrt er als Privatmann nach Graz zurück, wo er am 13. Februar 1870 starb. Unger nimmt in der Geschichte der Botanik einen ehrenvollen Platz ein, wofür fast alle Zweige dieser Wissenschaft Belege liefern. So machte er als erster schon 1855 in seiner „Anatomie und Physiologie der Pflanzen" (Wien) auf die große Aehnlichkeit zwischen dem Protoplasma der Pflanzenzelle und der „Sarcode" der einfachsten Tiere aufmerksam und gab in demselben Lehrbuch u. a. eine für seine Zeit vortreffliche Klassifikation der Gewebe. Er trat ferner 1841 als erster der Schleidenschen Zellbildungslehre entgegen und zeigte, daß am Vegetationspunkt die Zellen durch Teilung entstehen, worauf er später (1844) noch näher einging. Er studierte 1837 die Spermatozoiden der Laub- und Lebermoose und erklärte sie als männliche Befruchtungsorgane. Bedeutendes verdankt ihm endlich die Pflanzenpaläontologie, der er sich während seines Aufenthalts in Graz fast ausschließlich widmete; er gelangte zu der 1852 ausgesprochenen Überzeugung, von der Veränderlichkeit der Arten und der Abstammung der jüngeren von älteren Arten anderer geologischer Perioden.

Literatur. *A. Bayer, Leben und Wirken F. Ungers. Graz 1872.* — *H. Leitgeb in Botan. Zeitung 28, 1876, 241, dort auch ein Schriftenverzeichnis.*

W. Ruhland.

Ungesättigte Verbindungen.

1. Begriff und Einteilung. 2. Konstitution der ungesättigten Verbindungen. 3. Einwände gegen die Hypothese der mehrfachen Bindungen. 4. Theorie der Partialvalenzen. 5. Physikalisches Verhalten ungesättigter Körper. 6. Stereochemie ungesättigter Verbindungen. 7. Tautomerie und Desmotropie. 8. Bildungsweisen ungesättigter Verbindungen. 9. Chemisches Verhalten und Nachweis ungesättigter Verbindungen.

1. Begriff und Einteilung (s. dazu auch die Artikel „Organische Chemie" und „Valenzlehre"). In dem Kampfe, den die Schöpfer unserer modernen Strukturchemie miteinander ausfochten, war einer der wichtigsten Streitpunkte die Frage nach der Valenz der Atome. Wenn das Atom irgendeines Elements infolge der ihm innewohnenden Affinitätskraft eine Verbindung eingeht, so wird erfahrungsgemäß diese Affinitätskraft im allgemeinen stets durch Hinzutritt einer bestimmten Anzahl anderer Atome oder Atomgruppen ausgeglichen. So gibt es Elemente, die, wie der Wasserstoff, stets nur mit einem anderen Element in direkte Verbindung treten können, die man danach als einatomig oder einwertig bezeichnet, während der Sauerstoff, der zum Beispiel im Wasser mit zwei Wasserstoffatomen verbunden ist, zu den zweiatomigen oder zweiwertigen Elementen gerechnet wird. Aus gleichen Gründen kann man etwa den Stickstoff oder den Phosphor als dreiwertig und den Kohlenstoff als vierwertig bezeichnen.

Kekulé, der als erster diese zum Teil schon vor ihm erkannten Tatsachen zum Aufbau einer Strukturchemie verwandte, glaubte hierin ein streng gültiges Naturgesetz zu erkennen und hielt die Valenz oder Wertigkeit der verschiedenen Elemente für eine ihnen unveränderlich zukommende stets konstante Eigenschaft. Ihm trat zuerst Gerhardt mit der Erkenntnis gegenüber, daß der Stickstoff in seinen Verbindungen bald dreiwertig, bald fünfwertig vorkommt und später fanden andere Forscher, daß auch der Phosphor und viele andere Elemente wechselnde Valenz zeigen. Hierauf gründete sich, im Kampf mit Kekulés Theorie der Konstanz der Valenz, die Theorie von der maximalen Sättigungskapazität, nach der die Atome aller Elemente eine zwar bestimmt begrenzte, aber nicht unbedingt konstante Anzahl von „Affinovalenten" zeigen, durch die sie mit anderen Elementaratomen in Verbindung treten können. Die größte Anzahl solcher Affinovalenten, die ein Elementaratom äußern kann, bezeichnet man als maximale Sättigungskapazität.

Es ist bekannt, daß die Chemiker im Laufe der Zeit allgemein dazu übergegangen sind, für viele Elemente wechselnde Valenz anzunehmen. Obwohl nun nicht der geringste Grund besteht, in diesem Sinne verschiedene Klassen von Elementen anzunehmen, hat man sich bei manchen Elementen daran gewöhnt, eine konstante Valenz anzunehmen, so betrachtet man gerade den für die vorliegenden Betrachtungen besonders wichtigen Kohlenstoff als in der Regel konstant vierwertig und zwar infolge der auch heute noch unbestrittenen Erfolge, die die von Kekulé auf der Konstanz der Wertigkeit gegründete Strukturchemie gezeitigt hat.

Ausnahmen mußte man allerdings auch hier bald anerkennen. So läßt sich gerade die einfachste Kohlenstoffverbindung, das Kohlenoxyd, dessen Molekül zweifellos aus einem Atom Kohlenstoff und einem Atom Sauerstoff besteht, am besten durch die Annahme deuten, daß hier das Kohlenstoffatom nicht vierwertig, sondern zweiwertig ist, das heißt, daß es nur die Hälfte des ihm maximal innewohnenden Atombindungsvermögens verbraucht, indem es

ein Atom des in der Regel zweiwertigen Sauerstoffs bindet. Auch für andere Verbindungen, wie die Isonitrile oder die Knallsäure machte man die gleiche Annahme und seit der von Gomberg gemachten Entdeckung des Triphenylmethyls muß die Möglichkeit anerkannt werden, daß der Kohlenstoff auch dreiwertig auftreten kann.

Das chemische Verhalten derartiger Verbindungen stimmt mit der gemachten Annahme insofern überein, als diese Verbindungen vielfach große Neigung zeigen, sich entsprechend der Anzahl der am Kohlenstoffatom unverbraucht gebliebenen Valenzen mit weiteren Elementaratomen oder Gruppen zu verbinden und so das ihnen noch latent innewohnende Atombindungsvermögen abzusättigen. Solche Verbindungen, welche ein in bezug auf sein Atombindevermögen nicht völlig ausgenutztes Element enthalten und infolgedessen andere Komplexe in sich aufzunehmen bestrebt sind, bezeichnet man als „ungesättigt". In der anorganischen Chemie finden sich solche ungesättigten Verbindungen häufig. Aber auch in der organischen Chemie ist das Vorkommen „ungesättigter" Verbindungen nicht etwa auf die wenigen genannten, als Ausnahmen zu betrachtenden Beispiele beschränkt, sondern umfaßt eine große Gruppe wichtiger Verbindungen, von denen im folgenden die Rede sein soll.

Bekanntlich beruht die Existenz der ungeheuren Anzahl von Kohlenstoffverbindungen auf der hervorstechenden Fähigkeit des Kohlenstoffatoms, sich mit seinesgleichen zu beliebig großen kettenförmigen oder ringförmigen Komplexen zu vereinigen, die man gewissermaßen als die Skelette der organischen Verbindungen betrachten kann.

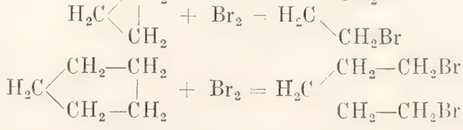
Wenn wir die vorher erwähnten wenigen Ausnahmen aus dem Spiele lassen, so berechtigen uns die großen Erfolge der Kekuléschen Strukturchemie, als Grundlage für das Verkettungsvermögen der Kohlenstoffatome, deren konstante Vierwertigkeit anzunehmen.

Bezeichnet man, wie üblich, die vier Valenzen eines jeden Kohlenstoffatoms im Formelbilde durch vier Striche, so zeigt eine einfache Ueberlegung, daß bei jeder (nicht ringförmig geschlossenen) Verkettung von n Kohlenstoffatomen (n — 1)mal je zwei Kohlenstoffe direkt aneinander haften. Da nun bei jeder direkten Verbindung von zwei Kohlenstoffatomen jedes der beiden je eine Valenz verbraucht, werden bei der (n — 1)maligen Wiederholung derartiger direkter Verbindung 2(n — 1) oder 2n — 2 Valenzen verbraucht. Nun besitzen aber n vierwertige Kohlenstoffatome im ganzen 4n Valenzen, so daß in jedem derartigen Komplex 4n — (2n — 2) oder 2n + 2 Valenzen unverbraucht übrig bleiben. Denkt man sich diese durch ebensoviele einwertige Wasserstoffatome abgesättigt, so kommt man zu einer Reihe von Kohlenwasserstoffen von der allgemeinen Formel C_nH_{2n+2}. In diesen sind sämtliche vorhandenen Valenzen abgesättigt, man bezeichnet die Verbindungen daher als gesättigte Kohlenwasserstoffe oder auch als Grenzkohlenwasserstoffe, weil in ihnen die Anzahl der vorhandenen Wasserstoffatome den höchstmöglichen Grenzwert erreicht hat. Diese Grenzkohlenwasserstoffe bilden die Grundlage aller gesättigten Verbindungen mit offener Kohlenstoffkette. Entsprechend der in ihnen erreichten Absättigung aller vorhandenen Valenzen zeigen diese Verbindungen keine Neigung, andere Komplexe zu addieren (abgesehen von der hier nicht zu erörternden Möglichkeit zur Bildung sogenannter „Molekularverbindungen", deren Konstitution im allgemeinen überhaupt nicht durch Betätigung atomarer Valenzen erklärt wird), und sind überhaupt sehr beständig, weshalb man sie auch als Paraffine bezeichnet.

Man kennt nun auch eine große Anzahl von Kohlenwasserstoffen, welche wasserstoffärmer sind als die Grenzkohlenwasserstoffe und zwar enthalten diese Kohlenwasserstoffe (abgesehen von dem eingangs als Ausnahme erwähnten Triphenylmethyl) stets eine gerade Anzahl Wasserstoffatome weniger, als der Formel der Grenzkohlenwasserstoffe entspricht. Die allgemeinen Formeln derartiger wasserstoffärmerer Kohlenwasserstoffe sind also C_nH_{2n}, C_nH_{2n-2}, C_nH_{2n-4} usw.

Von einer Anzahl dieser Kohlenwasserstoffe läßt sich mit Bestimmtheit nachweisen, daß sie ringförmige Kohlenstoffkomplexe enthalten. Wenn eine der vorher betrachteten offenen Kohlenstoffketten sich an einer Stelle zum Ring schließt, so werden hierbei neuerdings zwei Kohlenstoffvalenzen verbraucht, so daß zur Absättigung mit Wasserstoffatomen 2n Valenzen übrig bleiben. Die Formel für die entsprechenden Kohlenwasserstoffe mit einem Ring ist also C_nH_{2n}. Entsprechend würden derartige Kohlenwasserstoffe mit zwei Ringen die Formel C_nH_{2n-2} usw. haben.

Derartige Kohlenwasserstoffe zeigen nun zwar in gewisser Hinsicht ein „ungesättigtes" Verhalten, d. h. sie haben ein mehr oder weniger starkes Bestreben, z. B. zwei Atome Brom additionell aufzunehmen. Aber einerseits stehen bei den so entstehenden Dibromverbindungen die beiden Bromatome an zwei nicht benachbarten Kohlenstoffen, deren Entfernung voneinander darauf hinweist, daß bei der Bromanlagerung ein Kohlenstoffring von entsprechender Gliederzahl aufgespaltet worden ist, z. B.



und andererseits zeigen sowohl die Stärke des Additionsvermögens als auch andere chemische und physikalische Daten einen zahlenmäßigen Zusammenhang mit der aus der Bromaddition sich ergebenden Anzahl der Ringglieder und diese Uebereinstimmung mit den Forderungen der „Baeyerschen Spannungstheorie", auf die

an dieser Stelle nicht näher eingegangen werden kann (vgl. S. 134), beweist die Richtigkeit der gemachten Annahme einer ringförmigen Struktur. Außerdem ist das Additionsvermögen bei diesen Kohlenwasserstoffen sehr viel geringer als bei den gleich zu besprechenden ungesättigten Verbindungen und ihr ganzes chemisches Verhalten gleicht vielmehr dem der Grenzkohlenwasserstoffe, so daß man sie mit Recht als gesättigte Ringkohlenwasserstoffe oder Cykloparaffine anspricht.

Neben diesen zyklischen Kohlenwasserstoffen existieren nun aber andere Reihen von Kohlenwasserstoffen von der Zusammensetzung CnH_{2n}, CnH_{2n-2} usw., die also ebenfalls eine gerade Anzahl von Wasserstoffatomen weniger enthalten als die Grenzkohlenwasserstoffe und die nun meist das „ungesättigte" Verhalten in außerordentlich starkem Maße zeigen, indem sie nicht nur Brom, sondern auch andere Elemente oder Verbindungen vielfach mit größter Leichtigkeit addieren. Diese Kohlenwasserstoffe und ihre Derivate bezeichnet man im eigentlichen Sinne als ungesättigte Verbindungen. Von ihrer Struktur wird in den folgenden Abschnitten die Rede sein.

Die den Grenzkohlenwasserstoffen am nächsten stehenden ungesättigten Kohlenwasserstoffe CnH_{2n} addieren zwei Atome Brom, Wasserstoff u. a., d. h. immer zwei einwertige Atome oder Gruppen und zwar stets an zwei benachbarte Kohlenstoffatome. Diese so durch ein Paar benachbarter ungesättigter Kohlenstoffe charakterisierten Verbindungen bezeichnet man als einfach ungesättigte. Die einfach ungesättigten Kohlenwasserstoffe nennt man Alkylene oder auch Olefine, weil ihr einfachster Vertreter, das gasförmige Aethylen, als eine der ersten bei ihm beobachteten Reaktionen die Fähigkeit zeigte, durch Addition von Chlor ein Oel (Aethylenchlorid) zu bilden und daher „ölbildendes Gas" genannt wurde.

Die ungesättigten Kohlenwasserstoffe $Cn-H_{2n-2}$ addieren zum Teil vier einwertige Atome oder Gruppen an vier Kohlenstoffatome, von denen je zwei benachbart zueinander stehen, enthalten also zwei Paare benachbarter ungesättigter Kohlenstoffe und werden demnach als doppelt ungesättigte Kohlenwasserstoffe oder als Diolefine bezeichnet, weil sie die für die Olefine charakteristische Gruppierung zweimal enthalten. (Man kennt auch Triolefine usw.)

Es gibt aber noch eine zweite Reihe von ungesättigten Kohlenwasserstoffen CnH_{2n-2}, die ebenfalls vier einwertige Atome oder Gruppen addieren, aber im Gegensatz zu den Diolefinen an ein einziges Paar benachbarter Kohlenstoffe, so daß jedes dieser beiden Kohlenstoffatome offenbar eine zwei Valenzen entsprechende unbefriedigte Sättigungskapazität äußert. Diese Kohlenwasserstoffe nennt man nach ihrem einfachsten Vertreter, dem Acetylen, Acetylene. Kommt die für die Acetylene charakteristische Gruppierung zweimal im Molekül vor, so spricht man von Diacetylenen usw.

Nach der sogenannten internationalen Nomenklatur bezeichnet man die Olefine indem man die Endung -an der gesättigten Kohlenwasserstoffe durch die Endung -en ersetzt und entsprechend die Acetylene durch die Endung -in.

$CH_3.CH_3$	$CH_2:CH_2$	$CH\vdots CH$
Aethan	Aethen	Aethin

Analog benennt man die Diolefine als Di-ene usw.

$CH_3.CH_2.CH_2.CH_3$	$CH_2:CH.CH:CH_2$
Butan	Buta-di-en

und bezeichnet die Stellung der ungesättigten Gruppe im Molekül durch Bezifferung der Kohlenstoffatome.

$CH_2:CH.CH_2.CH_3$	$CH_2.CH:CH.CH_3$
Buten—(1)	Buten—(2)

Die gebräuchlichen Namen der Olefine erhält man, wenn man an Stelle der Endung -an der gesättigten Kohlenwasserstoffe die Endung -ylen setzt. Die Acetylene werden gewöhnlich als Substitutionsderivate des einfachsten Acetylens bezeichnet.

2. Konstitution der ungesättigten Verbindungen. Die einfachste Erklärung für das Verhalten der Olefine wäre die Annahme, daß die beiden zur Addition befähigten benachbarten Kohlenstoffatome nicht, wie die übrigen, vierwertig, sondern nur dreiwertig sind und das Bestreben haben, in den vierwertigen Zustand überzugehen oder, was ungefähr dasselbe besagt, daß diese beiden Kohlenstoffatome noch je eine freie, unabgesättigte Valenz besitzen. Diesen beiden fast identischen Auffassungen würden folgende Formelbilder entsprechen:

$$H_2\overset{III}{C} - \overset{III}{C}H_2 \text{ oder } H_2\overset{|}{C} - \overset{|}{C}H_2 \text{ (Aethylen)}$$

$$H_3\overset{IV}{C} - \overset{III}{C}H - \overset{III}{C}H_2 \text{ oder } H_3C - \overset{|}{C}H - \overset{|}{C}H_2$$

(Propylen)

$$H_3\overset{IV}{C} - \overset{III}{C}H - \overset{III}{C}H - \overset{IV}{C}H_3 \text{ oder}$$

$$H_3C - \overset{|}{C}H - \overset{|}{C}H - CH_3 \text{ (Butylen).}$$

Diese Auffassung findet eine Bestätigung in der Existenz der vorher (S. 130) als Ausnahmen erwähnten Verbindungen, in denen man mit ziemlicher Sicherheit zwei- bezw. dreiwertigen Kohlenstoff oder Kohlenstoff mit freien Valenzen annehmen muß. In der Tat wird diese Formulierung der ungesättigten Verbindungen mit Hilfe der sogenannten „Lückenformeln" (d. h. Formeln mit freien Valenzen), die ursprünglich von Kekulé angenommen, später aber wieder verlassen wurde, auch jetzt noch von einzelnen Chemikern, wie Hinrichsen, Michael und Tschitschibabin vertreten.

Für die Acetylene würden nach dieser Anschauung zweiwertiger Kohlenstoff oder Kohlenstoffatome mit je zwei freien Valenzen anzunehmen sein:

$$H\overset{II}{C} - \overset{II}{C}H \text{ oder } H\overset{\vee}{C} - \overset{\vee}{C}H \text{ (Acetylen)}$$

$$H_3\overset{IV}{C} - \overset{II}{C} - \overset{II}{C} - \overset{IV}{C}H_3 \text{ oder } H_3C - \overset{\vee}{C} - \overset{\vee}{C} - CH_3$$

(Dimethylacetylen).

Obwohl nun diese Lückenformeln einen guten Ausdruck für die Additionsfähigkeit der ungesättigten Verbindungen geben, erheben sich gegen ihre Richtigkeit doch schwerwiegende Bedenken.

Vor allem gibt diese Anschauungsweise keine Erklärung dafür, daß man (abgesehen von dem noch nicht ganz aufgeklärten Triphenylmethyl) keinen ungesättigten Kohlenwasserstoff darstellen kann, zu dessen Absättigung eine ungerade Anzahl einwertiger Atome nötig ist, der also eine ungerade Anzahl freier Valenzen oder eine ungerade Anzahl dreiwertiger Kohlenstoffatome enthält. So ist es unmöglich gewesen einen Kohlenwasserstoff $H_3C—$ darzustellen, vielmehr erhält man bei allen Reaktionen, bei denen dieser Körper entstehen sollte, stets das durch Verdoppelung entstandene Aethan $H_3C—CH_3$, so daß also im allgemeinen Kohlenstoffatome mit freien Valenzen nicht existenzfähig zu sein scheinen. Ebensowenig erklären die Lückenformeln, warum bei der Absättigung ungesättigter Kohlenstoffverbindungen die Addition der zur Sättigung dienenden Gruppen oder Atome stets an zwei benachbarten Kohlenstoffatomen erfolgt, d. h. warum man keine einfach ungesättigten Kohlenwasserstoffe herstellen kann, bei denen die nach der Lückentheorie vorhandenen freien Valenzen entweder am gleichen Kohlenstoff oder an zwei nicht benachbarten Kohlenstoffatomen vorhanden sind. Hierzu möge nochmals darauf hingewiesen werden, daß für die früher erwähnten Kohlenwasserstoffe (s. S. 131), welche Brom an zwei nicht benachbarte Kohlenstoffatome addieren, die gesättigte, ringförmige Struktur so gut bewiesen ist, daß sie nicht als Gegenbeispiele dienen können.

Diese Ueberlegungen haben zu der Annahme geführt, daß freie Valenzen an den Kohlenstoffatomen eben nicht zu existieren vermögen und daß die Valenzen an den betreffenden benachbarten Kohlenstoffen der ungesättigten Verbindungen daher auch nicht frei vorhanden sind, sondern sich gegenseitig absättigen, so daß diese beiden Kohlenstoffatome nicht wie sonst durch eine einfache, sondern durch eine Doppelbindung miteinander verkettet sind, z. B.

$H_2C = CH_2$ (Aethylen) $H_3C — CH = CH — CH_3$ (Butylen).

Folgerichtig muß man dann für die Acetylene das Vorhandensein dreifacher Bindungen annehmen:

$HC \equiv CH$ (Acetylen) $H_3C — C \equiv C — CH_3$ (Dimethylacetylen)

Danach ist das Charakteristikum einer ungesättigten Verbindung das Vorhandensein einer mehrfachen Bindung zwischen zwei Kohlenstoffatomen.

Diese Annahme trägt allen gegen die Lückenformeln zu erhebenden Einwänden Rechnung und erklärt auch, warum ungesättigte Verbindungen durch Wasserabspaltung aus Hydroxylverbindungen oder durch Halogenwasserstoffabspaltung aus Halogenverbindungen immer nur dann entstehen (s. S. 137), wenn Hydroxyl oder Halogen ein Wasserstoffatom zur Abspaltung am benachbarten Kohlenstoffatom vorfindet.

Zwar sind auch gegen die Hypothese der mehrfachen Bindung nicht unwichtige Einwände erhoben worden, auf die weiter unten noch etwas näher eingegangen werden soll. Trotzdem ist aber diese Formulierung der ungesättigten Verbindungen jetzt die ganz allgemein gebräuchliche. Sie erlaubt nicht nur eine bequeme Wiedergabe aller einschlägigen Reaktionen, sondern gibt auch eine plausible Erklärung für die als Raumisomerie bezeichneten Isomeriefälle, die bei ungesättigten Verbindungen beobachtet worden sind (s. S. 136; s. auch den Artikel „Isomerie").

Es möge an dieser Stelle darauf hingewiesen werden, daß solche mehrfachen Bindungen nicht nur zwischen zwei Kohlenstoffatomen, sondern, abgesehen von den zahlreichen anorganischen Beispielen, auch zwischen Kohlenstoffatomen und anderen Atomen angenommen werden müssen. So nimmt man in den Aldehyden, Ketonen, Chinonen und Säuren die sogenannte Karbonylgruppe $C = O$, in den Aldimiden, Oximen, Hydrazonen und ähnlichen Körpern die Gruppe $>C = N—$, in den Nitrilen die Gruppe $—C \equiv N$ an und diese Beispiele lassen sich bedeutend vermehren, wenn man die ebenfalls in organischen Verbindungen häufigen Doppelbindungen $N = N$, $N = O$, $S = O$ und ähnliche dazu nimmt. Alle solche Verbindungen, die irgendwo im Molekül eine mehrfache Bindung enthalten, sind im weiteren Sinne als ungesättigte Verbindungen anzusehen und in der Tat spricht ihr Verhalten für die Richtigkeit dieser Anschauung. Im allgemeinen beschränkt man den Begriff der ungesättigten Verbindungen aber auf solche, welche mehrfache Bindungen zwischen zwei Kohlenstoffatomen aufweisen. Eine Beziehung zwischen beiden Klassen von Körpern ergibt sich aus der Betrachtung des als „Tautomerie" bezeichneten Phänomens (s. S. 136; s. auch den Artikel „Isomerie").

Doppelbindungen zwischen zwei Kohlenstoffatomen kommen nicht nur in offenen Ketten, sondern auch in Kohlenstoffringen vor. Derartige Verbindungen, die man als Cykloolefine bezeichnet, verhalten sich im allgemeinen ebenso wie die gewöhnlichen Olefine und zeigen z. B. ein sehr viel größeres Additionsvermögen als die Cykloparaffine (s. S. 132), wenn nicht in demselben Ring mehrere Doppelbindungen in ganz bestimmter gegenseitiger Stellung vorhanden sind. Hierauf wird weiter unten (S. 135) noch einmal kurz eingegangen.

3. Einwände gegen die Hypothese der mehrfachen Bindungen. Im allgemeinen sind Kohlenstoffbindungen schwer zu zersprengen und man sollte zunächst annehmen, daß zwei Kohlenstoffatome um so fester aneinander haften, wenn sie durch zwei oder gar drei solcher Bindungen zusammengehalten werden. Dem widerspricht aber die Beobachtung, daß die Doppelbindung äußerst leicht durch Addition aufgehoben wird und daß alle ungesättigten Verbindungen nicht nur leichter als die gesättigten Körper durch Oxydation gesprengt werden, sondern daß diese Sprengung stets gerade an der Stelle

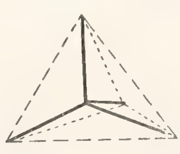
der vermeintlichen Doppelbindung stattfindet.

Beide Einwände haben sich befriedigend widerlegen lassen. Der Zerfall der Kohlenstoffkette an der Stelle der Doppelbindung bei der Oxydation (s. S. 139) ist kein unmittelbarer Vorgang, sondern es findet, wie sich durch Isolierung des betreffenden Zwischenproduktes in manchen Fällen zeigen ließ, primär eine Addition von zwei Hydroxylgruppen an die Doppelbindung statt:

$$\begin{array}{l} -CH \\ \| \\ -CH \end{array} \rightarrow \begin{array}{l} -CHOH \\ | \\ -CHOH \end{array}$$

Da nun ganz allgemein die Oxydation an der Stelle weiterwirkt, wo sie einmal begonnen hat, muß weiterhin die oxydative Spaltung an den einmal hydroxylierten Kohlenstoffen vor sich gehen.

Um die Leichtigkeit zu erklären, mit der Doppelbindungen durch Addition gelöst werden, muß man zu räumlichen Vorstellungen greifen. Die Grundlage der gebräuchlichen strukturchemischen Anschauungen, ist die Annahme, daß die Atombindekraft der mehrwertigen Atome (s. S. 130) nicht kontinuierlich ist, sondern in einzelne Affinitätsanteile oder Valenzen zerfällt. Diese Atombindekraft ist nun offenbar auf bestimmte Punkte der Atomoberfläche konzentriert und die Valenzkräfte wirken in bestimmten, gegen einander räumlich orientierten Richtungen. Die experimentell erwiesene Gleichwertigkeit der vier Valenzen eines Kohlenstoffatoms führt dann zu der Vorstellung, daß hier die vier Valenzrichtungen im Raume vollkommen symmetrisch verteilt sind, also etwa vom Mittelpunkt des kugelförmig gedachten Atoms durch die Ecken (vgl. S. 136) eines ihm tangential umschriebenen regulären Tetraeders führen.



Es ist bekannt, daß diese van't Hoffsche Hypothese auf dem Gebiete der Stereoisomerie (vgl. S. 136) eine glänzende Bestätigung gefunden hat.

Wenn sich nun zwei Kohlenstoffe mit einfacher Bindung verketten, sich also durch gegenseitige Anziehung mit Hilfe je einer Valenzkraft nach Möglichkeit einander nähern, müssen die Kraftrichtungen der beiden mitwirkenden Valenzen in eine Gerade fallen. Geht nun die einfache Bindung in eine doppelte über, so müssen die Kraftrichtungen bei beiden hierbei neu in Wirksamkeit tretenden Valenzen ebenfalls in eine Gerade fallen, d. h. alle vier mitwirkenden Valenzen müssen nun in eine Gerade oder (da man dem Kohlenstoffatom eine endliche räumliche Ausdehnung zuerkennen muß) in zwei parallele Gerade zusammenfallen. Hierzu müssen die beiden zur Doppelbindung in Anspruch genommenen Valenzen eines jeden Kohlenstoffatoms, die vorher einen bestimmten Winkel (109° 28′) miteinander bildeten, aus ihrer gewöhnlichen Lage bis zur Parallelität, d. h. um die Hälfte des genannten Winkels abgelenkt werden. Das Bestreben der Valenzen, wieder in ihre natürliche Lage zurückzukehren, bedingt nun eine gewisse innere „Spannung" solcher Verbindungen und die leichte Lösbarkeit der Doppelbindung. Die gleichen Ueberlegungen, die man gewöhnlich unter dem Namen der Baeyerschen Spannungstheorie zusammenfaßt, erklären die wechselnde Beständigkeit der gesättigten Kohlenstoffringe (s. S. 131).

Lassen sich also die wichtigsten Einwände gegen die Hypothese der mehrfachen Bindung auch ziemlich bündig widerlegen, so ist doch nicht zu verkennen, daß die auf ihr basierenden Formelbilder keine rechte Erklärung für die starke Anziehungskraft geben, welche die ungesättigten Verbindungen auf die verschiedensten addierbaren Komplexe ausüben, und daß diese wichtigste Eigenschaft zunächst besser durch die Lückentheorie erklärt wird. Aber auch dieser Mangel läßt sich durch die im folgenden Abschnitt behandelte „Hypothese der Partialvalenzen" bis zu einem gewissen Grade beheben und man kann jedenfalls sagen, daß vorläufig noch keine andere Hypothese den experimentell beobachteten Gesamtverhalten der ungesättigten Verbindungen besser Rechnung trägt. So ist denn die Hypothese der mehrfachen Bindung trotz aller Angriffe auch jetzt noch die herrschende geblieben, doch darf nicht vergessen werden, daß die „Doppelbindung" keineswegs einfach als zweimalige einfache Bindung anzusehen ist und daß namentlich „das Festigkeitsverhältnis zwischen einfacher, doppelter und dreifacher Bindung nicht der Vorstellung entspricht, welche durch unsere Strukturformeln erweckt wird". Hierauf wird bei der Besprechung des physikalischen Verhaltens der ungesättigten Verbindungen noch zurückzukommen sein (s. S. 136).

4. Theorie der Partialvalenzen. (vgl. dazu den Artikel „Valenzlehre"). Es ist schon gesagt worden, daß die Hypothese der mehrfachen Bindung das starke Additionsbestreben der ungesättigten Verbindungen nicht recht erklärt. Das Naturgemäße ist es vielmehr, da, wo ein starkes Vereinigungsbestreben erkennbar ist, freie Valenzkräfte anzunehmen. Damit ist aber nicht gesagt, daß man da, wo die Addition stattfindet, einfach zwei freie Valenzen im Sinne der Lückentheorie zu denken hat. Vielmehr kann man, wie dies Thiele ausgeführt hat, in dem bisher gebräuchlichen Sinne annehmen daß sich vier Valenzen zu einer doppelten Bindung vereinigen, daß aber bei dieser Vereinigung nicht alle Affinitätskraft der vier Valenzen gegenseitig abgesättigt wird, sondern nur ein Teil. Dann bleibt an jedem der beiden beteiligten Kohlenstoffatome ein Bruchteil von Affinitätskraft übrig, den Thiele als „Partialvalenz" bezeichnet und im Formelbild durch eine

punktierte Linie ausdrückt, z. B. Aethylen $H_2C = CH_2$. Natürlich gilt das gleiche auch für Doppelbindungen zwischen anderen Elementaratomen (vgl. S. 133).

An diesen Partialvalenzen greifen bei der Addition die zu addierenden Atome an, dann löst sich die Doppelbindung und die frei werdenden Vollvalenzen werden zur festen Bindung der lose festgehaltenen Atome verbraucht.

$$\begin{matrix} H_2C\cdots \\ \| \\ H_2C\cdots \end{matrix} + Br_2 \rightarrow \begin{matrix} H_2C\cdots Br \\ \| \\ H_2C\cdots Br \end{matrix} \rightarrow \begin{matrix} H_2C—Br \\ | \\ H_2C—Br. \end{matrix}$$

Wenn in dem Molekül einer ungesättigten Verbindung zwei benachbarte Doppelbindungen

$$\overset{1}{C}H_2 = \overset{2}{C}H — \overset{3}{C}H = \overset{4}{C}H_2$$

vorhanden sind, so sollte man erwarten, daß eine solche Verbindung entweder gleichzeitig vier einwertige Atome oder Reste addiert, oder aber, daß bei Addition von nur zwei Atomen, diese Addition an einer Doppelbindung, also an den Kohlenstoffen 1 und 2 oder 3 und 4, stattfindet, während die andere Doppelbindung intakt bleibt. In Wirklichkeit tritt aber, zwar nicht immer, aber doch häufig, Addition von nur zwei Atomen an den Kohlenstoffen 1 und 4 ein, während zwischen 2 und 3 eine neue Doppelbindung auftritt.

$$CH_2 = CH — CH = CH_2 \rightarrow$$
$$CH_2Br — CH = CH — CH_2Br.$$

Hierzu gibt die Thielesche Hypothese eine sehr plausible Erklärung.

Man kann annehmen, daß von den in einer solchen Gruppierung zunächst vorhandenen vier Partialvalenzen

$$\underset{\vdots}{\overset{1}{C}H_2} = \underset{\vdots}{\overset{2}{C}H} — \underset{\vdots}{\overset{3}{C}H} = \underset{\vdots}{\overset{4}{C}H_2}$$

sich die Partialvalenzen der Atome 2 und 3, zwischen denen noch keine Doppelbindung vorhanden ist, gegenseitig absättigen, so daß hier eine sogenannte „inaktive" Doppelbindung entsteht. Die Valenzverteilung in einem solchen „konjugierten" System von Doppelbindungen würde dann dem Formelbild

$$\underset{\vdots}{\overset{1}{C}H_2} = \overset{2}{C}H \underset{\cdots}{—} \overset{3}{C}H = \underset{\vdots}{\overset{4}{C}H_2}$$

entsprechen und die hervorragende Neigung zur Addition in 1.4-Stellung erklärlich machen. Das gleiche gilt natürlich auch hier für heterogene konjugierte Systeme, z. B. für

$$\underset{\vdots}{CH_2} = CH \underset{\cdots}{—} CH = \underset{\vdots}{O}.$$

Ein besonderer Wert der Thieleschen Theorie liegt darin, daß dieselbe das eigenartige Verhalten sogenannter aromatischer Ringe in befriedigender Weise erklärt. Es ist schon kurz (S. 133) angedeutet worden, daß Cycloolefine, welche in demselben Ring mehrere Doppelbildungen in „konjugierter" Stellung enthalten, ein besonderes Verhalten zeigen, das in mancher Beziehung nicht in Einklang mit ihrer Formel zu stehen scheint. So hat man dem Benzol auf Grund seines chemischen und physikalischen Verhaltens (s. S. 136) die Formel eines dreifach ungesättigten Sechsringes



gegeben und diese Formel ist, trotz aller Gegenvorschläge, auch jetzt noch diejenige, welche dem Gesamtverhalten des Benzols am besten Rechnung trägt. Nach dieser Formel sollte man nun aber erwarten, daß das Benzol ein typisch „ungesättigtes" Verhalten zeigte, also Wasserstoff, Halogen usw. mit größter Leichtigkeit addierte und gegen Permanganat sehr unbeständig wäre. In Wirklichkeit ist das aber bekanntlich durchaus nicht der Fall. Zwar kann man Wasserstoff, Halogen usw. an Benzol addieren, aber diese Addition geht sehr schwierig vor sich, wenigstens für das erste Paar von Wasserstoff- oder Halogenatomen. Ist aber durch Addition eines Atompaares erst einmal die eine der drei Doppelbindungen abgesättigt, so zeigen die beiden übrigbleibenden Doppelbindungen normales Additionsvermögen. Diesem Befund entsprechen auch die sich aus den Verbrennungswärmen (s. S. 136) ergebenden thermochemischen Daten, die gleichfalls zeigen, daß bei der Hydrierung der ersten Doppelbindung ein Widerstand zu überwinden ist, während die zweite und dritte Doppelbindung Werte liefern, die den gewöhnlichen Doppelbindungen entsprechen.

Enthält also das Benzol wirklich drei Doppelbindungen, so muß deren gegenseitige Stellung die Besonderheit ihres Verhaltens bedingen. Dem trägt die Thielesche Hypothese Rechnung, denn ihr zufolge enthält das Benzol sechs gleich große Partialvalenzen (I), die sich gegenseitig zu inaktiven Doppelbindungen absättigen (II). Da hierdurch aber auch die ursprünglichen drei Doppelbindungen inaktiv geworden sind, kann man das Benzol auch durch eine Formel mit sechs gleichen, inaktiven Doppelbindungen (III) ausdrücken.

I II III



Letztere Formel entspricht auch aus anderen Gründen, auf die hier nicht näher eingegangen werden kann, dem Verhalten des Benzols am besten und ähnliche Verhältnisse sind für andere ringförmige Komplexe anzunehmen.

Die Thielesche Theorie ist von verschiedenen Seiten lebhaft bekämpft worden. Von ihren Gegnern seien hier nur Hinrichsen, Wunderlich, Knoevenagel, Erlenmeyer jun. und Michael genannt. Auf ihre zum Teil sehr komplizierten Theorien einzugehen, ist im Rahmen dieses Artikels unmöglich. Nur von den Ansichten Wunderlichs soll noch ganz kurz (S. 136) die Rede sein. Trotz aller Gegnerschaft ist aber die Thielesche Annahme von Partialvalenzen vorläufig die einfachste Hypothese, die den gewöhnlich beobachteten Verhältnissen einigermaßen Rechnung trägt.

5. Physikalisches Verhalten ungesättigter Körper. Auch bezüglich ihrer physikalischen Eigenschaften unterscheiden sich die ungesättigten Verbindungen in charakteristischer Weise von den gesättigten. Dies ist nicht nur in theoretischer Hinsicht für die Beurteilung der wahren Struktur der ungesättigten Körper, sondern auch zum praktischen Nachweis ungesättigter Gruppen und ihrer Stellung im Molekül von Wichtigkeit.

In erster Linie wird das optische Verhalten chemischer Verbindungen durch die Gegenwart ungesättigter Gruppierungen beeinflußt. Wenn man z. B. aus den Atomrefraktionen der Elemente die Molekularrefraktion einer einfach ungesättigten Verbindung berechnet, so zeigt sich ganz allgemein, daß der beobachtete Wert den berechneten um einen konstanten Betrag übersteigt. Man kann also praktisch aus einer sich ergebenden Differenz zwischen beobachtetem und berechnetem Refraktionswert nicht nur das Vorhandensein von mehrfachen Bindungen, sondern auch deren Anzahl nachweisen. Diese Differenz, das sogenannte Refraktionsäquivalent beträgt für eine Aethylenbindung 1,836, für eine Acetylenbindung 2,22. Hier möge erwähnt werden, daß die Molekularrefraktion des Benzols das Bestehen von 3 Doppelbindungen in dessen Molekül beweist (s. S. 135).

Auch andere mehrfache Bindungen bedingen derartige Refraktionssteigerungen, doch beträgt das Refraktionsäquivalent für eine Doppelbindung zwischen Kohlenstoff und Sauerstoff z. B. nur 0,822.

Aber auch noch feinere Konstitutionsunterschiede sind der refraktometrischen Bestimmung unter Umständen zugänglich. So bedingt ein konjugiertes System von Doppelbindungen ein stärkeres Anwachsen der Refraktionswerte als zwei getrennte Doppelbindungen. Andererseits wird diese durch die Konjugation bewirkte „Exaltation" in ganz bestimmter Weise durch Substituenten beeinflußt, so daß man, wie die neueren Arbeiten von v. Auwers gezeigt haben, namentlich aus den durch Benutzung verschiedener Strahlengattungen erhaltenen Dispersionswerten Einblicke in die feinere Struktur vieler Verbindungen erhalten kann.

Von theoretischem Interesse ist es, daß man aus der Molekularrefraktion einen Rückschluß auf den von dem Molekül wirklich eingenommenen Raum machen kann. In diesem Sinne zeigt die Erhöhung der Refraktionswerte durch die Doppelbindung, daß letztere nicht eine engere, sondern umgekehrt eine lockerere Verkettung der Atome bedingt, als die einfache Bindung. Hierfür geben unsere gebräuchlichen Strukturformeln (s. S. 134) ebenso wenig ein richtiges Bild wie die übliche sterische Vorstellung des Kohlenstoffatoms (s. S. 134). Dieser Widerspruch wird behoben, wenn man sich die Valenzrichtungen nicht durch die Ecken sondern durch die Flächenschwerpunkte des „Kohlenstofftetraeders" verlaufend denkt. Nach dieser von Wunderlich stammenden Hypothese werden sich zwei einfach gebundene Kohlenstoffe mit je einer Tetraederfläche, zwei doppelt gebundene mit je einer Kante und zwei dreifach gebundene nur mit einer Ecke berühren.

Auch die Lichtabsorption wird durch das Vorhandensein von mehrfachen Bindungen beeinflußt. Hieraus hat man wichtige Beziehungen zwischen der Farbe* eines Körpers und seiner Struktur ableiten können. Das optische Drehungsvermögen wird ebenfalls durch Doppelbindungen im Molekül verändert.

Die Verbrennungswärmen ungesättigter Verbindungen und die aus ihnen berechneten Bildungswärmen zeigen, daß die Reduktion einer Doppelbindung stets eine exothermische Reaktion ist, bei der im allgemeinen stets annähernd die gleiche Wärmemenge frei wird (s. S. 135). Das Vorhandensein einer mehrfachen Bindung bedingt also die Aufspeicherung einer gewissen Menge latenter Energie, d. h. eine gewisse „Spannung" im Molekül (s. S. 134).

6. Stereochemie ungesättigter Verbindungen (s. dazu die Artikel „Isomerie" und „Valenzlehre"). Gewisse experimentell festgestellte Fälle von Isomerie finden in unseren gewöhnlichen Strukturformeln keinen Ausdruck. Hierzu gehört die Existenz je zweier verschiedener Modifikationen bei zahlreichen ungesättigten Verbindungen.

Der wichtigste und bekannteste Isomeriefall dieser Art ist das Vorkommen der symmetrischen Aethylendicarbonsäure HOOC.CH:CH.COOH in zwei verschiedenen Modifikationen, die die Namen Fumarsäure und Maleinsäure führen.

Eine wenigstens für die statischen Verhältnisse befriedigende Erklärung für diese Isomerie ergibt sich, wenn man die üblichen räumlichen Vorstellungen von der Verteilung der Kohlenstoffvalenzen (S. 134) zu Hilfe nimmt, weshalb man eine derartige Isomerie als Raumisomerie oder „Stereoisomerie" bezeichnet.

Zum Unterschied von der ebenfalls als „Stereoisomerie" zu betrachtenden sogenannten „Spiegelbildisomerie", die nicht hierher gehört, weil sie nichts mit der ungesättigten Natur der Verbindungen zu tun hat, spricht man im vorliegenden Falle von „geometrischer Isomerie" oder „Cis-, Transisomerie". Unter diesem Namen sind die hierhergehörigen Erscheinungen in dem Artikel „Isomerie" besprochen.

Aehnliche Fälle von Stereoisomerie hat man auch bei Doppelbindungen zwischen anderen Atomen beobachtet, so bei den Oximen (vgl. den Artikel „Ammoniakderivate") und bei den Diazoverbindungen (vgl. den Artikel „Azokörper") d. h. bei den Doppelbindungen C=N und N=N.

Es soll nicht verschwiegen werden, daß die hier entwickelten Vorstellungen zur Erklärung der dynamischen Vorgänge bei der Umwandlung stereoisomerer Verbindungen nicht ausreichen, und daß vereinzelte Chemiker die gesamte stereochemische Anschauungsweise ablehnen.

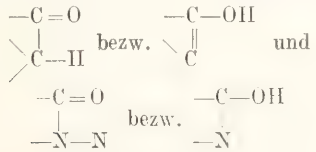
7. Tautomerie und Desmotropie (s. dazu den Artikel „Isomerie"). Eine ganz andere Art von Isomerie, die aber ebenfalls

nur bei ungesättigten Verbindungen im weiteren Sinne (vgl. S. 133) möglich ist, liegt in denjenigen Fällen vor, in denen man beobachtete, daß **eine** Substanz scheinbar im Sinne **zweier strukturverschiedener Formeln** reagieren kann.

Ein sehr bekannter und wichtiger Fall dieser Isomerieart liegt im **Acetessigester** vor, der je nach den Bedingungen manchmal nach der Formel I, manchmal aber auch nach der Formel II reagiert.

$$\text{I.}\quad \begin{array}{l} CH_3-C=O \\ \quad\quad | \\ HOOC-CH_2 \end{array} \qquad \text{II.}\quad \begin{array}{l} CH_3-C-OH \\ \quad\quad \| \\ HOOC-CH \end{array}$$

Besonders häufig zeigt sich derartige Isomerie bei Verbindungen mit den Atomgruppierungen



Immer besteht der Unterschied der beiden Formen darin, daß ein Wasserstoffatom seinen Platz gewechselt hat und Hand in Hand damit eine Verschiebung von Doppelbindungen vor sich gegangen ist, doch kann der Wechsel sich über einen größeren Komplex von Atomen ausdehnen, wie z. B. bei den Chinonoximen und Nitrosophenolen im Artikel „**Ammoniakderivate**."

Mit Hilfe der gewöhnlichen chemischen Hilfsmittel läßt sich oft, infolge der außerordentlichen Umwandelbarkeit derartiger Isomeren, nicht feststellen, ob die freie Verbindung der einen oder der anderen Formel entspricht oder etwa (bei Flüssigkeiten) ein Gemisch beider Formen darstellt.

Es wurde daher zunächst angenommen, daß diese Verbindungen überhaupt keine bestimmte Konstitution besitzen, sondern sich infolge der großen Beweglichkeit des Wasserstoffatoms dauernd in einem schwingungsartigen gegenseitigen Umwandlungsprozeß beider Formen befinden. Man bezeichnete danach die Erscheinung als **Tautomerie** und die beiden Formen der Verbindung als **tautomer**. Andererseits nahm man oben an, daß derartige Verbindungen doch eine ganz bestimmte Konstitution besitzen, daß aber unter gewissen Bedingungen ein Bindungswechsel eintritt, was durch die Bezeichnungen **Desmotropie** und **desmotrop** ausgedrückt wurde.

Später gelang es dann, bei manchen derartigen Verbindungen beide desmotropen Formen in festem Zustande zu isolieren. Es zeigte sich, daß derartige Isomeren unter gewöhnlichen Bedingungen nebeneinander existieren können, sich aber oft sehr leicht gegenseitig ineinander umwandeln. In **festem** Zustande kommt jedenfalls einer einheitlichen Substanz, auch wenn sie tautomer zu reagieren vermag, immer nur **eine** ganz bestimmte Struktur zu. In **flüssigem** oder **gelöstem** Zustande befindet sich aber die Substanz je nach den Temperaturbedingungen und der Art des Lösungsmittels häufig in einem Zustand fortwährender gegenseitiger Umwandlung, aus der ein gewisser Gleichgewichtszustand resultiert. In diesem Falle liegt also ein Gemisch beider Formen vor, das man als **allelotropes** Gemisch bezeichnet. Mit steigender Temperatur verschiebt sich das Gleichgewicht zugunsten der unter diesen Bedingungen stabileren Form, und zwar zuweilen so weit, daß schließlich die andere Form (die sogenannte **Pseudoform**) praktisch verschwindet. In diesem Falle spricht man von **Pseudomerie**.

Der Vorschlag die letztgenannte Bezeichnung für die Gesamtheit der Erscheinungen einzuführen, hat sich ebensowenig eingebürgert, wie die von anderer Seite vorgeschlagene Bezeichnung **Merotropie**. Am gebräuchlichsten ist es, diejenigen Fälle, in denen die Isolierung beider Formen wirklich gelungen ist, als **Desmotropie**, die übrigen aber als **Tautomerie** zu bezeichnen.

Bei Desmotropie oder Tautomerie zwischen den Gruppierungen —CO—CH< und —C(OH) = C< bezeichnet man die erstere Form meist als **Ketoform**, die letztere als **Enolform**; bei Gruppierungen —CO—NH_2 und —C(OH) = NH spricht man von **Amidform** und **Imidform**. Zeigt von den beiden Formen die eine Säurecharakter, die andere nicht, so bezeichnet man entweder erstere als **Aciform** (z. B. aci-Acetessigester = Enolform), oder die neutrale oder schwächer saure Form als „**Pseudosäure**".

Ausführlicher sind diese Verhältnisse in dem Artikel „**Isomerie**" besprochen.

8. Bildungsweisen ungesättigter Verbindungen. Die Anzahl der bekannten ungesättigten Verbindungen ist so groß, daß im Rahmen dieses Artikels nur die Bildungsprinzipien in den Grundlinien angedeutet werden können.

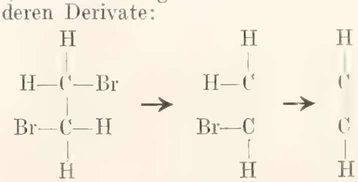
Die beiden wichtigsten Reaktionen zur Gewinnung ungesättigter Körper sind Halogenwasserstoffabspaltung aus Halogenverbindungen und Wasserabspaltung aus Alkoholen (s. S. 133).

Nach ersterer Reaktion erhält man z. B. Aethylen aus Bromäthyl durch Erhitzen mit alkoholischem Kali:

$$\begin{array}{l} H_2CBr \\ \ \ | \\ H_2CH \end{array} + KOH = \begin{array}{l} H_2C \\ \ \ \| \\ H_2C \end{array} + KBr + H_2O.$$

Analog erhält man auch kompliziertere ungesättigte Körper, so ungesättigte Säuren aus halogensubstituierten Säuren usw.

Aus Dihalogenverbindungen, welche die beiden Halogenatome an zwei benachbarten Kohlenstoffatomen oder am gleichen Kohlenstoff enthalten, entstehen in gleicher Weise **Acetylene** oder deren Derivate:



Aethylenbromid Bromäthylen Acetylen

Die Wasserabspaltung aus Alkoholen wird durch Erhitzen der letzteren mit Schwefelsäure, Chlorzink, Phosphorsäure oder anderen wasser-

entziehenden Mitteln bewerkstelligt. Sie geht besonders leicht bei sekundären und tertiären Alkoholen vor sich. So liefert der gewöhnliche Aethylalkohol Aethylen:

$$\begin{matrix} H_2C-OH \\ | \\ H_2C-H \end{matrix} \rightarrow \begin{matrix} H_2C \\ \| \\ H_2C \end{matrix} + H_2O.$$

Analog verläuft die Bildung anderer ungesättigter Verbindungen, z. B. die der ungesättigten Säuren aus Oxysäuren. Auf gleicher Grundlage beruhen auch einige wichtige synthetische Darstellungsmethoden höherer ungesättigter Verbindungen, bei denen Oxyverbindungen als Zwischenprodukte entstehen, so die sogenannte Perkinsche Synthese und ihre Abarten, manche Anwendungsarten der Grignardschen Synthese u. a. m. In dieser Beziehung muß auf die speziellen Lehrbücher verwiesen werden.

Weniger wichtig sind einige andere Methoden, die ebenfalls zu Olefinen oder ihren Derivaten führen, so die Einwirkung von feinverteilten Metallen auf Dihalogenverbindungen, die Zersetzung von Alkylammoniumphosphaten durch Hitze u. a. m.

Das einfachste Acetylen wird am bequemsten aus Calciumcarbid (s. S. 140) und Wasser gewonnen.

9. Chemisches Verhalten und Nachweis ungesättigter Verbindungen. Wie schon aus dem Vorhergehenden erhellt, sind die den ungesättigten Verbindungen als solchen eigentümlichen Reaktionen durchweg Additionsreaktionen. Jede Doppelbindung zeigt im allgemeinen die Tendenz, zwei einwertige Atome oder Gruppen zu addieren, während jede dreifache Bindung vier einwertige Atome oder Gruppen addieren kann.

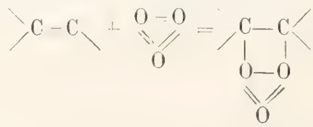
Dies gilt auch für Doppelbindungen, an denen andere Elemente als Kohlenstoff beteiligt sind, und die Mehrzahl der spezifischen Reaktionen der Aldehyde, Ketone, Säuren und Säurederivate, der Nitrile u. a. derartiger Verbindungen lassen sich auf Anlagerung an die betreffende Doppelbindung (s. S. 133) zurückführen, doch soll hier nur von den Kohlenstoffdoppelbindungen die Rede sein. Aber auch bei diesen sind Additionsvorgänge in so großer Zahl beobachtet worden, daß im Rahmen dieses Artikels nur einige kurze Andeutungen möglich sind.

Besonders wichtig und viel benutzt ist die Fähigkeit der ungesättigten Verbindungen, gewisse Elemente und zwar namentlich Wasserstoff, die Halogene und Ozon zu addieren.

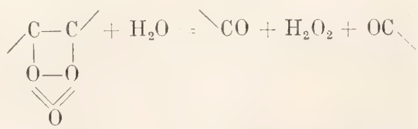
Die Addition von Wasserstoff an einfache Olefine gelingt im allgemeinen erst bei ziemlich hoher Temperatur und ist daher mit den übrigen Reduktionsmitteln, wie Natriumamalgam, Natrium und Alkohol und ähnlichen nicht auszuführen. Leicht gelingt dagegen die Addition oft bei Gegenwart von Katalysatoren wie Platinschwarz, Palladiumsol und anderen. Diolefine mit konjugierten Doppelbindungen sind schon mit Natrium und Alkohol reduzierbar. Daher gelingt auch die Reduktion der Stryole ziemlich leicht. Sehr schwierig zu hydrieren ist das Benzol; seine Hydrierung gelingt aber in der Hitze bei Gegenwart von feinverteiltem Nickel. Besonders leicht gelingt die Wasserstoffaddition an Aethylenbindungen, welche in Konjugation mit einer C = O-Doppelbindung stehen, also z. B. in α-β-ungesättigten Säuren.

Sehr leicht und glatt geht im allgemeinen die Addition von Halogenen und namentlich von Brom vor sich, so daß sie sich in vielen Fällen sogar zur quantitativen Bestimmung von Doppelbindungen verwerten läßt. Gewöhnlich geht die Addition von Brom schon bei niedriger Temperatur fast momentan vor sich und ist an dem Verschwinden der Bromfärbung zu erkennen. Diese Reaktion kann häufig zum qualitativen Nachweis von Doppelbindungen dienen. Die entstehenden Dibromide, welche naturgemäß die beiden Bromatome stets an benachbarten Kohlenstoffen enthalten, sind wichtig für die Darstellung der Acetylene und ihrer Derivate (s. S. 137). Sehr glatt gelingt auch die Anlagerung von Chlorjod (oder Bromjod). Sie wird zur Bestimmung von ungesättigten Fettsäuren und deren Glyzeriden (Fetten) benutzt (Hüblsche Jodzahl). Es gibt aber auch eine Reihe von Körpern, die trotz vorhandener Aethylenbindung kein Brom addieren. Erfahrungsgemäß wird die Bromaddition verhindert, wenn bereits stark negative Radikale oder Radikale von sehr großer Raumerfüllung (sterische Hinderung) an den Kohlenstoffatomen der Doppelbindung stehen.

Sehr allgemein gelingt auch die Addition von Ozon an die Kohlenstoffdoppelbindung. Bei Ausschluß von Feuchtigkeit verläuft dieselbe unter Bildung der, manchmal explosiven, Ozonide



Letztere zerfallen mit Wasser sehr leicht unter Sprengung des Moleküls und Bildung zweier karbonylhaltiger Moleküle (Ketone oder Aldehyde bezw. Säuren)



Diese von Harries ausgearbeitete Methode ist nicht nur präparativ wichtig, sondern dient auch vor allem dazu, aus der Natur der entstehenden Spaltungsprodukte die Konstitution der ungesättigten Verbindungen mit Sicherheit zu bestimmen.

Auch manche Verbindungen lassen sich ziemlich allgemein an Aethylenbindungen addieren. Es sind dies namentlich die Halogenwasserstoffe und Schwefelsäure, dann aber auch unterchlorige Säure, Nitrosylchlorid, salpetrige Säure (N_2O_3), Stickstofftetroxyd (N_2O_4) und einige organische Körper wie Diazomethan, Mercaptane u. a. Die direkte Anlagerung von Wasser und Wasserstoffsuperoxyd geht nur schwierig

vor sich; sie gelingt aber auf indirektem Wege.

Von den Halogenwasserstoffen addiert sich Jodwasserstoff am leichtesten an Olefine, nächstdem Bromwasserstoff, während Salzsäure oft schwieriger reagiert. Das Halogen tritt vorwiegend an dasjenige Kohlenstoffatom, welches die geringere Anzahl von Wasserstoffatomen trägt, z. B.

$$CH_3-CH=CH_2+HBr \rightarrow CH_3-CHBr-CH_3$$

Konzentrierte oder rauchende Schwefelsäure addiert sich ziemlich glatt an Olefine unter Bildung von Alkylschwefelsäuren, indem auch hier der Rest $-OSO_2OH$ an das wasserstoffärmere Kohlenstoffatom tritt:

$$CH_3-CH=CH_2+H_2SO_4 \rightarrow CH_3-CH(OSO_2OH)-CH_3$$

Die so entstehenden Alkylschwefelsäuren gehen beim Erwärmen mit Wasser in Alkohole über, so daß auf diesem Wege die indirekte Addition von Wasser an Olefine gelingt:

$$CH_3-CH(OSO_2OH)-CH_3+H_2O \rightarrow CH_3-CH(OH)-CH_3+H_2SO_4$$

Auch organische Säuren, Merkaptane und Phenole lassen sich zuweilen in analoger Weise anlagern.

Unterchlorige Säure addiert sich unter Bildung der sogenannten Glykolchlorhydrine:

$$CH_2=CH_2+Cl.OH \rightarrow CH_2Cl-CH_2OH.$$

Mit Nitrosylchlorid vereinigen sich ungesättigte Verbindungen nach dem Schema:

$$>C=C< + ClNO \rightarrow >CCl-C(N:O)<$$

zu blau- oder grüngefärbten, manchmal kristallisierten Verbindungen, welche zuweilen zur Charakterisierung der ungesättigten Verbindungen dienen können. Analog addiert sich die sogenannte salpetrige Säure (N_2O_3) zu „Nitrositen"

$$>C=C< + N_2O_3 \rightarrow >C(ON:O)-C(N:O)<$$

und Stickstofftetroxyd zu „Nitrosaten"

$$>C=C< + N_2O_4 \rightarrow >C(ONO_2)-C(N:O)<$$

Enthalten die entstehenden Produkte am gleichen Kohlenstoffatom mit der NO-Gruppe Wasserstoff, so lagern sie sich in die farblosen Isonitrosoverbindungen (Oxime) um.

Mit Diazomethan bilden die ungesättigten Verbindungen Pyrazoline. Auch mit Metallsalzen, besonders mit Quecksilbersalzen vereinigen sich die Olefine.

Wasserstoffsuperoxyd addiert sich nur schwierig. Man nimmt aber an, daß die entsprechenden Produkte entstehen, wenn man ungesättigte Verbindungen mit Kaliumpermanganat oxydiert (s. S. 134). Sie lassen sich aber nur selten isolieren. Vielmehr geht die Oxydation meist sofort unter Spaltung des Moleküls weiter und man erhält ähnliche Produkte wie bei der Einwirkung von Ozon und Wasser (s. oben). Die Empfindlichkeit gegen Permanganat (Entfärbung des letzteren) ist ein wichtiges Charakteristikum ungesättigter Verbindungen. Man benutzt zum Nachweis von Doppelbindungen meist sodaalkalische Permanganatlösung (Baeyersches Reagens), bei basischen Körpern aber eine schwach saure Lösung. Es gibt aber auch einige ungesättigte Verbindungen, welche Permanganat nicht entfärben, während andererseits auch manche gesättigte Verbindungen leicht oxydiert werden.

Andere Verbindungen wie Ammoniak, Hydroxylamin, Blausäure, Malonester, Acetessigester u. a., d. h. viele Verbindungen, welche ein leichtbewegliches Wasserstoffatom besitzen, addieren sich an Aethylendoppelbindungen nur dann, wenn letztere einer $C=O$-Gruppe benachbart stehen. Hier handelt es sich also offenbar um eine Additionsfähigkeit des konjugierten Systems $C=C-C=O$, obwohl die Addition scheinbar nur an der $C=C$-Doppelbindung vor sich geht. Diese Additionen, bei denen stets das der $C=O$-Gruppe benachbarte C-Atom ein Wasserstoff, das entferntere aber den übrigbleibenden Rest bindet, sind zum Teil als synthetische Methoden wichtig.

Eine ebenfalls auf die Additionsfähigkeit zurückzuführende Eigenschaft vieler ungesättigter Verbindungen ist es, sich unter dem Einfluß kondensierter Mittel wie Schwefelsäure oder Chlorzink zu polymerisieren. Außerdem lagern sich manche ungesättigte Verbindungen unter dem Einfluß verschiedener Agentien unter Verschiebung der Doppelbindung um. So gehen $\beta\gamma$-ungesättigte Säuren beim Erhitzen auf Alkali teilweise in $\alpha\beta$-ungesättigte Säuren über. Die Spaltung durch Kalischmelze ist daher zur Konstitutionsbestimmung ungesättigter Verbindungen nicht brauchbar.

Daß konjugierte Doppelbindungen manchmal, aber nicht immer, zunächst an den Endpunkten des Systems addieren, ist schon (S. 135) erwähnt worden. Der Verlauf der Addition hängt sowohl von der Natur der ungesättigten Verbindung als auch von der des Addenden ab.

Verbindungen mit dreifachen Kohlenstoffbindungen zeigen ähnliche Additionsfähigkeit, wie diejenigen mit Doppelbindung. Sie addieren stufenweise erst zwei einwertige Atome oder Radikale unter Bildung substituierter Olefinverbindungen und dann weitere zwei Atome oder Radikale unter völliger Absättigung.

So liefert Acetylen mit Wasserstoff erst Aethylen und schließlich Aethan oder mit Brom erst Dibromäthylen und dann Tetrabromäthan.

$$CH\equiv CH \rightarrow CHBr=CHBr \rightarrow CHBr_2-CHBr_2$$

Halogenwasserstoffe addieren sich so, daß schließlich beide Halogenatome am gleichen Kohlenstoff stehen.

$$CH\equiv CH \rightarrow CH_2=CHBr \rightarrow CH_3-CHBr_2$$

Im gleichen Sinne addiert sich Wasser (direkt oder durch Vermittelung von Schwefelsäure), so daß schließlich z. B. aus Acetylen Acetaldehyd (oder dessen Umwandlungsprodukt) entsteht

$$\begin{matrix} HC \\ ||| \\ HC \end{matrix} \rightarrow \begin{matrix} HCOH \\ || \\ HCH \end{matrix} \rightarrow \left(\begin{matrix} HC(OH)_2 \\ | \\ HCH_2 \end{matrix}\right) \rightarrow \begin{matrix} HCO \\ | \\ CH_3 \end{matrix}$$

Von Permanganat und anderen Oxydationsmitteln werden Acetylene fast momentan oxydiert.

Auch zu Umlagerungen und Polymerisationen sind Acetylene befähigt. Wichtig ist, daß das Acetylen selbst, sich bei Rotglut zu Benzol polymerisiert.

Charakteristisch für Acetylene und deren Derivate ist, daß dieselben, soweit sie an den dreifach gebundenen Kohlenstoffatomen noch Wasserstoffatome enthalten, letztere gegen Metalle austauschen können. So bildet das Acetylen selbst mit 1 oder 2, die monosubstituierten Acetylene mit 1 Atom eines einwertigen Metalls Verbindungen. Die disubstituierten Acetylene haben diese Eigenschaft nicht mehr. Die Alkali- und Erdalkaliverbindungen der Acetylene sind gegen Hitze beständig, zersetzen sich aber mit Wasser leicht unter Bildung von Acetylen. So wird Acetylencalcium (Calciumcarbid) aus Kalk und Kohle bei etwa 3000° technisch dargestellt und dient zur Acetylengewinnung.

$$\begin{matrix} C \\ ||| \\ C \end{matrix} \!\!> Ca + 2H_2O = \begin{matrix} CH \\ ||| \\ CH \end{matrix} + Ca(OH)_2$$

Die Schwermetallverbindungen der Acetylene sind gegen Hitze sehr empfindlich und explodieren zum Teil heftig. Besonders charakteristisch sind die mit ammoniakalischer Kupferchlorür- oder Silbersalzlösung als bräunlichrote bis gelbe oder weiße Niederschläge entstehenden Cupro- oder Silberacetylenide.

Literatur. ***Henrich,*** *Neuere theoretische Anschauungen auf dem Gebiete der organischen Chemie. Braunschweig 1908.* — ***Meyer und Jacobson,*** *Lehrbuch der organischen Chemie. Leipzig 1907—1913.* — *Zusammenstellung der Literatur für die Hypothesen über mehrfache Kohlenstoffbindung:* ***Richter-Anschütz-Schroeter,*** *Organische Chemie. Bonn 1909. S. 42.*

Theodor Posner.

Untersuchungsmethoden.

Petrographische Untersuchungsmethoden.

1. Allgemeines. 2. Vorbereitende Arbeiten. a) Trennungsmethoden. α) Trennung nach dem absoluten Gewicht. β) Trennung nach dem spezifischen Gewicht; schwere Lösungen; schwere Schmelzen; Bestimmung des spezifischen Gewichtes. γ) Trennungsvorrichtungen. δ) Trennung mit dem Magneten. ε) Trennung nach verschiedener Schmelzbarkeit. ζ) Trennung nach dem Verhalten gegen Lösungsmittel. b) Anfertigung der Dünnschliffe. 3. Untersuchungsmethoden. a) Optische Untersuchungsmethoden. α) Allgemeiner Gang der Untersuchung. β) Bestimmung des Brechungsindex. γ) Schlüssel für die optische Bestimmung des Kristallsystems. b) Chemische Untersuchungsmethoden. c) Färbemethoden. d) Bestimmung der Gesteinsbestandteile und der Gesteine. g) Mikrophotographie. f) Gesteinssynthese.

I. Allgemeines. Die petrographische Untersuchung erstreckt sich jetzt auf die verschiedenartigsten Gesteinsmateriale und Bestandteile, die sowohl durch ihre Löslichkeit gegenüber verschiedenen Lösungsmitteln, durch Härte, Struktur wie durch den Grad der Verwitterung und dadurch oft bedingte Gefügeänderung unterschieden sind. Auch die Rückstände wie die Ausscheidungen bei einer teilweisen oder vollständigen chemischen Analyse von Mineralien und Gesteinen sind der petrographischen Untersuchung zu unterziehen. Die heute übliche petrographische Methodik wurde zuerst fast nur für Eruptivgesteine, nach verschiedenen anderen Anfängen, im wesentlichen in Deutschland von F. Zirkel und H. Rosenbusch ausgearbeitet. Sie wird aber jetzt viel allgemeiner angewandt, sowohl auf frische und verwitterte Eruptivgesteine, kristalline Schiefer, wie Sedimentgesteine; auch die leicht löslichen Gesteine, wie die in neuerer Zeit so wichtig gewordenen Salzgesteine, müssen vielfach nach derselben Methodik untersucht werden. Auch synthetische Gesteine der verschiedensten Art werden nach dieser Methodik in bezug auf Reinheit, Zusammensetzung, Struktur und mineralogische Zusammensetzung geprüft. Endlich hat die Methodik auch in abgeänderter Form Eingang gefunden bei der Untersuchung undurchsichtiger Substanzen wie der Erze und Metalle. Daraus ergeben sich verschiedene Wege sowohl für die Vorbereitung wie auch für die weitere Untersuchung.

Der Anwendung irgend einer mikroskopischen Methode und chemischen Untersuchungen an einzelnen Gesteinen sollte immer eine makroskopische Bestimmung der einzelnen Gesteinsbestandteile sowie der Struktur der Gesteine vorausgehen. Diese vorbereitenden Bestimmungen geben viele Winke für die spezielle Durchführung der Untersuchungsmethodik. Planloses Arbeiten gerade bei petrographischen Untersuchungen verursacht immer unnötige Zeitverluste. Die gewöhnlichen äußeren Kennzeichen der Mineralien werden bei diesen makroskopischen Gesteinsuntersuchungen heranzuziehen sein, wie Härte, Spaltbarkeit, Farbe, Strich, eventuell Kristallform, Verwitterung usw. Die hierbei anzuwendenden Methoden sind die gewöhnlichen mineralogischen Untersuchungsmethoden, die der zumeist geringen Korngröße anzupassen sind.

Das zerkleinerte Material ist nur in wenigen Fällen direkt zur Untersuchung geeignet. Für manche Fälle, namentlich grobkörnige, vollkristalline Gesteine (z. B. Salzgesteine), läßt die Untersuchung des zerkleinerten, durch besondere Maßnahmen getrennten Gesteines rasche und sichere Schlüsse zu.

Wenn feinkörnige, lockere Gesteine (Sand, Ton, Lehm) oder zerkleinerte grobkörnige Ge-

steine nur auf die wesentlichsten Gesteinsgemengteile untersucht werden, so bettet man sie in ein zumeist flüssiges oder gleichmäßig erstarrendes Medium ein. Soll die äußere Form des einzelnen Teilchens untersucht werden, so genügt Beobachtung in einem Medium, dessen Brechungsexponent von dem des Minerals abweicht, z. B. in Wasser. Die innere Struktur, Einschlüsse, Umwandlungsvorgänge beobachtet man besser in einem Medium mit einem Brechungsexponenten, der dem des Objektes möglichst genähert ist. Die Einbettung in Kanadabalsam erwies sich für die meisten Untersuchungen immer wieder am geeignetsten. Gesteinsbestandteile mit sehr hohem Brechungsindex aber müssen in ein stärker brechendes Medium eingebettet werden (Beispiele auf S. 145). Bei der Untersuchung der Salzgesteine ist darauf Bedacht zu nehmen, daß man nur Flüssigkeiten nimmt, die das Mineral nicht angreifen.

Manche Verunreinigungen, Umwandlungsprodukte, sind durch Behandlung mit geeigneten chemischen Reagenzien vor der Untersuchung zu entfernen.

Zur Prüfung der zerkleinerten Gesteine oder von lockeren Massen auf Reinheit und Zusammensetzung verwendet man eine Ausleselupe, die mit Polarisationseinrichtung versehen sein muß. Auch eine Binokularlupe kann unter Umständen verwandt werden, doch gestattet sie nicht die Anwendung der besonderen petrographisch-optischen Methoden.

2. Vorbereitende Arbeiten. 2a) Trennungsmethoden. Die in geringen Mengen in einem lockeren oder durch besondere Maßnahmen zerkleinerten Gesteine auftretenden Bestandteile müssen in der zu untersuchenden Probe angereichert werden. Man trennt nach dem absoluten oder nach dem spezifischen Gewicht, nach dem Verhalten gegenüber dem Magneten, nach der Schmelzbarkeit, nach dem Verhalten gegen einzelne Lösungsmittel, wie nach besonderen Eigenschaften der Bestandteile. Will man eine möglichst genaue Trennung herbeiführen, so müssen von dem Untersuchungsmaterial folgende Bedingungen erfüllt werden: 1. Jedes Körnchen muß möglichst homogen sein, d. h. nur aus einer einzelnen Mineralart bestehen, auch einschlußfrei und frisch sein, falls es sich nicht gerade um die Untersuchung von Verwitterungsprodukten handelt. 2. Die einzelnen Körnchen müssen möglichst gleiche Größe besitzen, wobei die mechanische Zerkleinerung nicht zu weit getrieben werden darf, da die feinen und staubförmigen Bestandteile eine genaue Trennung hindern. Nötigenfalls werden Siebsätze oder auch Seidenbeuteltuche (Schweizer Seidegazefabrik A. G. Zürich) angewandt, um ein ungleichmäßiges Pulver in Teile möglichst gleicher Korngröße zu zerlegen.

α) Auf der Trennung nach dem absoluten Gewicht beruhen die bei der bodenkundlichen Untersuchung häufig angewandten, aber auch für petrographische Untersuchungen wichtigen Schlämmmethoden. Einfaches Aufwirbeln in Wasser, Absitzenlassen der gröberen Bestandteile und Abgießen der feinstaubigen Trübe zum Gewinnen des abgesetzten Materials wird in einzelnen Fällen schon eine ausreichende Sonderung herbeiführen. In anderen Fällen schüttelt man zweckmäßig in einem Sichertroge oder auch in einer flachen Porzellanschale mit wenig Wasser, wobei man schon eine Trennung der verschiedenen Mineralien herbeiführen kann. Für eine quantitative Trennung kommt besonders der von Schöne angegebene Schlämmapparat in Betracht, bei dem das im Wasser befindliche Pulver durch einen Wasserstrom vorwärts bewegt wird, der je nach der Geschwindigkeit verschieden große Körner in einem zylindrischen Gefäße aufwärts bewegt (Fig. 1). Beschreibung und Anwendung der Methode findet sich in den meisten Lehrbüchern der Boden- und Gesteinskunde. Für die Trennung von schweren Mineralien aus lockeren Gesteinen erweist sich auch eine kleine Handsetzmaschine (nach P. Büttgenbach), die von der Mineralienniederlage der Bergakademie Freiberg i. S. in den Handel gebracht wird, als sehr praktisch (Preis 25 und 35 M.).

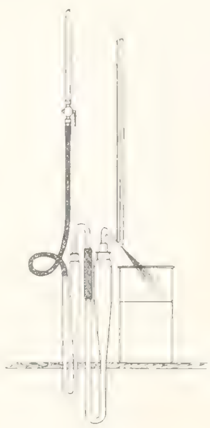


Fig. 1.

β) Die Trennung nach dem spezifischen Gewicht erfolgt unter Benutzung von schweren Lösungen oder Schmelzen in besonderen Trennungsapparaten.

Als schwere Lösungen werden zumeist angewandt:

	spez. Gew. bis zu
Tetrabromäthan	2,84 bis 3,0
Bromoform	2,9
Kaliumquecksilberjodidlösung (Thouletsche Lösung)	3,17 eventuell bis 3,22
Lösung von borowolframsaurem Kadmium (Kleinsche Lösung)	3,28
Methylenjodid	3,32
Baryumquecksilberjodidlösung (Rohrbachsche Lösung)	3,59
Thalliumformiatlösung	2,5 bei −10°; 4,8 bei 100°
Thalliumformiat und -malonat, gesättigte Lösungen von Mischungen in gleichen Teilen (nach Clerici)	4,07 bei 12°; 4,40 bei 35°; 4,65 bei 50°

Als schwere Schmelzen werden u. a. verwandt:

	Spez. Gew.	Schmelzpunkt:
Zinnjodid-Bromarsen	3,73	—
Silbernitrat	4,1	198°
Merkuronitrat	4,3	70°
Thalliumnitrat	5,3	205°
Thallium-Silbernitrat (1 : 1)	4,5	75°
Thallium-Silbernitrat (1 : 4)	4,85	—
Thallium-Merkuronitrat	5,3	75°

Bromoform und Methylenjodid sind für allgemeine petrographische Untersuchungen, Tetrabromäthan für die Untersuchung von Salzgesteinen, die Thalliumsilbernitratschmelzen von den Schmelzen am meisten zu empfehlen.

Trennungen mit niedrigeren spezifischen Gewichten werden ausgeführt durch Verdünnung der Lösungen und Schmelzen mit geeigneten Flüssigkeiten (Bromoform und Methylenjodid mit Benzol, Tetrabromäthan mit Toluol, usw).

Die Lösungen und Schmelzen werden auch benutzt zur Bestimmung des spezifischen Gewichtes der einzelnen Körner und dichter Gesteine. Man stellt durch Verdünnung eine Lösung her, in der das betreffende Mineralkorn oder Gestein gerade schwimmt und bestimmt dann das spezifische Gewicht der Lösung mit der Westphalschen Wage, in geeigneten Fällen auch mit Schwimmern aus verschiedenen Mineralien oder Gläsern. Genauere Bestimmungen des spezifischen Gewichtes werden ausgeführt mit dem Pyknometer, der hydrostatischen Wage, zu der verschiedene Verbesserungen neuerdings angegeben sind, die sich gerade bei mineralogischen und petrographischen Untersuchungen bewähren.

γ) Die Trennungsvorrichtungen sind aus der Umwandlung eines Scheidetrichters hervorgegangen, der (einfacher Trichter mit Hahn) bei roher Trennung ausreicht. Genauere Trennung erfolgt in zwei durch einen Hahn oder Stöpsel getrennten birnförmigen, besser zylindrischen Gefäßen, die selbst wieder durch Hahn oder Glas-

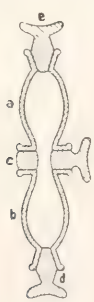
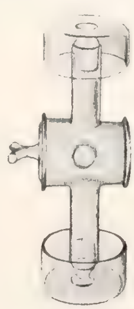


Fig. 2.


Fig. 3.

stopfen verschlossen sind. Figur 2 gibt einen Apparat nach Laspeyres, 3 nach Kaiser, 4 und 5 nach Dreibrodt. Die Größe der Apparate wird nach der Menge des zu untersuchenden Pulvers eingerichtet. Im allgemeinen genügt ein Inhalt von 7 bis 9 ccm für die einzelnen Gefäße, solange nicht sehr viel leichtes oder schweres Material vorliegt (Unterschiede von Figur 4 und 5) oder direkt sehr große Quantitäten zur Trennung genommen werden sollen. Die Apparate 2 und 3 werden bei geöffnetem mittleren und oberen Hahn gefüllt, nach Schließen des oberen Hahnes gut durchgeschüttelt und dann länger stehen gelassen. Nach Schließen des mittleren Hahnes wird nochmals geschüttelt; die etwa in dem oberen Gefäße noch gesunkenen schwereren und die in dem unteren Gefäße aufsteigenden leichteren Bestandteile werden durch vorsichtiges Oeffnen des mittleren Hahnes und leichtes Klopfen in das andere Gefäß hinübergeführt. Der von Dreibrodt angegebene Apparat vermeidet die Anwendung von Hähnen. Der Fuß K, das untere Gefäß B und das obere A sind durch die Schliffe bei I und C zu trennen. B und A können durch einen Stöpsel GH mit Kapillare gegeneinander geschlossen werden. Die Füllung geschieht, bevor der Stöpsel GH ein-

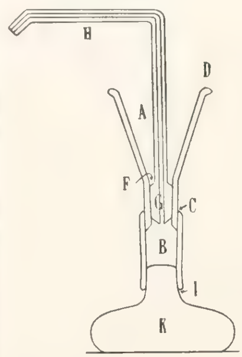


Fig. 4.

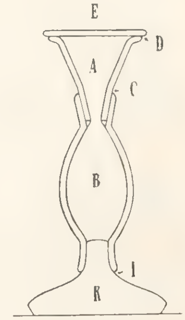


Fig. 5.

geführt ist. Nach Füllung wird auf den oberen rauhen Rand D eine gut schließende Glasplatte (Fig. 5) gelegt und dann gut durchgeschüttelt und stehen gelassen. Der Stöpsel GH wird nach erfolgter Trennung eingeführt. Der obere Teil in A und der untere in B können dann für sich gewonnen werden durch Trennung der beiden Gefäße bei C. Figur 4 und 5 unterscheiden sich durch die Größe der einzelnen Teilgefäße voneinander.

Für die Behandlung mit schweren Schmelzen nimmt man entweder ein Reagenzglas, in welches das Salz und die zu trennende Substanz eingefüllt und auf dem Wasser- oder Sandbade oder der offenen Flamme erhitzt werden. Nach erfolgtem Trennen und Erstarren des Salzes wird das Glas zertrümmert, der Salzkuchen nach den getrennten Partien zerteilt und in einzelnen Portionen gelöst. Praktischer ist der von Penfield angegebene Apparat (Fig. 6). Das äußere zum Schutze dienende Gefäß wird in ein Wasserbad gestellt. Das innere,

aus den Teilen b, c und d bis e bestehende Gefäß ist in den Schliffen bei e voneinander trennbar. Das zu trennende Material wird mit der Substanz, in dessen Schmelze getrennt werden soll, in das Gefäß b, nach Hineinsetzen von c, eingefüllt und in dem Schutzgefäße a erwärmt. Nach erfolgtem Trennen wird der Schliff e mit der Kapillare d so eingeführt, daß kein leichteres Material unter dem Schliff bei e sich befindet. Nach dem Erstarren kann der obere Teil c bis d abgenommen und das in b befindliche schwerere Material durch Lösen der Schmelze ebenso gewonnen werden wie das leichtere Material aus c bis d.

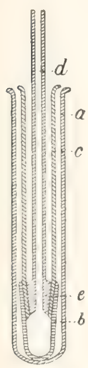


Fig. 6.

δ) Die Trennung mit dem Magneten erfolgt nur in einzelnen Fällen mit einem einfachen Magnetstab oder Hufeisenmagneten, besser mit einem Elektromagneten. Die Pole desselben sind zweckmäßig mit gegeneinander verschiebbaren Polschuhen versehen, die in eine Schneide auslaufen. Der Elektromagnet ist mit einem Unterbrecher zu versehen. Eine zweckmäßige Einrichtung ist auch von Wülfing angegeben worden. Andere Verbesserungen für einen an die Lichtleitung anzuschließenden Magneten rühren von L. Vérain und A. Chevallier her. Zweckmäßig sind auch für mineralogische und petrographische Arbeiten die Modellausführungen elektromagnetischer Aufbereitungsanlagen, wie sie im Bergbau Anwendung finden. Das zu trennende Material wird auf Bändern zugeführt; Das magnetische und unmagnetische, bei Anwendung verschiedener Stromstärken, auf Bändern fortgeführt.

ε) Trennung nach verschiedener Schmelzbarkeit wird dann benutzt, wenn sehr verschieden schmelzbare und dabei durch Erhitzen nicht zerstörbare Mineralien vorliegen. Die schmelzbaren haften beim Glühen auf einem Platinblech auf diesem an, während die ungeschmolzenen lose liegen bleiben und abgeschüttelt werden können.

ζ) Das Verhalten gegen Lösungsmittel kann in vielen Fällen angewandt werden, wenn man einzelne unangreifbare Mineralien abtrennen will (z. B. Entfernung löslicher Substanzen durch Wasser oder Säuren, Ausziehen der Karbonate und auflösbarer Silikate durch Salzsäure, unter Umständen auch durch Flußsäure). Die chemische Methode darf nur dann angewandt werden, wenn man über die Zusammensetzung des zu trennenden Materials einigermaßen unterrichtet ist, oder, wenn größere Mengen zu wiederholten Versuchen zur Verfügung stehen.

2b) Anfertigung der Dünnschliffe. Gesteine, die in ihrem Zusammenhange nicht zu sehr gelockert sind, werden als Dünnschliffe untersucht. Auch gelockerte Gesteine lassen sich unter Umständen so härten, daß Dünnschliffe davon angefertigt werden können. Auch Sandkörner können so eingebettet werden, daß Dünnschliffe gelingen. Frische Splitter werden von dem betreffenden Gesteine abgeschlagen oder mit einer Schneidevorrichtung abgesägt. Sollen Verwitterungsvorgänge untersucht werden, so wird man natürlich auch die lockeren Rinden berücksichtigen und härten müssen. Die möglichst dünnen, etwa 3 bis 4 qcm großen Splitter werden zunächst mit grobem Schmirgel oder Carborund auf einer ebenen Eisenplatte mit Wasser geschliffen, bis keine gröberen Unregelmäßigkeiten mehr auf der Schlifffläche zu sehen sind. Dann wird der Schliff mit feinem geschlämmtem Schmirgel auf einer möglichst ebenen Glasplatte so weit geschliffen, daß alle Unregelmäßigkeiten auf der Oberfläche verschwunden sind. Ein Polieren der Schlifffläche ist unzweckmäßig. Die eben geschliffene Fläche wird mit gehärtetem Kanadabalsam (Erwärmen einer kleinen Menge in einem Metallöffel über der offenen Flamme so lange, bis sich in einem erkalteten Tropfen mit dem Fingernagel keine Eindrücke mehr hervorrufen lassen) auf einem Objektträger aufgekittet. Der Schleifsplitter muß an allen Rändern von Kanadabalsam umgeben sein; zwischen Glas und Schliff dürfen sich keine Luftblasen befinden. Nun wird, unter Fassen des Objektträgers von der anderen Seite her, der Splitter angeschliffen, zunächst mit grobem Schmirgel auf der Eisenplatte; dann wird gründlich gewaschen mit Seife unter fließendem Wasser zur Entfernung sämtlicher größeren Schleifkörner. Endlich wird auf der Glasplatte mit feinem geschlämmtem Schmirgel eben geschliffen, bis der Schliff gut durchsichtig ist; Dicke zumeist etwa 0,04 bis 0,05 mm. Noch besser ist es, den Grad der Dünne durch Beobachtung der Interferenzfarben bekannter Mineralien unter dem Mikroskope zu kontrollieren. Nach beendigter Schleifarbeit wird zumeist ein Deckglas mit Kanadabalsam aufgekittet. — Als Kittmittel, das gegenüber Kanadabalsam mancherlei Vorteile bieten soll, wird von der Firma Voigt u. Hochgesang, Göttingen unter dem Namen Kollolith ein neues Kittmittel in den Handel gebracht. — Dünnschliffe werden von mehreren Firmen geliefert, auch von eingesandten Splittern hergestellt, z. B. von Voigt und Hochgesang in Göttingen, Dr. F. Krantz in

Bonn, zumeist zu Preisen zwischen 1 und $1\frac{1}{2}$ M. Es ist aber wohl zu beachten, daß die Selbstanfertigung viele Einzelbeobachtungen gibt, die für die Untersuchung wichtig sein können. — Poröses und gelockertes Material, auch angewitterte Stücke, werden mit nicht ganz gehärtetem Kanadabalsam gekocht, bis sie vollständig mit Balsam durchzogen sind. Körner werden in gehärteten Kanadabalsam eingebettet und der Kuchen flach gedrückt; die Schleifarbeit erfolgt in der beschriebenen Weise. — In Wasser lösliche Gesteine oder Gesteine mit löslichen Bestandteilen werden in ganz entsprechender Weise behandelt, nur daß man an Stelle des Wassers beim Schleifen Oel nimmt. Abwaschen mit Alkohol soll vermieden werden, da Alkohol die Verwitterung einzelner Salzmineralien beschleunigt.

3. Untersuchungsmethoden. 3a) Optische Untersuchungsmethoden. *α*) Allgemeiner Gang der Untersuchung. Die isolierten Körner, Mineralfragmente und Dünnschliffe werden entweder ohne weitere Vorbereitung in einem mineralogischen Mikroskop (mit Polarisationseinrichtung) untersucht oder erst geglüht, mit Säure und anderen Lösungsmitteln, auch direkt oder nach vorbereitenden Maßnahmen mit Färbemitteln behandelt. Ueber einzelne Methoden ist in dem Artikel: „Mikroskopische Technik, Mineralogie“ (Bd. 6, S. 908 bis 911 dieses Handwörterbuches) einiges angegeben. — Für manche Untersuchungen, namentlich das Durchmustern größerer Präparate, ist der von Berek beschriebene mineralogische Demonstrationsapparat (Zentralbl. f. Min. 1913) der direkten Beobachtung mit dem Mikroskop vorzuziehen. Besonders wichtig ist dieser Apparat dann, wenn die Beobachtung von mehreren Personen gleichzeitig erfolgen soll, oder wenn es sich um gegenseitige Aussprache oder Belehrung handelt.

Um einen Ueberblick über die Fragen zu geben, die im allgemeinen bei der Bearbeitung zu erledigen sind, sei im folgenden eine Zusammenstellung derselben in Form eines Fragebogens gegeben, die auch die Reihenfolge der Arbeiten andeutet:

1a) Welche Form haben die Durchschnitte oder die Kristalle? 1 b) Ist das Mineral nadelig, tafelig oder nach allen Richtungen gleichmäßig ausgebildet? 2. Besitzt das Mineral eine Spaltbarkeit oder Wechsel im Aufbau oder eine andere innere Struktureigentümlichkeit? 3. Wie hoch ist die Lichtbrechung? 4. Zeigt das Mineral Pleochroismus? (Bejahenden Falles Angabe der Absorptionsformel). 5. Welche Doppelbrechung zeigt das Mineral? (Bei nicht einheitlicher Doppelbrechung Angabe, ob scheinbar gesetzmäßige Verwachsung vorliegt oder nicht). 6. Welche Interferenzfarbe zeigen die verschiedenen Durchschnitte? 7a) Liegen die Richtungen regelmäßig zu den äußeren Umgrenzungen des Minerals? 7b) Unter welchem Winkel liegt die Auslöschungsrichtung gegenüber einer hervortretenden Begrenzungslinie oder einer Strukturlinie im Kristall bezw. Durchschnitt? 8. Lassen sich Unterschiede festlegen in bezug auf die verschiedenen Auslöschungsrichtungen und die diesen entsprechenden Brechungsindizes der verschiedenen Durchschnitte ($\mathfrak{a} : \mathfrak{b} : \mathfrak{c}$)? 9. Welches ist der optische Charakter der Hauptzone? 10. Zeigen sich im konvergenten polarisierten Licht Achsenbilder? 11. Welche Durchschnitte zeigen den Austritt einer optischen Achse oder den Austritt einer Mittellinie? 12. Wie liegt die optische Achse bei einachsigen Kristallen oder die Achsenebene bei zweiachsigen Kristallen zu den äußeren Umgrenzungen? 13. Wie groß ist der scheinbare Achsenwinkel? (Benutzung der Schwarzmannschen Achsenwinkelskala oder des Jentzschschen Diagramms). 14. Welches ist die optische Charakteristik des Minerals? 15. Zeigen die Achsenbilder Dispersion? 16. Zeigen sie Erscheinungen der optischen Anomalie? 17. Welche anderen Beobachtungen sind gemacht?

Von allen diesen Fragen einen Ueberblick über die Art der Bearbeitung hier zu geben ist ausgeschlossen. Es kann nur auf einiges wenige hingewiesen werden.

β) Die Bestimmung des Brechungsindex erfolgt zuweilen direkt durch Beobachtung des Reliefs, welches die Mineralien in einem Medium von abweichendem Brechungsindex zeigen. Aus der Stärke des Reliefs zum Beispiel bei der Einbettung in Kanadabalsam kann man den Brechungsindex wenigstens relativ ableiten. Andererseits kann man die Bestimmung des Brechungsindex genauer vornehmen mit Hilfe der von Schroeder van der Kolk angegebenen Methode. Die Einbettung wird hierbei nicht nur in ein Medium vorgenommen, sondern nacheinander werden die Mineralkörner in Lösungen von verschiedenem Brechungsindex eingebettet. Es muß schiefe Beleuchtung angewandt werden, die man erreicht durch einen Schieber, der unter dem Beleuchtungsapparat des Mikroskops angebracht wird, oder durch einen Schieber, der unter dem Objektträger eingeschoben wird oder durch teilweises Abblenden der Beleuchtung mit einem Finger. Zweckmäßig ist es, den Mikroskoptisch mit einem kleinen eingelassenen Schieber zu versehen, womit eine Verschiebung des Objektträgers vermieden wird. Bei Anwendung dieser schiefen Beleuchtung zeigt sich beim Einschieben der Blende Randverdunkelung des Mineralkornes auf der der Blende abgewandten Seite, wenn der Brechungsindex des Kornes höher ist wie der der umgebenden Flüssigkeit. Umgekehrt sieht man Randverdunkelung auf der der Blende zugewandten Seite des Kornes, wenn der Brechungsindex des Kornes kleiner ist wie der der Flüssigkeit. Es tritt eine Bunt-

färbung des Minerals ein (rote und blaue Ränder), wenn der Brechungsindex von Korn und Flüssigkeit ungefähr gleich ist (nähere Angaben bei Schröder van der Kolk, Tabellen zur mikroskopischen Bestimmung der Mineralien nach ihrem Brechungsindex. II. Aufl. Wiesbaden 1906). Es kommen viele Flüssigkeiten in Frage für die Bestimmung, von denen man allerdings am besten nur die nimmt, die konstante Zusammensetzung haben und von Licht und Luft nicht angegriffen werden. Eine Uebersicht über die Abstufungen und den Umfang der Skala gibt der folgende Auszug aus den von Schroeder van der Kolk empfohlenen Flüssigkeiten.

n = 1,447 Aethanchlorid,
n = 1,462 Lavendelöl,
n = 1,469 Olivenöl,
n = 1,475 Bucheckernöl,
n = 1,495 Xylol,
n = 1,501 Benzol
n = 1,521 Monochlorbenzol,
n = 1,544 Nelkenöl,
n = 1,552 Nitrobenzol,
n = 1,559 Monobrombenzol,
n = 1,597 Bromoform,
n = 1,600 Zimmtöl,
n = 1,618 Monojodbenzol,
n = 1,634 α-Monochlornaphtalin,
n = 1,740 Jodmethylen,
n = 1,795 gesättigte Lösung von Schwefel in Jodmethylen.

Andere Lösungen sind von Wright angegeben worden (s. Literatur).

Man muß bei neu bezogenen Lösungen immer zuerst den Brechungsindex neu bestimmen.

Im Schliffe läßt sich die Bestimmung des Brechungsindex durchführen nach einer von Becke angegebenen Methode durch Vergleich mit einem benachbarten Mineral, indem an der Grenze beider Mineralien sich beim Heben des Tubus ein Lichtschein auf der Seite des stärker brechbaren Minerals zeigt. Diese Methode hat große Bedeutung für die Feldspatbestimmung in Dünnschliffen.

γ) Von besonderer Bedeutung ist die Bestimmung des Kristallsystems. Die meisten Fälle lassen sich mit dem im folgenden wiedergegebenen Schlüssel für die optische Bestimmung des Kristallsystems lösen.

Unter „Drehen" verstehe man in dem Schlüssel das Drehen des Präparates auf dem drehbaren Objekttisch in parallelem polarisiertem Licht zwischen gekreuzten Nikols oder gleichzeitige Drehung der gekreuzten Nikols bei feststehendem Präparate. „Gerade" Auslöschung ist dann vorhanden, wenn sie parallel der Hauptausdehnung oder bestimmten Strukturlinien der Kristalle erfolgt. — Am besten sind drei ungefähr senkrecht zueinander gelegte Schnitte durch das betreffende Mineral, die am besten parallel den größer ausgebildeten Kristallflächen gelegt werden. Die mit eckigen Klammern umgebenen Bezeichnungen beziehen sich auf den Fall, daß drei orientierte Schliffe vorliegen.

Tabelle siehe nächste Seite.

3b) Chemische Untersuchungsmethoden. In vielen Fällen reicht die optische Untersuchung der Dünnschliffe nicht aus zur spezielleren Mineralbestimmung. Größere Mineralsplitter ermöglichen die Anwendung der gewöhnlichen analytischen Methoden. Bei kleineren Splittern muß man die mikrochemische Analyse benutzen. Ueber diese Methoden sind zahlreiche allgemeine Ausführungen in dem Artikel „Mikrochemische Analyse" (Bd. II S. 366 bis 373 dieses Handwörterbuches) enthalten. Auf einige Arbeitsmethoden und spezielle Fälle sei hier hingewiesen. Es handelt sich dabei zumeist wieder um eine Bestimmung des Kristallsystems sowohl bei dem Rückstand, etwaigen Niederschlägen wie bei der aus der Lösung auskristallisierten Substanz. Ein Polarisationsmikroskop ist deshalb auch hier zu verwenden, dessen Objektiv und Tubus gegen die Säuren und anderen flüchtigen Stoffe besonders geschützt und das nach der Arbeit immer wieder gut gereinigt werden muß. Quantitative Bestimmungen kommen für petrographische Arbeiten zumeist nicht in Frage. Ein Platinlöffelchen oder -blech und -draht, gewöhnliche Objektträger oder solche aus Zelluloid oder gefirnißte Glasobjektträger, kleine Pipetten und kleine Streifen Filtrierpapier zum Abfiltrieren von Lösungen sind die notwendigsten Gerätschaften. Auch die Zahl der Chemikalien ist nicht groß, doch muß von einer Aufzählung hier abgesehen werden. Absolute Reinheit der Reagenzien ist besonders erforderlich.

Da bei gemengten Gesteinen ein Angriff auf viele einzelne Mineralien zu gleicher Zeit erfolgt, muß bei der Untersuchung eines speziellen Minerals im Schliffe besondere Isolierung stattfinden. Eine mechanische Abtrennung wird nur selten vorgenommen. Man löst zumeist das Deckglas, überzieht die übrigen Mineralien, deren Untersuchung ausgeschlossen werden soll, mit einem Lack oder Kanadabalsam und läßt dann einwirken. Besser legt man auf den entblößten Schliff ein durchlochtes Deckglas, so daß durch dessen Loch das Reagens auf das Mineral einwirken kann. Man heftet das Deckglas fest an durch Kanadabalsam und löst nur an der Stelle des Loches den Kanadabalsam.

Als Beispiele für die mikrochemische Untersuchung seien folgende angeführt: 1. Prüfung auf durch Säuren zersetzbare oder in solchen leicht lösliche Verbindungen. Will man etwaige Gasentwickelung isolieren, so überzieht man den Schliff oder die betreffenden Stellen des Schliffes mit einer zähflüssigen Lösung von Gelatine in Gly-

Isotrop	I. Alle [drei] Schliffe bleiben beim Drehen dunkel. — Ausnahmen durch optische Anomalien: fleckige Aufhellung, Felderteilung, Gitter-(Zwillings-)lamellierung, aber keine einheitliche Aufhellung.	a) ohne	Kristallform, Spaltbarkeit, oder regel-, gesetzmäßiger Struktur	Amorphe Mineralien
		b) mit		Reguläre Kristalle
Einachsig	II. Die meisten [zwei] Schliffe werden beim Drehen abwechselnd hell und dunkel. Sie besitzen gerade Auslöschung. Die [der] dunkelbleibenden Schliffe und die mit den niedrigsten Interferenzfarben geben im konvergenten Licht das Achsenbild einachsiger Körper. Achsenbild nicht sichtbar bei sehr schwacher Doppelbrechung. Ausnahmsweise Oeffnung des schwarzen Kreuzes: scheinbar zweiachsig; Unregelmäßigkeiten bei starker feiner Zwillingslamellierung.	Die [der] dunkelbleibenden oder am wenigsten aufhellenden Schnitte zeigen regelmäßige Umgrenzung oder Spaltbarkeit oder Einschlüsse	a) von gleichmäßig[1]) 4- oder 8-seitiger Gestalt	Quadratische Kristalle
			b) von gleichmäßig[1]) 3-, 6-, 9- oder 12-seitiger Gestalt	Hexagonale Kristalle
Zweiachsig	III. Alle Schliffe werden beim Drehen abwechselnd hell und dunkel. Durchschnitte mit den niedrigsten Interferenzfarben und solche, die nicht dunkel werden, geben im konvergenten Licht das Achsenbild zweiachsiger Körper. Scheinbare Einachsigkeit [genau aber nur für eine Farbe] bei geringer Größe des Achsenwinkels.	a) alle [drei] Schnitte haben gerade oder symmetr. Auslöschung		Rhombische Kristalle
		b) teils gerade,[2]) teils schiefe Auslöschung		Monokline Kristalle
		c) alle Schnitte haben schiefe Auslöschung		Trikline Kristalle.

[1]) Die Gestalt wird um so unregelmäßiger, aber immerhin gewöhnlich noch von Linien der genannten Zahl begrenzt, je mehr der Schnitt aufhellt.

[2]) Gerade in den zur Symmetrieebene senkrechten Schnitten.

zerin. Die Zersetzung von Silikaten unter Zurücklassung einer Kieselsäuregallerte zeigt sich am besten, wenn man mit einer dünnen Haut von Salzsäure nur den oberen Teil des Schliffes anätzt. Deutlicher wird diese Anätzung, wenn man die Gallerte nachher mit einer Farblösung (Fuchsin, Methylenblau) färbt. Wichtig ist diese Anätzung mit darauf folgender Färbung bei dem Nachweis von Nephelin oder leicht zersetzbaren Gläsern in Silikatgesteinen, worin beide oft sehr schwer zwischen den übrigen Gemengteilen zu erkennen sind, aber durch die angefärbte Kieselsäuregallerte gut sichtbar gemacht werden können. — Sind chlorhaltige zersetzbare Silikate vorhanden (Sodalith), so wird mit einer ganz verdünnten, völlig chlorfreien Salpetersäure oder Essigsäure geätzt, nachher ein Tropfen von Bleinitrat beigefügt, worauf sich dann in der Gallerte Nadeln von Chlorblei zeigen. — Aluminium wird nachgewiesen in einer nicht zu sehr konzentrierten, schwach sauren oder neutralen Lösung durch Cäsiumsulfat (oder -chlorid) in Form kleiner, farbloser, regulärer Kristalle von Cäsiumalaun. — Baryum, Calcium und Strontium werden als Sulfate bestimmt. Baryumsulfat zeigt nach dem Lösen in heißer konzentrierter Schwefelsäure winzige rechteckige Täfelchen und x-förmige Kristallskelette. Calciumsulfat zeigt bei gleicher Behandlung Kristalle und Kristallgruppen von Gips, wobei meist die bekannten Schwalbenschwanzzwillinge zu beobachten sind, so daß hiermit der Calciumnachweis meist sehr leicht geführt werden kann. Strontiumsulfat entsteht bei gleicher Behandlung in rhombischen Täfelchen. — Magnesium wird als Ammonium-Magnesiumphosphat nachgewiesen dadurch, daß man zu der Lösung Salmiak und Natriumphosphat, dann einen Tropfen Ammoniak hinzusetzt, worauf schneesternähnliche Nadeln ausfallen. — Natrium wird als Natriumuranylacetat in tetraedrischen Formen hellgelber Farbe durch einen Tropfen Essigsäure gefällt, in welchem

in der Wärme Körnchen von reinem essigsaurem Uranyl aufgelöst sind. — Kalium wird als Kaliumchloroplatinat in scharf ausgebildeten gelben Kriställchen des regulären Systems nachgewiesen durch einen Tropfen von Platinchlorid, der der neutralen oder schwach salzsauren Lösung zugesetzt wird. — Phosphorsäure (Apatitnachweis) erfolgt am schärfsten mit molybdänsaurem Ammoniak durch die Abscheidung von regulären Kristallen von phosphormolybdänsaurem Ammoniak, Oktaeder und Rhombendodekaeder mit gerundeten Kanten. — Für die Unterscheidung von Feldspaten ist von Boricky eine besondere Methode ausgearbeitet, bei der die Unterscheidung erfolgt durch die Unterscheidung der verschiedenen Kieselfluorsalze.

3c) Färbemethoden haben bei der petrographischen Untersuchung in neuester Zeit, besonders durch die Unterscheidung der kolloiden Substanzen, Bedeutung erlangt, dienen aber hier und da zur Unterscheidung kristalliner Mineralien. Färbemethoden sind namentlich geeignet, im Dünnschliff, wie auch im Handstück, differentielle Färbung versteckter Strukturverhältnisse oder von einzelnen Mineralien hervorzurufen, die wegen zu geringer Größe der Beimischung auf anderem Wege der Beobachtung entgehen. Man wendet die Färbung sehr häufig in Verbindung mit chemischen Reaktionen an, z. B. zur Unterscheidung der durch Säuren angreifbaren Mineralien von unangreifbaren (s. S. 145). Gelatinierte Stellen des Schliffes werden von Anilinblau oder einem anderen Farbstoff gefärbt, wenn man Schliffe zur Unterscheidung von Quarz und Feldspath mit Flußsäure angeätzt hat.

Die Färbung hat größere Bedeutung erlangt durch die systematischen Untersuchungen von Hundeshagen, die vielfach auch schon weitere Anwendung erfuhren. Hiernach werden zu diagnostischen Untersuchungen am besten solche Färbekörper ausgewählt, in denen der Farbcharakter der Säuren und der basischen Farbstoffe einen möglichst großen Gegensatz in der Farbenskala erreicht. Auch für petrographische Untersuchungen werden die neutralen Triacidgemische von Ehrlich anzuwenden sein, in denen der wirksame saure und basische Farbstoff sich nicht gegenseitig ausfällen, sondern nebeneinander gelöst bleiben. Es werden empfohlen folgende Farblösungen (der saure Farbkörper an erster, der basische an zweiter Stelle gesetzt): Fuchsin S-Methylgrün, Fuchsin S-Methylenblau oder Indazin oder Paraphenylenblau, Rhodamin-Methylgrün, Eosin-Methylenblau, Lichtgrün-Safranin (Bezugsquelle Firma Dr. Georg Grübler und Co. Leipzig). Es wird bei dieser Anwendung der Färbemethodik auf petrographische Untersuchungen davon ausgegangen, daß auch unter den Gesteinsbestandteilen sich teilweise eine besondere Wahlverwandtschaft zu basischen Farbstoffen zeigt (basophile Substanzen), andererseits zu sauren Farbstoffen (acidophile oder oxyphile Substanzen), endlich zu beiden Arten von Farbstoffen (amphophile Substanzen). Außer durch die chemische Zusammensetzung wird das Festhalten von Farblösungen noch durch den physikalischen Zustand der Gemengteile bedingt. Am intensivsten färbbar sind gelatinöse, feinkörnige, amorphe, krypto- bis mikrokrystalline, feinschuppige oder feinfaserige Aggregate, sofern die Substanz überhaupt Neigung zur Färbung besitzt. Spezielle Beispiele sind in der angegebenen Arbeit von Hundeshagen gegeben.

3d) Die Bestimmung der Gesteinsbestandteile und der Gesteine erfolgt auf Grund der verschiedenen im vorstehenden erörterten physikalischen und chemischen Untersuchungsmethoden. Man benutzt zum Vergleiche Dünnschliffsammlungen der gesteinsbildenden Minerale und Gesteine, wie sie von verschiedenen Firmen in den Handel gebracht werden oder fertigt sich von entsprechenden Mineral- und Gesteinssplittern Vergleichsdünnschliffe an. Die Identifizierung mit einem bekannten Minerale erfolgt mit Hilfe der Tabellen, die allen größeren Lehr- und Handbüchern der Petrographie, z. B. den Werken von Rosenbusch und Weinschenk, beigegeben sind, und unter Benutzung der Einzeldaten über die betreffenden Minerale in den Lehrbüchern. Viele Einzelheiten sind auch in den Artikeln „Gesteinsbildende Mineralien“ und „Optisch wichtige Mineralien“ in Bd. VI dieses Handwörterbuches gegeben. Aus der Bestimmung der Mineralien und der Struktur, die an den betreffenden Dünnschliffen und an den Handstücken zu beobachten ist, ergibt sich dann die Bestimmung des Gesteines selbst. Tabellen für die Deutung des Gesteines aus den Dünnschliffbeobachtungen sind nicht durchführbar. — Zu einer genauen Feststellung des einzelnen Gesteines sind auch die Resultate der chemischen Analyse des Gesteines hinzuzuziehen. Meist genügt eine Bauschanalyse, der aber unter Umständen auch Partialanalysen der einzelnen Bestandteile zugefügt werden müssen. Für die Deutung der Analyse ist die graphische Darstellung der Analyse von besonderer Wichtigkeit. Hierzu bedient man sich einer der verschiedenen Projektionsarten, von denen die Osannschen Dreiecksprojektionen am meisten angewandt werden.

3e) Mikrophotographie. Zu den petrographischen Arbeiten gehört endlich auch die Herstellung von Mikrophotographien bestimmter

Präparate. Die Methodik ist ähnlich der anderwärts angewandten. Es bedarf nur besonderer Vorversuche, um die richtigen Belichtungszeiten, namentlich für die Photographie im polarisierten Licht, festzustellen.

3f) Gesteinssynthese. Zu den petrographischen Untersuchungsmethoden sind teilweise auch noch die Methoden zu rechnen, welche auf eine künstliche Nachbildung der Mineralassoziationen bestimmter Gesteine hinzielen. Nur in Ausnahmefällen werden diese Nachbildungen bei gewöhnlicher Temperatur vorgenommen; man bedient sich meist höherer Temperaturen und wendet besondere Schmelzöfen an (Glasschmelzöfen, elektrische Oefen). Ein großer Teil der gesteinsbildenden Mineralien läßt sich durch Zusammenschmelzen der einzelnen, in bezug auf die Menge aus der Gesteinsanalyse zu errechnenden, reinen Bestandteile zusammenschmelzen, wozu in vielen Fällen Schmelzmittel (Mineralisatoren oder Kristallisatoren) zugesetzt werden müssen. Auch Synthesen auf nassem Wege sind in vielen Fällen gelungen. Diese Synthesen auf nassem Wege bei niedrigeren Temperaturen erlangten besondere Bedeutung für die Nachprüfung der paragenetischen Verhältnisse der Salzgesteine im Anschluß an die Untersuchungen von vant'Hoff. Diese Arbeiten werden jetzt nach verschiedenen Richtungen hin von mineralogisch-petrographischen Gesichtspunkten aus fortgesetzt. Sie werden zweifellos immer weitere Anwendung und Ausarbeitung auch auf andere Gesteine erfahren.

Auch die Umwandlungen der Gesteine bedürfen ebenso wie die der Mineralien der Nachprüfung durch Versuche im Laboratorium oder in der freien Luft, wobei es, um Schlüsse auf die Verhältnisse in der Natur zu gestatten, einer möglichst großen Annäherung an die natürlichen Bedingungen bedarf, was häufig vernachlässigt wird. Daneben müssen systematische Untersuchungen über die Umwandlung reiner, frisch hergestellter Substanzen einhergehen.

Literatur. *Allgemeines, auch zu den verschiedenen einzelnen Kapiteln:* ***L. Duparc et F. Pearce,*** *Traité de technique minéralogique et pétrographique, première partie: les methodes optiques, Leipzig 1907; deuxième partie, tome 1: les méthodes chimiques qualitatives par L. Duparc et A. Monnier, Leipzig 1913.* — ***C. Doelter,*** *Handbuch der Mineralchemie, Bd. I f. Dresden 1911 f. (enthält auch zahlreiche Angaben über petrographische Methoden).* — ***E. Kaiser,*** *Mineralogisch-petrographische Untersuchungsmethoden. In Keilhack's Lehrbuch der praktischen Geologie (2. Aufl.), Stuttgart 1908 (neue Auflage in Vorbereitung).* — ***R. Reinisch,*** *Petrographisches Praktikum, 2. Aufl., Berlin 1907.* — ***F. Rinne,*** *Praktische Gesteinskunde, 3. Aufl., Hannover 1908.* — ***Derselbe,*** *Elementare Anleitung zu kristallographisch-optischen Untersuchungen, 2. Aufl., Leipzig 1912.* — ***H. Rosenbusch,*** *Mikroskopische Physiographie der Mineralien und Gesteine, 4. Aufl., Stuttgart. Mineralien, allgemeiner Teil, von E. A. Wülfing, 1904; spezieller Teil, von H. R., 1905. Gesteine, 2 Teile, von H. R., 1907—1908.* — ***E. Weinschenk,*** *Anleitung zum Gebrauch des Polarisationsmikroskops, 3. Aufl., Freiburg i. Br. 1910.* — ***Derselbe,*** *Die gesteinsbildenden Mineralien, 2. Aufl., Freiburg i. Br. 1907.* — ***F. E. Wright,*** *The methods of petrographic microscopic research, Washington 1911.* — ***F. Zirkel,*** *Lehrbuch der Petrographie, 2. Aufl., 3 Bände, Leipzig 1893—1894. Washington 1911.* — ***E. A. Wülfing,*** *Fortschritte auf dem Gebiet der Instrumentenkunde. In Fortschritte der Mineralogie usw. Jena 1913. Nr. 3.* — *In den angegebenen Werken finden sich auch viele Einzelnachweise und viele Literaturangaben zu speziellen Methoden, weshalb hier zu den speziellen Angaben in folgenden nur einige wenige Arbeiten angegeben werden.*

Zu 2 aα. ***Ramann,*** *Bodenkunde, 3. Aufl., Berlin 1911.* — ***F. Wahnschaffe,*** *Wissenschaftliche Bodenuntersuchung, 2. Aufl., Berlin 1903.*

Zu 2 aβ. ***M. Websky,*** *Die Mineralspecies nach den für das spezifische Gewicht derselben angenommenen und gefundenen Werten, Breslau 1868.*

Zu 2 aδ. ***L. Vérain et A. Chevallier,*** *Emploi de l'électro-aimant dans l'analyse micromineralogique des fonds sous marins. Bulletin de l'Institut océanographique, Monaco 1913, No. 255.*

Zu 3 aβ. ***Schroeder van der Kolk,*** *Tabellen zur mikroskopischen Bestimmung der Mineralien nach ihrem Brechungsindex, 2. Aufl., Wiesbaden 1906.*

Zu 3 b. ***H. Behrens,*** *Mikrochemische Analyse, 2. Aufl., Hamburg u. Leipzig 1899.* — ***F. Emisch,*** *Lehrbuch der Mikrochemie, Wiesbaden 1911.* — ***Fuchs-Brauns,*** *Anleitung zum Bestimmen der Mineralien, 5. Aufl., Gießen 1907.*

Zu 3 c. ***Hundeshagen,*** *Ueber die Anwendung organischer Farbstoffe zur diagnostischen Färbung mineralischer Substrate. N. Jahrb. f. Min., Beil. Bd. 28, 1909, 335—378.*

Zu 3 e. ***N. Befort,*** *Anleitung zur Mikrophotographie, herausgeg. von den optischen Werken E. Leitz, Wetzlar 1911.*

Zu 3 f. ***C. Doelter,*** *Handbuch der Mineralchemie, Bd. I u. f. (namentlich die Artikel über die Synthese der Silikate wie über Silikatschmelzen enthalten zahlreiche hierher gehörige Angaben und Literaturnachweise).*

F. Kaiser.

Untersuchungsmethoden.

Mineralogische Untersuchungsmethoden.

1. Allgemeines. 2. Chemische Methoden. 3. Physikalische Methoden. a) Goniometer. b) Instrumente zur Untersuchung optischer Eigenschaften. c) Zur Untersuchung mechanischer Eigenschaften. d) Zur Untersuchung thermischer Eigenschaften. e) Zur Untersuchung elektrischer Eigenschaften. f) Die Bestimmung des spezifischen Gewichtes. g) Bestimmung des Schmelzpunktes und Synthese der Mineralien; Kristallzucht. 4. Kristallisationsmikroskop. Schleif- und Schneideapparate.

1. Allgemeines. Die Untersuchungsmethoden der Mineralogie sind ausschließlich chemischer und physikalischer Natur angepaßt an das besondere Material und die

besonderen Zwecke der Mineralogie. Das Material ist vielfach mechanisch oder chemisch inhomogen, oft sehr selten und nur in kleinen Individuen oder Kristallen zu beschaffen. Dies ist weniger der Fall bei künstlichen Kristallen und darum sucht man vielfach solche herzustellen. Der Zweck mineralogischer Untersuchungen ist die Feststellung möglichst aller chemischen und physikalischen Eigenschaften natürlicher Mineralien und künstlicher Kristalle, gipfelt in der Erkenntnis der Beziehungen dieser Eigenschaften untereinander bei demselben Körper und derjenigen bei verschiedenen Körpern, also in der Erkenntnis des einen Gesetzes, das alle Materie beherrscht.

Demnach ermittelt die Mineralogie nach chemischen Methoden die Zusammensetzung des Materials in qualitativer und quantitativer Hinsicht, die chemischen Reaktionen, den Auf- und Abbau der Kristalle, die künstliche Darstellung der Mineralien. Sie ermittelt nach physikalischen Methoden Gestalt, Volumen und Schwere der Kristalle, ihre elastischen Eigenschaften in mechanischer und optischer Hinsicht, das thermische, elektrische und magnetische Verhalten.

Alle diese Untersuchungen werden sowohl an einheitlichem chemisch reinem Material als an sogenannten Mischkristallen durchgeführt. Doch ist zu beachten, daß bei den natürlichen Mineralien einheitlich aufgebaute Kristalle zu den Seltenheiten gehören, daß sie vielmehr auch bei mechanischer Homogenität meist fremdartige Substanzen gelöst enthalten. Daraus resultiert im voraus eine gewisse Ungenauigkeit der gemessenen Konstanten und die Forderung Gesetze nur auf breit angelegter Untersuchungsbasis aufzubauen.

Wenn wir nun im folgenden die Untersuchungsmethoden der Mineralogie aufzählen, sei es gestattet, nur denjenigen einen etwas breiteren Raum zu gönnen, welche für die Mineralogie spezifisch sind und hier eine besonders ausgedehnte Anwendung finden. Bezüglich der anderen Methoden sei auf die Literatur verwiesen.

2. Chemische Methoden. Neben der nach den Vorschriften der anorganischen Chemie ausgeführten hier nicht näher zu betrachtenden gewöhnlichen Mineralanalyse ist in der Mineralogie in Anbetracht des häufig sehr spärlichen Materials die mikrochemische Analyse (siehe diesen Artikel) im Gebrauch. Dabei handelt es sich in der Regel nur um die Erkennung einzelner Bestandteile des Untersuchungsobjektes. Diese erfolgt dadurch, daß man den betreffenden Bestandteil in eine Verbindung überführt, welche in charakteristischen Kristallen auftritt, die leicht zu erkennen sind. So führt man z. B. Kalium in die regulären gelben Oktaeder des Kaliumplatinchlorids, Natrium in die gelbgrünen Tetraeder des Uranylnatriumacetats, oder in die hexagonalen Kristalle des Natrium-Siliciumfluorids über usw. Oder aber man erzeugt charakteristisch gefärbte Verbindungen, wie z. B. Aragonit und Calcit unterschieden werden können dadurch, daß der erstere beim Kochen mit Kobaltsolution eine violette Farbe annimmt. Oder endlich man erzeugt Gallerten, die sich dann durch Farbstoffe leicht anfärben lassen und so erkannt werden können, so z. B. lassen sich viele Silikate mit Säuren unter Abscheidung einer Kieselgallerte zersetzen und diese sich mit Fuchsin anfärben.

In ähnlicher Weise lassen sich auch Gemenge von Mineralien voneinander trennen. Oft läßt sich das eine Mineral so gewinnen, daß seine Begleiter von gewissen Lösungs- oder Zersetzungsmitteln angegriffen werden, es selbst aber nicht. So kann man z. B. Rutil (TiO_2) von Silikaten trennen durch Behandlung des Pulvers mit Flußsäure. Oder man führt einen Begleiter erst in eine Verbindung über, welche dann in einem Lösungsmittel vollkommen löslich ist. So kann man ein Gemenge von Calcit und Dolomit dadurch vom Calcit befreien, daß man das Gemenge mit einer Lösung von Kupfernitrat längere Zeit rührt und dann den neben Dolomit aus basischem Kupfernitrat und Kupferkarbonat bestehenden Bodenkörper mit Ammoniak auswäscht. Diese Methoden sind natürlich wie die mikrochemischen außerordentlich mannigfaltig und es konnten hier nur wenige Beispiele angeführt werden.

Zu den chemischen Methoden ist auch die Herstellung von sogenannten Aetzfiguren (vgl. den Artikel „Aetzfiguren") zu rechnen. Es sind dies eigentümliche Flächen, Vertiefungen, Erhöhungen am Kristall, welche den kristallographischen Gesetzen folgen, durch regelmäßigen Abbau entstehen und die Symmetrie des Kristalls zu erkennen geben. Sie werden erzeugt durch Behandlung des Kristalls bezw. einer ebenen Fläche desselben mit einem geeigneten Lösungs- oder Zersetzungsmittel. So erhält man sie am Steinsalz mit Wasser, am Calcit mit Salz- oder Salpetersäure. Bald ist langsame Einwirkung von Vorteil, wie beim Steinsalz, das man entweder nur in eine mit Wasserdampf gesättigte Atmosphäre bringt oder in eine nahezu gesättigte Lösung, bald ist plötzliche und starke Einwirkung besser, wie beim Kalkspat, wo man mit konzentrierter Säure die besten Figuren erhält. Es ist jedoch zu beachten, daß Form und Lage der Figuren vielfach stark abhängig sind von der Konzentration des Aetzmittels und von der Temperatur, so drehen sich mit der Säure-

konzentration die auf der Basis des Apatits erzeugten hexagonalen Aetzgrübchen. Die Herstellung guter Aetzfiguren erfordert viel Uebung und insbesondere darf man es sich nicht verdrießen lassen, das Präparat während der Aetzung öfters zu untersuchen, denn die Figuren sind gewöhnlich in einem bestimmten Zeitabschnitt am besten. Derartige Untersuchungen spielen auch in der Metallographie eine große Rolle.

Von Bedeutung für den inneren Bau der Kristalle ist der sogenannte kristallographische Um- und Abbau, der sich gewissermaßen an die Aetzung anschließt. Gewissen sonst schwer zersetzlichen Mineralien wie Glimmer kann man mit Säuren einzelne oder mehrere Bestandteile entziehen ohne dadurch die Bauweise der Kristalle zu zerstören.

Diesen Untersuchungen gliedern sich andere an, die man gewöhnlich als Austausch bezeichnet und welche darin beruhen, daß man in manchen Mineralien und Kristallen (Zeolithe) gewisse Stoffe — z. B. Wasser, Basen, Säuren — gegen andere austauschen kann, ohne den Kristall zu zerstören. Die Untersuchungen werden so vorgenommen, daß man flüchtige Stoffe (Wasser) durch Temperaturerhöhung austreibt und beim Abkühlen durch andere (z. B. Alkohol) ersetzt, oder dadurch, daß man die Kristalle längere oder kürzere Zeit bei tieferer oder meist höherer Temperatur in konzentrierte Lösungen anderer Stoffe bringt (z. B. einen Natriumzeolith in eine Chlorcalciumlösung) oder längere Zeit mit einer verdünnten Lösung des anderen zu substituierenden Stoffes berieselt.

Bei den chemischen Methoden wäre endlich auch noch die qualitative und quantitative Lötrohranalyse zu erwähnen, welche früher vom Mineralogen viel angewandt wurde, heute aber fast ausschließlich dem Bergmann vorbehalten ist (vgl. den Artikel „Lötrohr").

3. Physikalische Methoden. Sie beziehen sich einerseits auf die Feststellung von Gestalt und Volumen, andererseits auf die Schwere, weiter auf die Verhältnisse der mechanischen und optischen Elastizität, auf thermisches, magnetisches und elektrisches Verhalten der Mineralien und Kristalle.

3a) Goniometer. Die Methoden zur Feststellung von Gestalt und Volumen bezeichnet man gewöhnlich als geometrische. Ihr wichtigstes Hilfsmittel ist die Messung der Kantenwinkel mit Goniometern. Die älteste gegen Ende des 18. Jahrhunderts von dem Modelleur Romé Delisles Carangeot erfundene und von dem Mechaniker Vinçard ausgeführte Form ist das Anlegegoniometer (Fig. 1). Es besteht aus einem in 180° geteilten Halbkreis, dessen Mittelpunkt von einem Stift durchbohrt ist, auf welchen sich zwei miteinander verbundene und gegeneinander bewegliche Schenkel mit ihrem Kreuzungspunkt aufsetzen lassen und zwar so, daß die Mittellinie des einen Schenkels mit

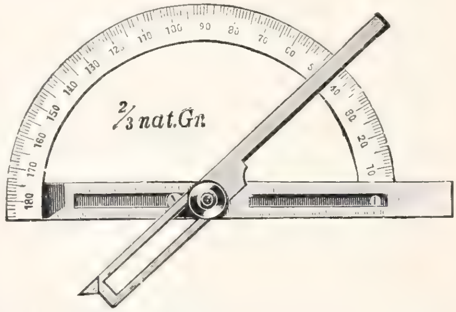


Fig. 1. Anlegegoniometer. Katalog von Fueß.

der Linie 0° und 180° zusammenfällt, während der andere Schenkel bis zur Mitte abgefräst am Teilkreis den Schenkelwinkel abzulesen gestattet. Während die älteren Apparate aus Metall hergestellt waren, sind neuerdings aus Amerika andere in den Handel gekommen, welche im allgemeinen auch genügen und den Vorzug der Billigkeit haben. Sie bestehen aus einem rechteckigen Stück Pappe, dem ein Teilkreis aufgezeichnet ist; um den Mittelpunkt, der auf einer der Längskante des Pappstückes und auf der Linie 0° und 180° des Teilkreises liegt, läßt sich eine mit ihm verbundene durchsichtige Schiene von Zelluloid drehen (Fig. 2). Will man mit diesen



Fig. 2. Penfieldsches Anlegegoniometer.

Instrumenten Kantenwinkel an Kristallen messen, so legt man die beiden Winkelschenkel so an den Kristall an, daß ihre Ebene senkrecht zur betreffenden Kante steht und die Schenkel die beiden kantenbildenden Flächen möglichst ihrer ganzen Ausdehnung nach berühren. Der gebildete Winkel kann dann am Teilkreis abgelesen werden. Geübte Beobachter können mit diesen Instrumenten bei mehrfach wiederholter Messung wohl eine Genauigkeit bis zu $\frac{1}{2}^0$ erreichen, doch hängt dies natürlich auch von der Größe des Kristalls und von der Beschaffenheit seiner Flächen ab.

Viel genauere Messungen gestattet das in seinen ersten Anfängen von Wollaston im Anfang des 19. Jahrhunderts erfundene Reflexionsgoniometer. Wenn man das Auge in einer bestimmten Stellung fixiert und das Bild eines fremden Gegenstandes (Fensterkreuz z. B.) von der einen Fläche reflektieren läßt, dann den Kristall um eine Kante dreht, bis das gleiche Bild von der nächsten Fläche in das Auge fällt, dann hat man um einen Winkel gedreht, der gleich dem Winkel ist, den die beiden Flächennormalen miteinander einschließen (Normalwinkel) und der den Kantenwinkel zu 180^0 ergänzt. Das erste Instrument hatte einen vertikal montierten Teilkreis, durch dessen Mitte der Kristallträger ging. Auf diesem wurde der Kristall so aufgesetzt, daß die zu messende Kante der Achse des Kristallträgers parallel ging oder mit ihr zusammenfiel. Dann wurde wie oben angegeben gemessen. Bald wurde zur Fixierung des Auges ein kleines Beobachtungsfernrohr und zur Fixierung des Bildes ein kleiner Spiegel angebracht, bis auch dieses durch ein auf unendlich gestelltes Fernrohr ersetzt wurde, das am Ende durch ein charakteristisch geformtes Diaphragma abgeschlossen war, dessen Bild man nun auf der Kristallfläche beobachtete.

Dies ist im wesentlichen auch das Prinzip der heutigen Instrumente, nur hat man den Teilkreis horizontal gestellt, den Kristallträger mit Zentrierungs- (Horizontalschlitten) und Justierungsvorrichtungen (Zylinderschlitten), das Beobachtungsfernrohr mit Lupe zur Betrachtung des Kristalls, und den Teilkreis mit Nonius und Lupe zum Ablesen versehen (Fig. 3). Bei guten Instrumenten und guten Kristallflächen läßt sich mit diesen Instrumenten leicht eine Genauigkeit auf Bruchteile einer Minute erreichen. Während die Anwendung des Anlegegoniometers relativ große Kristalle voraussetzt, können mit dem Reflexionsgoniometer auch noch millimetergroße Kristalle mit gutem Erfolg gemessen werden. Ein solches Instrument hat aber den Nachteil, daß jeweils nur die Winkel einer einzigen Zone, also nur an parallelen Kanten gemessen werden können und daß jede andere Zone eine neue Justierung des Kristalls voraussetzt. Dies ist besonders bei kleinen Kristallen eine schwierige und zeitraubende Arbeit.

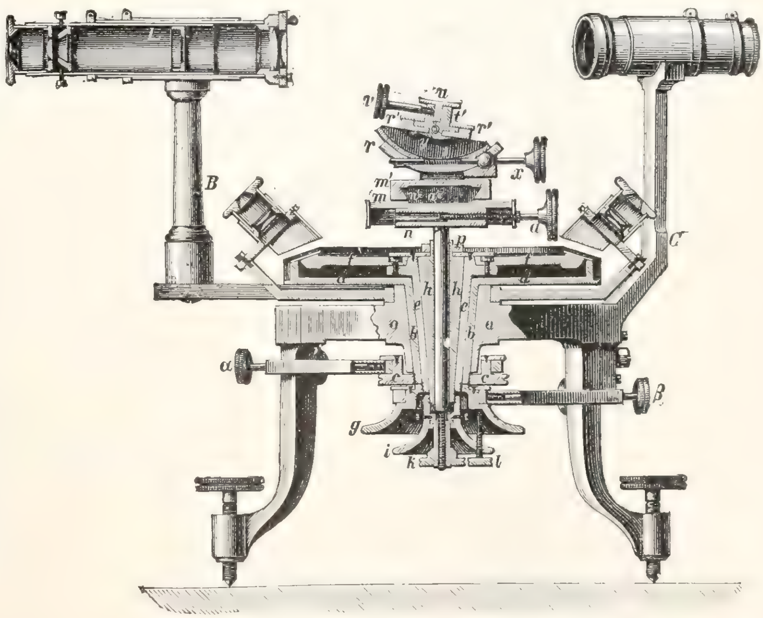


Fig. 3. Reflexionsgoniometer. Katalog von Fueß.

So ist man dazu gekommen, ein anderes Instrument ohne diesen Mangel nach dem Theodolitprinzip mit zwei senkrecht zueinander stehenden Teilkreisen zu konstruieren, das zweikreisige Reflexionsgoniometer (Fig. 4). Bei diesem Instrument genügt ein einmaliges Aufsetzen und Justieren des Kristalls zu seiner vollständigen Messung. Beide Teilkreise sind in der senkrechten Stellung gegeneinander beweglich und außerdem haben die Instrumente noch eine Reihe von Verbesserungen, die in Abblendungs-

und Beleuchtungsvorrichtungen beruhen. Es ist hier nicht der Ort, auf das wegen seines hohen Preises heute noch weniger verbreitete Instrument näher einzugehen, nur sei noch

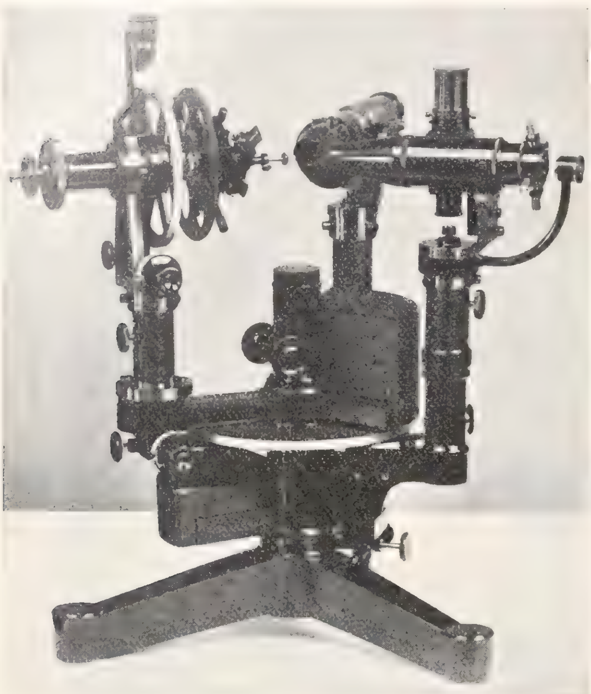


Fig. 4. Zweikreisiges Reflexionsgoniometer. Nach Photographie von *Zeiß*.

bemerkt, daß sich die erzielten Messungsresultate leicht und unmittelbar graphisch darstellen lassen.

Um die Vorteile der zweikreisigen Goniometer auszunützen, hat man auch ein *zweikreisiges Anlegegoniometer* konstruiert (Fig. 5). Bei ihm ist auf dem mit Kristallträger versehenen Horizontalkreis ein Vertikalkreis montiert, der einen beweglichen Stift mit Schiene am inneren Ende trägt. Diese Schiene kann an jede Fläche des Kristalls so angelegt werden, daß sie die Fläche ihrer Ausdehnung nach berührt. Eine Zone des Kristalls wird vertikal gestellt und die Justierung so bewerkstelligt, daß die eben genannte Schiene bei Nullstellung des Stiftes der betreffenden Zonenachse des Kristalls parallel stehen muß.

Bezüglich der *Darstellung und Berechnung der Resultate* sei auf die Literatur verwiesen.

3b) *Instrumente zur Untersuchung optischer Eigenschaften.* Unter den optischen Instrumenten nimmt das *Mikroskop* die erste Stelle ein. Da es in einem besonderen Artikel dieses Handbuches behandelt ist, sei hier nur auf das spezifisch mineralogische daran aufmerksam gemacht. Zu mineralogischen Untersuchungen kann nur ein Instrument verwendet werden, welches mit Polarisationsapparaten (Nikols), mit drehbarem Tisch und nach den Nikols orientiertem Fadenkreuz im Okular versehen ist. Gewöhnlich sind jedem mineralogischen Mikroskop noch beigegeben eine senkrecht zur optischen Achse geschliffene Quarzplatte zur Bestimmung sehr schwacher Doppelbrechung, ein *Gipsblättchen vom Rot I. Ordnung* und eine *Viertelundulationsglimmerplatte* zur Bestimmung des Verhältnisses der optischen Elastizitätsachsen (Charakter der Doppelbrechung). Seltener gebraucht ist der *Quarzkeilkomparator* zur Bestimmung der Größe der Doppelbrechung. Der Wunsch, verschiedene Flächen und Richtungen eines Kristalls zu untersuchen, hat zur Konstruktion besonderer auf den Tisch des Mikroskops aufsetzbarer *Drehapparate* (*Klein, Fedorow*) geführt, welche gestatten, den Kristall nach allen Richtungen zu drehen (Fig. 6).

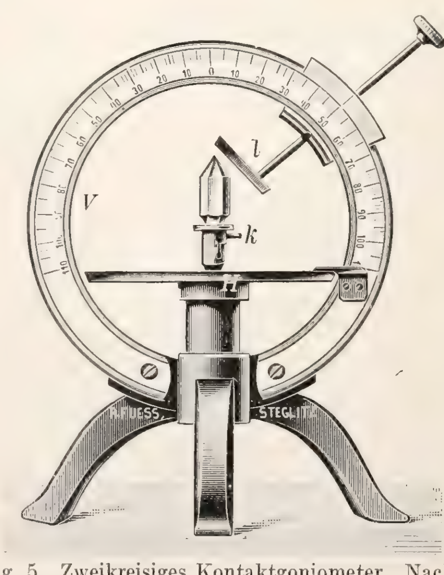


Fig. 5. Zweikreisiges Kontaktgoniometer. Nach *Goldschmidt*. Katalog von *Fueß*.

Gewöhnlich dient das Mikroskop nur zur Beobachtung im parallelen Licht. Es kann jedoch durch Entfernung des Okulars

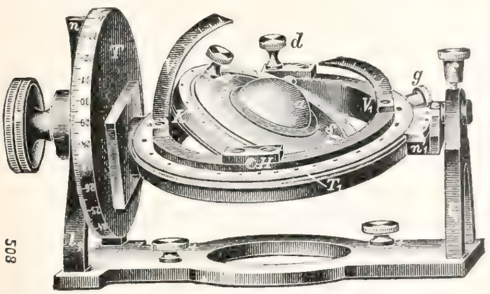


Fig. 6. Universaldrehapparat. Nach Fedorow. Katalog von Fueß.

oder nach Einschaltung einer Lupe (Bertrandsche Linse) zwischen Okular und Objektiv auch zur Beobachtung im konvergenten Lichte dienen.

Nicht unerwähnt mag bleiben, daß zur körperlichen Betrachtung kleiner Kristalle auch das binokulare Mikroskop vortreffliche Dienste leistet.

Die Beobachtung im konvergenten Licht wird zumeist mit dem Polarisationsinstrument vorgenommen. Man untersucht damit wesentlich die Interferenzerscheinungen in Kristallen (Achsenbilder, Dispersion in diesen). Das einfachste Polarisationsinstrument sind zwei hinten mit schwarzem Lack überzogene Spiegelglasplatten, auf deren eine man das Licht unter einem Winkel von etwa 55° auffallen läßt, während man die andere darüber und mit der Einfallsebene des Lichtes um 90° dagegen gedreht stellt. Zwischen beide wird das zu untersuchende Objekt gebracht und in der 2. Platte beobachtet. Für rohe Untersuchungen an großen Objekten genügt dieser Apparat vollkommen; auch lassen sich mit ihm Untersuchungen der Interferenzerscheinungen sowohl im parallelen Licht wie mit dem Mikroskop, als auch im konvergenten Licht vornehmen. Aehnlich verhält es sich mit der von Seebeck erfundenen Turmalinzange, die aus zwei parallel der Hauptachse aus einem dunkelen Turmalin geschnittenen und dann mit ihren Hauptachsen gekreuzt aufeinander gelegten Platten besteht.

Zu feineren Untersuchungen, besonders an kleinen Objekten, bedient man sich des vertikalen Polarisationsinstrumentes (Fig. 7). Seine wesentlichsten Ingredienzien sind von unten nach oben: der Polarisator, zwei Linsenkombinationen von sehr kurzer Brennweite, zwischen denen sich der Objekttisch befindet, ein Analysator, ein Okular (Lupe). Unter dem Analysator befindet sich gewöhnlich ein Schlitz zum Einschieben der Gips- oder Glimmerplatte.

Zur Bestimmung der Größe des optischen Achsenwinkels bedient man sich des Achsenwinkelapparates, der einem horizontal gestellten Polarisationsinstrument entspricht, das an Stelle des Tisches einen mit Justierungsvorrichtungen und Teilkreis versehenen drehbaren Kristallträger aufweist (Fig. 8).

Zur Bestimmung der Brechungsexponenten (Stärke der Lichtbrechung)

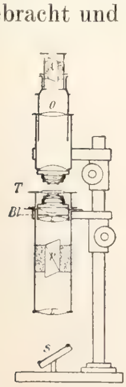


Fig. 7. Vertikales Polarisationsinstrument.

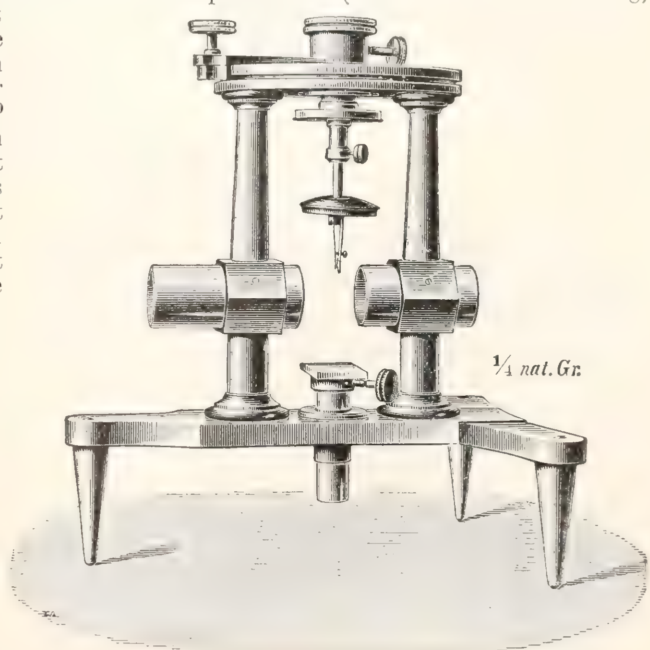


Fig. 8. Achsenwinkelapparat. Durch die Hülsen werden die optischen Teile des Polarisationsinstrumentes gesteckt. Katalog von Fueß.

sind verschiedene Methoden gebräuchlich, die sich nach der Größe, Form und Beschaffenheit des Materials richten. Die Höhe der Lichtbrechung im allgemeinen kann an kleinen Splittern roh bestimmt werden, indem man die Splitter in stark brechenden Flüssigkeiten suspendiert und diese durch Verdünnung so lange weniger lichtbrechend macht, bis die Grenzen zwischen Splitter und Flüssigkeit verschwinden, sodann, wenn also beide den gleichen Brechungsgrad zeigen, die Lichtbrechung der Flüssigkeit bestimmt. Auf demselben Prinzip beruht die mit dem Mikroskop betätigte in der letzten Zeit durch andere modifizierte Methode von Schroeder van der Kolk: Wenn zwei Medien von verschiedenen Brechungsexponenten aneinander stoßen, so sieht man besonders bei schräger Beleuchtung von unten infolge von streifend auf die Grenzfläche einfallendem Licht eine helle Linie auf der Seite des stärker lichtbrechenden Mediums. Man kann demnach durch Einbetten von Mineralstückchen in verschiedene Flüssigkeiten, deren Brechungsexponenten bekannt sind, alle seine Brechungsexponenten mit ziemlicher Genauigkeit feststellen. Diese Methode ist wie die vorhergehende in ihrer Anwendung beschränkt dadurch, daß nicht Flüssigkeiten von beliebiger Höhe der Brechungsexponenten zu haben sind.

Zur genauen Bestimmung der Brechungsexponenten verwendet man entweder orientierte Prismen (Methode der kleinsten Ablenkung) und das Goniometer mit beweglichem Beobachtungsfernrohr oder das Kristallrefraktometer (Fig. 9). Die erstere Methode dann, wenn die Brechungsexponenten sehr hoch oder wenn natürliche Prismen zur Verfügung stehen. Bei niedrigeren (unter 1,89 liegenden) Werten, bei kleineren Kristallen und guten Flächen künstlicher oder natürlicher Art wird das Kristallrefraktometer heute allgemein verwendet und zwar erfolgt die Bestimmung mit Hilfe des Grenzwinkels für totale Reflexion, indem eine Kristallfläche mit Hilfe einer stärker brechenden Flüssigkeit einer ebenfalls stärker brechenden Glashalbkugel aufgelegt und schräg von unten beleuchtet wird. Die Methode ist sehr genau und kann selbst noch bei Flächen von wenigen Quadratmillimetern Anwendung finden, doch ist die Anwendbarkeit durch die beschränkte Höhe des Brechungsexponenten der Glashalbkugel und der Flüssigkeit beschränkt.

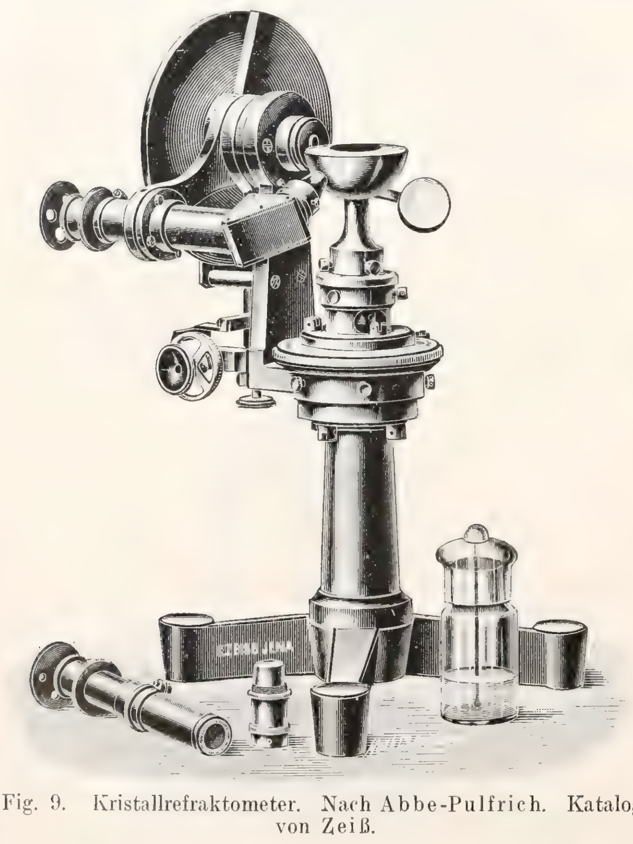


Fig. 9. Kristallrefraktometer. Nach Abbe-Pulfrich. Katalog von Zeiß.

Der Bestimmung des Pleochroismus in Mineralien dient neben dem Mikroskop ein besonderer Apparat: das Dichroskop oder die Haindingersche Lupe (Fig. 10). Es ist dies ein Instrument, dessen wesentlichster Bestandteil ein Kalkspatprisma ist, durch wel-

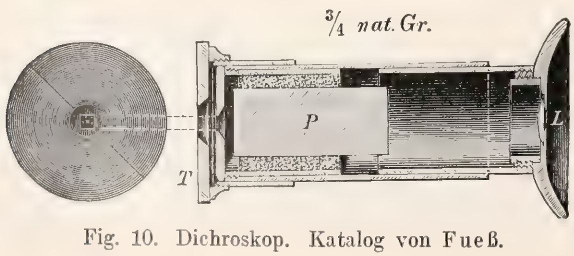


Fig. 10. Dichroskop. Katalog von Fueß.

ches man zwei Bilder einer vorgelegten Oeffnung eines dunklen Schirmes sieht. Das Licht der beiden Bilder ist senkrecht zueinander polarisiert. Bringt man einen doppelbrechenden, pleochroitischen Kristall so vor die Oeffnung, daß seine Schwingungsrichtungen mit denen des Kalkspats zusammenfallen, dann sieht man in den beiden im Kalkspat entstandenen Bildern der Oeffnung die Farbe der beiden Strahlen des Minerals.

3c) Methoden zur Untersuchung mechanischer Eigenschaften. Zur Bestimmung von Eigenschaften der mechanischen Elastizität hat die Mineralogie vielfach keine eigenen Methoden. Es werden Biegungs-, Druck- und Zugfestigkeiten bestimmt. Besonderes Augenmerk hat man neuerdings der Plastizität bei tieferen und höheren Temperaturen zugewandt. Gewöhnlich verfährt man dabei so, daß man den zu untersuchenden Kristall in leicht schmelzbare Stoffe (Paraffin, Wachs, Woodsches Metall, Blei) einbettet und dann einseitigem Drucke unterwirft.

Es schließen sich solche Unersuchungen eng an die über die Gleitung an. Sie werden in gleicher Weise oder durch einfaches Eindrücken eines Messers (Baumhauerscher Versuch beim Kalkspat) oder endlich mit besonderen kleinen Pressen angestellt. Es gehört hierher auch die Darstellung von sogenannten Schlag- und Druckfiguren nach Reusch, welche so erfolgt, daß man eine Nadel in eine Mineralplatte (Glimmer, Steinsalz usw.) durch scharfen Schlag hineintreibt oder mit einer stumpfen Spitze einen Druck auf eine solche Platte ausübt.

Weitere spezifisch mineralogische Bestimmungen sind solche der Härte der Mineralien. Die einfachste und zugleich verbreitetste Methode ist das Ritzen, d. h. das Eindrängen einer harten über die Kristallfläche hinweggleitenden Spitze. Man bedient sich hierzu und zur Einteilung nach der Härte der sogenannten Mohsschen Härteskala, welche aus folgenden leicht in größeren Stücken erhältlichen Mineralien zusammengesetzt ist: Härte 1. Talk; 2. Gips; 3. Kalkspat; 4. Flußspat; 5. Apatit; 6. Feldspat; 7. Quarz; 8. Topas; 9. Korund; 10. Diamant.

Zur genaueren Bestimmung, insbesondere zur Bestimmung der Härteunterschiede in verschiedenen Richtungen dienen verschiedenartig konstruierte Sklerometer. Diese beruhen entweder auf der Methode des Ritzens oder des Bohrens oder des Einschneidens eines Rädchens. Als Spitze wird entweder Diamant oder Stahl, als Rädchen werden verschieden harte Metalle verwendet. Je näher die ritzenden Spitzen oder die schneidenden Metalle in ihrer Härte dem zu untersuchenden Minerale stehen, um so genauer werden die Resultate, um so größer erscheinen die Härteunterschiede in verschiedenen Richtungen. Beim Ritzen geschieht dies in orientierter Weise so, daß die Mineralplatte auf einem drehbaren Tisch liegt, der in der gewünschten Richtung unter der ritzenden Spitze weggezogen wird. Die Spitze selbst wird allmählich immer mehr belastet, bis auf dem Mineral ein deutlicher Ritz entsteht. Die Belastung gibt ein Maß für die Härte (Fig. 11). Beim Rotationssklerometer wird die zu untersuchende Platte in orientierter Lage und mit einer bestimmten Belastung gegen das rotierende Rädchen gedrückt, dann nach einer bestimmten Anzahl von Umdrehungen der Gewichtsverlust des Untersuchungsobjektes bestimmt. Der Gewichtsverlust gibt ein Maß für die Härte, zu der er im umgekehrten Verhältnis steht (Fig. 12).

3d) Methoden zur Untersuchung thermischer Eigenschaften. An thermischen Verhältnissen wird gewöhnlich nur die Wärmeleitung nach einer besonderen im Prinzip von Sénarmont angegebenen



Fig. 11. Ritz-Sklerometer. Aus dem Katalog von Voigt und Hochgesang.

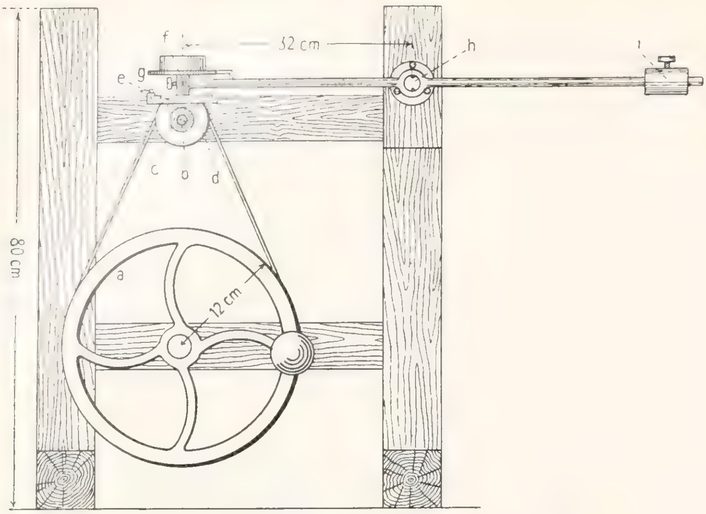


Fig. 12. Rotationssklerometer. Nach Müller.

Methode bestimmt. Sie besteht darin, daß man den Kristall senkrecht zu der zu untersuchenden Fläche durchbohrt, die Fläche selbst mit einem leicht schmelzenden Stoff (z. B. Elaidinsäure) überzieht, dann einen Silberdraht mit seinem rechtwinkelig umgebogenen Ende durch die Bohrung steckt und am anderen, entfernten Ende erwärmt. Die Wärme überträgt sich dann vom Draht auf den Kristall und, soweit sie von diesem geleitet wird, schmilzt die auf der Kristallfläche liegende leicht schmelzbare Substanz. Leitungsdifferenzen lassen sich auf solche Weise ziemlich genau feststellen.

3e) Methoden zur Untersuchung elektrischer Eigenschaften. Von elektrischen Eigenschaften untersucht der Mineraloge wesentlich nur Pyro- und Piezoelektrizität solcher Kristalle, welche polare Ausbildung besitzen. Die Elektrizität wird durch Erwärmen erzeugt und mit der Kundtschen Methode der Bestäubung mit einem durch ein Gazesieb geschüttelten Gemenge von Schwefel und Mennigepulver nachgewiesen. Ersteres setzt sich an den Stellen mit positiver, letzteres an denen mit negativer Elektrizität fest.

3f) Methoden zur Bestimmung des spezifischen Gewichtes. Die Bestimmung des spezifischen Gewichtes ist eine Aufgabe, welcher der Mineraloge besondere Beachtung zuwendet und sie ist von ganz besonderer Bedeutung, weil es sich nicht um eine Bestimmung der Dichte des Individuums, sondern um die der chemisch reinen Substanz handelt. Aus diesem Grunde stehen auch gewöhnlich nur ganz kleine Stückchen in geringer Zahl zur Verfügung. Für solche Bestimmungen kommen aber die gewöhnlichen Methoden des Physikers nicht in Betracht, sondern nur die von Mineralogen erfundene und wesentlich betätigte Schwebemethode in schweren Flüssigkeiten. Als solche kommen hauptsächlich in Betracht:

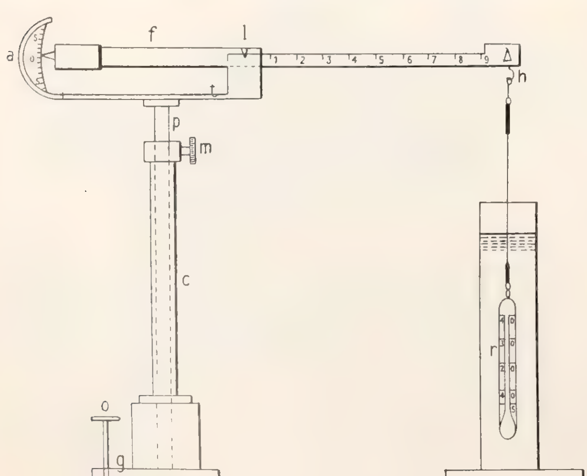


Fig. 13. Westphalsche hydrostatische Wage. Aus Rosenbusch-Wülfing.

Lösung von Kaliumquecksilberjodid (Thouletsche Lösung), max. Dichte 3,196, verdünnbar durch Wasser.

Lösung von Baryumquecksilberjodid (Rohrbachsche Lösung); max. Dichte 3,588, verdünnbar durch verdünnte Lösung.

Lösung von borwolframsaurem Cadmium (Kleinsche Lösung); max. Dichte 3,30, verdünnbar durch Wasser.

Methylenjodid; max. Dichte 3,324, verdünnbar durch Benzol.

Metalle dürfen in keine der Flüssigkeiten eingebracht werden, in die Kleinsche Lösung auch keine Karbonate. Alle verdünnten Lösungen können

durch Abdampfen des Verdünnungsmittels wieder konzentriert gemacht werden. Thouletsche und Rohrbachsche Lösung werden beim Gebrauch leicht dunkel, aber beim Eindampfen mit metallischem Quecksilber wieder hellgelb. Das Methylenjodid dunkelt am Lichte und wird gereinigt durch Destillation und behandeln des Destillats mit etwas Kalilauge, die mit Trennungstrichter wieder entfernt werden kann.

Zur Bestimmung des spezifischen Gewichtes wählt man den reinsten und einschlußfreiesten Kristall aus, zertrümmert ihn in kleinere Stückchen, sucht unter ihnen wieder mikroskopisch die reinsten Stückchen aus, bringt diese in eine der Flüssigkeiten und verdünnt diese so lange, bis die Stückchen der Reihe nach schweben, d. h. mit der Flüssigkeit gleiches spezifisches Gewicht haben. Denn bestimmt man jeweils das spezifische Gewicht der Flüssigkeit mit der hydrostatischen Wage (Fig. 13) oder mit sogenannten Indikatoren. Kann die Dichte des Kristalls durch Unreinigkeiten nur vermindert sein, dann wird das höchste bestimmte spezifische Gewicht das Richtigste sein und umgekehrt. Macht man solche Bestimmungen bei derselben Substanz mehrfach und mit der gegebenen Vorsicht, dann läßt sich nach den heutigen Erfahrungen wohl eine Genauigkeit auf drei Zahlstellen erreichen.

Die Anwendung der Methode ist beschränkt durch das spezifische Gewicht der Flüssigkeiten, doch hat man versucht diese durch Auflösen verschiedener Stoffe in ihnen noch zu erhöhen. Auch hat man versucht, schwerere Körper durch Verbindung mit leichteren (z. B. Glasfedern in Hufeisenform, Glasröhrchen) zu bestimmen, doch sind natürlich solche Bestimmungen weniger genau und erfordern äußerste Vorsicht.

3g) Methoden zur Bestimmung des Schmelzpunktes und Synthese der Mineralien. Kristallzucht. Zur Bestimmung des Schmelzpunktes hat man besondere Heizöfen in Verbindung mit dem Mikroskop konstruiert. Auch sind Apparate hergestellt worden, um Schmelzungen unter erhöhtem Druck auszuführen. Aehnliche Apparate und Methoden sind auch für die Synthese der Mineralien im Gebrauch, doch spielen bei der Darstellung vieler Mineralien Katalysatoren (Bor, Fluor, Wasser usw.) eine große Rolle.

Im Zusammenhang damit ist mit einigen Worten der Züchtung künstlicher in Flüssigkeiten löslicher Kristalle zu gedenken. Es hat sich gezeigt, daß durch längere Zeiträume konstante Temperaturen dabei eine große Rolle spielen; so hat man besondere Räume gebaut, in denen konstante Temperatur herrscht. Jede Kristallart hat für das Wachstum ein empirisch festzustellendes Temperaturoptimum. Man hat erkannt, daß große Kristalle nur in großen Lösungsquantitäten zu erreichen sind, daß für die Güte der Ausbildung die Lösungsgenossen eine große Rolle spielen, daß die Lösungsmittel für Ausbildung und Größe der Individuen von Bedeutung sind. Man hat gesehen, daß die Zahl der ent-

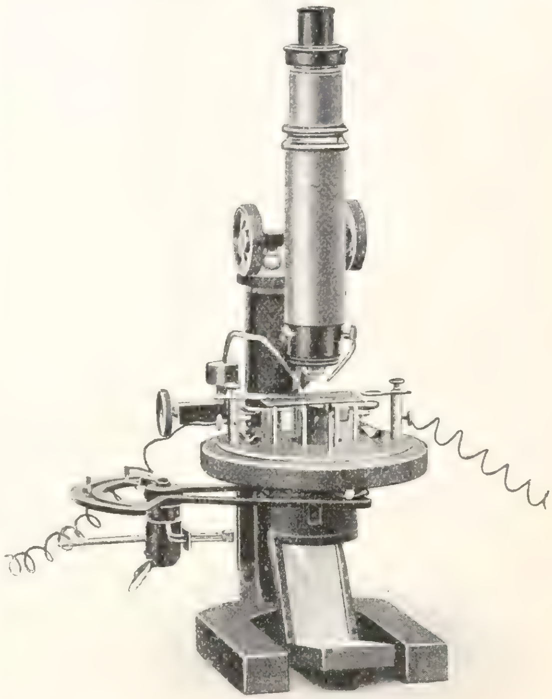


Fig. 14. Kristallisationsmikroskop. Nach O. Lehmann. Katalog von Zeiß.

stehenden Keime von der Konzentration, das Wachstum von der Abwesenheit adsorbierbarer Substanzen (Kolloide) und von der Gleichmäßigkeit der Konzentration abhängt. Aus dem letzteren Grunde hat man besondere Apparate konstruiert, mit denen entweder die Lösung gerührt oder der wachsende Kristall in Bewegung gesetzt wird, oder endlich durch andauernde Zuführung übersättigter Lösung das Wachstum konstant erhalten wird.

4. Kristallisationsmikroskop. Schleif- und Schneideapparate. Zum Studium der Bildung und Umwandlung der Kristalle (besonders der „flüssigen Kristalle“) bedient man sich des Kristallisationsmikroskops (Fig. 14). Ein solches entspricht im wesentlichen dem gewöhnlichen Mikroskop, hat aber eine Vorrichtung zum Heizen des Objektes und andererseits eine Vorrichtung zum Aufblasen

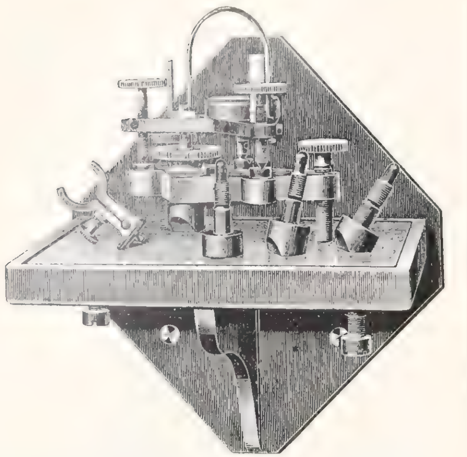


Fig. 15. Schleifapparat. Nach Wülfing. Katalog von Fueß.

kalter Luft auf das Objekt, um so die Temperatur einigermaßen konstant zu erhalten. Auch kann das Objektiv durch einen Wasserstrom gekühlt werden. Zu beachten ist hier, daß von einer wirklichen Konstanthaltung der Temperatur nicht die Rede sein kann. Es wird vielmehr in dem Präparat stets ein Temperaturgefälle vorhanden sein.

Zur Herstellung orientierter Kristallpräparate hat man besondere Schleif- und Schneidevorrichtungen (Fig. 15).

Literatur. *Auf Vollständigkeit kann kein Anspruch gemacht werden. Es ist nur das Wichtigste angeführt.*

1. *Allgemeines:* **L. Duparc und F. Pearce,** *Traité de Technique minéralogique et pétrographique. Leipzig 1907 und 1913.* — **C. Fuchs und R. Brauns,** *Anleitung zum Bestimmen der Mineralien, 4. Aufl. Gießen 1898.* — **P. Groth,** *Physikalische Kristallographie, 4. Aufl. Leipzig 1905.* — **v. Kobell-Oebbeke,** *Tafeln zur Bestimmung der Mineralien. München 1912.* — **G. Linck,** *Grundriß der Kristallographie, 3. Aufl. Jena 1913.* — **F. Rinne,** *Allgemeine Kristallographie und Mineralogie. Aus Kultur der Gegenwart. Berlin 1913.* — **H. Rosenbusch und E. A. Wülfing,** *Mikroskopische Physiographie der petrographischen wichtigen Mineralien, 1. Hälfte: Allgemeiner Teil, 4. Aufl. Stuttgart 1904.* — **E. Sommerfeldt,** *Praktikum der experimentellen Mineralogie. Berlin 1911.* — **K. Weisbach und F. Kolbeck,** *Tabellen zum Bestimmen der Mineralien, 9. Aufl. Leipzig 1913.* — **E. A. Wülfing,** *Fortschritte auf dem Gebiet der Instrumentenkunde. Fortschritte der Mineralogie,* 3, *63, 1913.* — *Vgl. auch die Kataloge der Firmen:* **Fuess** *in Steglitz bei Berlin,* **Carl Zeiss** *in Jena,* **Winkel** *in Göttingen,* **Steeg und Reuter** *in Homburg v. d. H.,* **Krantz** *in Bonn,* **Leitz** *in Wetzlar und anderer.*

2. *Chemisches:* **M. Dittrich,** *Anleitung zur Gesteinsanalyse. Leipzig 1905.* — **W. F. Hillebrand und E. Wilke-Dörfurt,** *Analyse der Silikat- und Karbonatgesteine, 2. Aufl. Leipzig 1910.* — **H. Behrens,** *Anleitung zur mikrochemischen Analyse. Hamburg und Leipzig 1895.* — **K. Haushofer,** *Mikroskopische Reaktionen. Braunschweig 1885.* — **J. Landauer,** *Die Lötrohranalyse, 3. Aufl. Berlin 1908.* — **H. Baumhauer,** *Die Resultate der Aetzmethode. Leipzig 1894.* — **F. Rinne,** *Kristallographisch-chemischer Ab- und Umbau. Fortschritte der Mineralogie usw.,* 3, *159, 1913.*

3a) *Goniometer:* **V. Goldschmidt,** *Ueber einige Fortschritte, Hilfsmittel und Ziele der Kristallographie. Verh. der Ges. deutscher Naturforscher und Aerzte 1903.* — **Derselbe,** *Ueber Grobgoniometer. Zeitschr. f. Kristallographie,* 29, *689, 1898.* — **Derselbe,** *Anlegegoniometer mit zwei Kreisen. Zeitschr. f. Krist.,* 25, *321, 1895.* — **S. Penfield,** *Kontaktgoniometer und Transporteur von einfacher Konstruktion. Zeitschr. f. Kristallogr.,* 33, *548, 1901.* — **E. v. Fedorow,** *Universal-(Theodolith-) Methode in der Mineralogie und Petrographie. Zeitschr. f. Kristallogr.,* 22, *229, 1893.* — **V. Goldschmidt,** *Das zweikreisige Goniometer (Modell 1896) und seine Justierung. Zeitschr. f. Kristallogr.,* 29, *333, 1898.* — **Derselbe,** *Ein Projektionsgoniometer. Zeitschr. f. Kristallogr.,* 25, *538, 1896.* — **V. Goldschmidt und Fr. E. Wright,** *Ein Projektionstransporteur. Zeitschrift f. Kristallogr.,* 45, *569, 1908.* — **V. Goldschmidt,** *Ueber stereographische Projektion. Zeitschr. f. Kristallogr.,* 30, *260, 1898.* — **H. E. Boeke,** *Die Anwendung der stereographischen Projektion bei kristallographischen Untersuchungen. Berlin 1911.* — **Derselbe,** *Die gnonomische Projektion. Berlin 1913.* — **B. Hecht,** *Anleitung zur Kristallberechnung. Leipzig 1893.*

3b) *Optisches:* **F. Rinne,** *Das Mikroskop im chemischen Laboratorium. Hannover 1900.* — **E. Weinschenk,** *Anleitung zum Gebrauch des Polarisationsmikroskops. Freiburg i. Br. 1906.* — **O. Lehmann,** *Die Kristallanalyse. Leipzig 1891.* — **J. Königsberger,** *Ueber einen Apparat zur Erkennung und Messung optischer Anisotropie undurchsichtiger Substanzen. Centralbl. f. Mineralogie, 565 und 597, 1908.* — **H. E. Boeke,** *Vorrichtung für mikroskopische Beobachtungen bei tiefen Temperaturen. Zeitschr. f. Instrumentenk., 72, 1909.* — **C. Klein,** *Der Universaldrehapparat. Sitzungsber. Berl. Akad., 5, 1895.* – **E. v. Fedorow,** *Universal-(Theodolith-)Methode in der Mineralogie und Petrographie. Zeitschr. f. Kristallogr.,* 22, *229, 1893.* — **L. Duparc und V. de Dervies,** *La Méthode universelle de Fedoroff. Genf 1913.* — **Schröder van der Kolk,** *Tabellen zur mikroskopischen Bestimmung der Mineralien. Wiesbaden 1906.* — **F. Kohlrausch,** *Kleiner Leitfaden der praktischen Physik, 2. Aufl. Leipzig 1907.* — **S. Cyapski,** *Kristallrefraktometer nach Abbe. Zeitschr. f. Instrumentenkunde, 244 und 269, 1890.* — **C. Pulfrich,** *Ueber die Anwendbarkeit der Methode der Totalreflexion auf kleine und mangelhafte Kristallflächen. Zeitschr. f. Kristallogr.,* 30, *568, 1899.* — **R. Fuess,** *Neue Erhitzungsapparate für kristallogr.-optische Zwecke. Neues Jahrb. f. Min., Beilage B, VII, 1890.*

3c) *bis g) Vergleiche besonders die allgemeine Literatur:* **O. Lehmann,**

Molekularphysik. — **E. Müller,** *Ueber Härtebestimmung Dissert. Jena 1906.* — **V. Goldschmidt,** *Ueber Indikatoren zur mechanischen Gesteinsanalyse und spezifischen Gewichtsbestimmung. Centralbl. f. Mineralogie, 39, 1913.* — **F. Fouqué et Michel Levy,** *Synthèse des minéraux et des roches. Paris 1882.* — **St. Meunier,** *Les méthodes de synthèse en minéralogie. Paris 1901.* — **R. Nacken,** *Ueber einen Rührapparat, der die Herstellung des Gleichgewichts in kristallisierenden Schmelzen befördert. Centralbl. f. Mineral., 532, 1912.* — **G. Tamann,** *Kristallisieren und Schmelzen. Leipzig 1903.* — **G. Wulff,** *Neue Form des rotierenden Kristallisationsapparates. Zeitschr. f. Kristallogr., 50, 17, 1912.* — **F. Krüger und W. Finke,** *Ueber ein neues Kristallisationsgefäß. Chem. Zentralblatt 1910. 2. 1577.* — **C. Dölter,** *Handbuch der Mineralchemie. Dresden 1912.* — **A. L. Day,** *Die Schmelzpunkte der Mineralien. Fortschritte der Mineralogie, 4, 1914.*

4. *Kristallisationsmikroskope:* **C. Dölter,** *Heizmikroskop mit elektrischer Heizung. Centralbl. f. Mineralogie, 567, 1900.* — **O. Lehmann,** *Das Kristallisationsmikroskop und die damit gemachten Entdeckungen, insbesondere die der flüssigen Kristalle. Braunschweig 1910.* — *Schneide- und Schleifapparate:* **V. Goldschmidt,** *Ein Schleifgoniometer. Zeitschrift f. Kristallogr., 51, 1912.* — **A. E. Tutton,** *Ein Apparat zum Schneiden, Schleifen und Polieren genau orientierter Kristallplatten und Prismen. Zeitschr. f. Kristallogr., 25, 79, 1896.* — **E. A. Wülfing,** *Ueber einen vereinfachten Apparat zur Herstellung orientierter Kristallschliffe. Neues Jahrb., II, 1, 1901.* — *In allen Fällen vergleiche man aus der allgemeinen Literatur besonders die Werke von* **Duparc, Groth, Linck, Rinne, Rosenbusch** *und* **Wülfing.**

G. Linck.

Urgebirge.

Urgesteine. Etwa gleichbedeutend mit Archaeikum. Vgl. den Artikel „Archaeikum".

Urstromtäler.

Die heute noch nachweisbaren Täler diluvialer Flüsse. Vgl. die Artikel „Eiszeiten" und „Quartärformation".

Urzeugung.

1. Definition und Bezeichnung. 2. Urzeugung als gegenwärtige Entstehung lebender Wesen aus unbelebter Materie: a) Urzeugung als Spontanentstehung jetzt vorhandener Formen von Lebewesen; b) Urzeugung als Umwandlung lebloser Substanz in neue, bisher noch nicht dagewesene Lebewesen. 3. Urzeugung als logisches Postulat jeder Entwickelungstheorie. 4. Hypothesen über die Art, wie lebendige Substanz aus unbelebten Stoffen hervorgegangen sein könnte.

1. Definition und Bezeichnung. Unter Urzeugung wird die Entstehung lebendiger Wesen aus unbelebter Materie verstanden. Im gleichen Sinne werden die Ausdrücke Abiogenesis, Archigonie, Generantio spontea, Generatio aequivoca, Generatio primaria gebraucht. Je nachdem die Urzeugung auf der Basis anorganischer oder organischer unbelebter Materie angenommen wird, finden die von E. Haeckel geprägten Ausdrücke Autogonie und Plasmogonie Verwendung. Der zur Urzeugung gegensätzliche Begriff ist der der Zeugung durch Eltern (Tocogonie).

2. Urzeugung als gegenwärtige Entstehung lebender Wesen aus unbelebter Materie. Die Frage, ob in der Gegenwart lebendige Wesen aus unbelebter Materie entstehen können, umfaßt ein doppeltes Problem und ist demnach in zwei Unterfragen zu zerlegen, nämlich a) Gibt es unter den jetzt existierenden Formen von Lebewesen solche, die spontan entstehen? und b) Können heute aus unbelebter Substanz neue, bisher noch nicht dagewesene Lebewesen hervorgebracht werden?

2a) Urzeugung als Spontanentstehung jetzt vorhandener Formen von Lebewesen. Mit Aristoteles, der sich Würmer, Insekten und Fische aus Schlamm entstehen dachte, war das gesamte Mittelalter des Glaubens, daß gewisse Pflanzen und Tiere spontan zustande kämen. Spuren solcher Anschauungen finden sich bis in unsere Zeit hinein beim Volke, das seine besonderen Ideen über die Entstehung von allerhand Ungeziefer hat. Den Nachweis, daß Insekten, Fische und Amphibien aus Eiern hervorgehen, erbrachten zuerst Francesco Redi (1648) und Jan Swammerdam (1669), und der Satz William Harveys (1651) omne vivum ex ovo erwarb sich wenigstens unter den Naturforschern mehr und mehr Anerkennung. Nur auf dem Gebiete der Helminthologie erhielt sich die Meinung, daß parasitierende Würmer, wie der Bandwurm, der Echinokokkus, die Finne u. a. durch Zersetzung und Fäulnis im Darm, in der Leber oder in den Muskeln entstünden, bis ins 19. Jahrhundert hinein (Lorenz Oken); erst die eingehenden Untersuchungen der großen Parasitologen um die Mitte des vorigen Jahrhunderts (G. H. F. Küchenmeister; K. Th. E. von Siebold; R. Leuckart) entzogen solchen Vorstellungen völlig den Boden.

Ungleich schwerer als der Nachweis, daß

Insekten und Würmer nicht spontan entstehen können, war es, auch für die mikroskopische Lebewelt das Bestehen einer Urzeugung auszuschließen. Die Entdeckung und Verbesserung des Mikroskops hatte der Forschung die Welt der kleinsten Lebewesen erschlossen. Sie traten überall da auf, wo irgendeine tote Substanz mit Wasser begossen wurde (Aufgußtierchen oder Infusorien). Daß sich diese Mikroorganismen aus den unbelebten Stoffen des Aufgusses selbst erzeugten, glaubte der schottische Priester John Tuberville Needham unwiderleglich beweisen zu können (1745). Zu diesem Zwecke füllte er eine hermetisch verschließbare Flasche mit Wasser, das Fleischteilchen enthielt, und legte sie dann in heiße Asche. Als sie wieder abgekühlt war, entwickelten sich in ihr Fäulnisorganismen, die seiner Meinung nach spontan aus der toten Materie hervorgegangen waren. Auch Lorenz Oken und George Louis Leclerc de Buffon schlossen sich der Ansicht Needhams an. Lazzaro Spallanzani (1765) wiederholte das Experiment Needhams, erhöhte aber die Temperatur, der die Flasche ausgesetzt wurde, und kam zu dem Ergebnis, daß nur dann Infusorien auftraten, wenn kleine Keime aus der Luft in das Infus gerieten. Der Streit zwischen Heterogenisten, die für die Urzeugung eintraten, und Panspermisten, die alles mit Lebenskeimen erfüllt dachten, setzte sich bis tief in das 19. Jahrhundert fort. Noch Pouchet z. B. vertrat die Meinung, Bakterien könnten auf geeigneten Nährböden und unter günstigen Bedingungen aus lebloser Substanz erzeugt werden; und im Jahre 1906 konnte ein Buch erscheinen, das die heterogenetische de novo-Entstehung von Bakterien nachzuweisen unternahm (H. Charlton Bastian, The Nature and Origin of Living Matter. London).

Zur endgültigen Entscheidung wurde die Frage gebracht, als Louis Pasteur (1822 bis 1895) seine Versuche ausführte (vgl. Bd. 39 von Ostwalds Klassikern der exakten Wissenschaften. Leipzig 1892). Er zeigte, daß auch die niedrigsten Lebewesen nicht einer Urzeugung ihr Leben verdanken, sondern aus Keimen hervorgehen, die überall in der Luft in erheblichen Mengen vorkommen. Durch Pasteur ist die Ansicht, als ob von den gegenwärtig vorhandenen Formen von Lebewesen irgendeine durch Urzeugung entstünde, endgültig widerlegt. Auch die einfachsten der jetzt existierenden Organismen stammen von lebenden Wesen ab, die derselben Art angehörten. Der Satz William Harveys verallgemeinert sich so zu der von Wilhelm Preyer geprägten Formel omne vivum e vivo.

2b) Urzeugung als Umwandlung lebloser Substanz in neue, bisher noch nicht dagewesene Lebewesen. Die Frage, ob unter den Formen der jetzt lebenden Wesen solche seien, die spontan entstehen, ist im negativen Sinne entschieden; sie kommt als wissenschaftliches Problem nicht mehr in Betracht. Anders verhält es sich mit der Frage, ob aus lebloser Substanz neue, bisher unbekannte lebende Wesen hervorgebracht werden können. Ihr liegt ohne Zweifel ein Problem zugrunde, dem nachzugehen eine wissenschaftliche Aufgabe von großer Bedeutung ist (vgl. Jacques Loeb, Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen. Leipzig 1906. S. 311f). Diese Wesen würden, da es nicht angängig erscheint, die komplizierten Organismen unserer Fauna und Flora nachzubilden, als solche allereinfachster Art zu erwarten sein. Sie würden an der Grenze der lebenden Materie gegen die unbelebte ihre Stellung haben und dürften nur die für lebende Wesen unbedingt notwendigen Eigenschaften besitzen. Hier erhebt sich die Frage, kann der Begriff „Leben" gegen den der unbelebten Natur genau abgegrenzt werden?

Eine Definition des Begriffes „Leben" muß von den Leistungen ausgehen, die durch Lebewesen vollbracht werden. Die Frage nach dem Begriff des Lebens ist demnach präziser so zu formulieren: welche Leistungen müssen zum mindesten vollbracht werden, wo von einem lebenden Wesen gesprochen werden soll. Nach W. Roux muß ein Lebewesen mindestens folgendes leisten: es muß sich selbst aus in ihm liegenden Ursachen verändern, das Veränderte selber ausscheiden und es unter Aufnahme von Nahrung durch dem Unveränderten Gleiches ersetzen oder mehr als ersetzen; es muß ferner das Vermögen der Selbstbewegung und Selbstteilung haben, mit der eine Selbstübertragung der Eigenschaften auf die Teilprodukte verbunden ist; dazu kommt schließlich die Selbstregulation in der Ausübung aller dieser Leistungen. Andere Definitionen des Begriffes Leben lauten ähnlich. O. Hertwig zerlegt das Phänomen des Lebens in vier Grundbegriffe: 1. Stoffwechsel und formative Tätigkeit; 2. Bewegungserscheinungen; 3. Reizerscheinungen; 4. Fortpflanzung. Nach M. Verworn gibt es drei große Gruppen elementarer Lebensvorgänge, die in irgendeiner Form aller lebendigen Substanz eigentümlich sind, nämlich Stoffwechsel, Formwechsel und Energiewechsel. J. Loeb definiert die Lebewesen als „chemische Maschinen", die wesentlich aus kolloidalem Material bestehen und die die Eigentümlichkeit besitzen, sich automatisch zu entwickeln, zu erhalten und fortzupflanzen. Genaueres über das Wesen des Lebens s. in dem Artikel „Leben" (Bd. VI S. 64ff.).

Nach diesen Definitionen ist „Leben" ein

kompliziertes Phänomen; es setzt sich aus einer Reihe von Vorgängen zusammen. Das charakteristische an ihm ist letzten Endes die Kombination bestimmter Vorgänge. Diese selbst lassen sich einzeln auch bei der unbelebten Materie nachweisen. Sogar recht verwickelte Leistungen vermag diese zu vollbringen (Rhumbler), so daß, faßt man die Leistungen der lebenden Wesen jede für sich ins Auge, eine scharfe Abgrenzung gegen unbelebte Körper nicht durchgeführt werden kann. Vielmehr unterscheiden sich die Lebensvorgänge, wie sie sich an den einfachsten Organismen beobachten lassen, höchstens dem Grade ihrer Kompliziertheit nach von dem Geschehen, das sich an unbelebten Körpern vollzieht. Der letzte Grund hierfür liegt in der Tatsache, daß die Elemente, aus denen sich die Organismen aufbauen, dieselben sind wie die der nichtorganisierten Natur. Was sich hier und was sich dort vollzieht, muß daher denselben Regeln unterliegen und unter den gleichen Formen in die Erscheinung treten. Sind aber die Einzelvorgänge, die Elemente, aus denen sich die Erscheinung des Lebens zusammensetzt, in der unbelebten Natur gegeben, so reduziert sich die Frage nach der Umwandlung lebloser Materie in belebte in erheblichem Maße. Sie lautet nun etwa so: Können Vorgänge der unbelebten Natur in der Weise willkürlich kombiniert werden, daß sie einem Komplex von Leistungen gleich werden, der als lebendig im Sinne der oben angegebenen Definitionen zu betrachten wäre?

Die hier vorliegenden Probleme bilden das Grenzgebiet zwischen Biologie und chemisch-physikalischen Wissenschaften. Man kann dieses Gebiet als eine Vorstufe zur Biologie betrachten und es als „Probiologie“ (W. Roux), aber auch als „Synthetische Biologie“ (St. Leduc) bezeichnen. Alle Fragen, die auf die Hervorbringung organismenähnlicher Systeme abzielen, würden hierher gehören; im weiteren Sinne dürfen auch die Forschungen, die sich mit der Konstitution der Eiweiße beschäftigen (Emil Fischer), hierher gerechnet werden. Tatsächlich fehlt es nicht an Forschern, die das bezeichnete Grenzgebiet bebauen. Aber während die einen sich nachzuweisen bemühen, daß von der unbelebten Materie eine Brücke mannigfachster Uebergänge zur belebten hinüberführt, richten die anderen ihr Bestreben darauf, aus unbelebter Materie Wesen herzustellen, die sie als lebend ansehen wollen. Zu der ersten Gruppe ist O. Bütschli, G. Quincke, W. Rhumbler, St. Leduc u. a. zu rechnen, auch die Arbeiten O. Lehmanns über flüssige Kristalle können unter den angegebenen Gesichtspunkt gestellt werden, wenn auch die Absicht, unter der sie ausgeführt wurden, nicht ausschließlich biologisch bestimmt war. Den Arbeiten der Vertreter der zweiten Gruppe haftet oft ein mehr oder weniger dilettantischer Zug an, der sich schon in den Namen äußert, die sie den von ihnen erzeugten sogenannten Lebewesen beilegen (Eoben, Radioben, Radiocytoden, Bariumcytoden, Chtonoblasten usw.). Als Beispiel für die Art, wie von dieser Seite vorgegangen wird, möge dienen, was der Petersburger Arzt M. Kuckuck in seinem Buche (Die Lösung des Problems der Urzeugung. Leipzig 1907) auseinandersetzt. Er bringt auf ein „Gelatine-Pepton-Asparagin-Glycerin- und Meersalzgemisch“ Stückchen von Chlorbaryum und erhält dadurch „Zellen“, die Ernährung, Wachstum, Fortpflanzung, Vererbung, Bewegung zeigen und Zellgruppen bilden, die der tierischen Morula ähnlich sehen. „Der Vorgang der Organisation des Gemisches“ verläuft nach dem Autor so: „Bei der Berührung des Gelatinekomplexes durch Chlorbaryum löst sich letzteres im Wasser des Gel und zerfällt in positive Baryumionen und negative Chlorionen. Die Baryum- und Chlorionen werden von dem Gel adsorbiert und assoziieren sich an die Hydrogelteilchen, wobei die jetzt gleichnamig geladenen Teilchen einander abstoßen: das Gel geht in Sol über. Das Sol enthält also neben gleichnamigen durch Baryumionen positiv geladenen Teilchen auch negativ geladene Teilchen. Letztere werden von den positiven (noch freien) Baryumionen und den ionisierten Kolloidkörnchen angezogen und um sie, als um einen Kondensationskern, gesammelt: es entsteht ein kugelförmiger Molekularkomplex (Hydrosolteilchenkomplex), die junge rotierende Baryumzelle.“

Die Kritik solcher und ähnlicher „Lösungen“ des Problems der Urzeugung hat immer zu prüfen, ob die für Organismen ausgegebenen Gebilde imstande sind, die Mindestleistungen auszuüben, die von lebenden Wesen verlangt werden müssen. Unschwer ist in jedem bisher bekannt gewordenen Falle nachzuweisen, daß die aufgestellten Bedingungen nicht erfüllt werden. Alle Versuche, unbelebte Materie in lebende umzuwandeln, sind bisher fehlgeschlagen. Obgleich also augenblicklich die Aussichten ziemlich gering sein dürften, jenes Ziel zu erreichen, ist wissenschaftlich kein stichhaltiger Grund dafür beizubringen, warum solche Versuche nicht sollten fortgesetzt werden. Freilich wäre zu wünschen, daß sie methodischer angestellt würden, als es bisher meistens geschehen ist, und daß an ihren Ergebnissen von den Experimentatoren selbst die schärfste Kritik geübt würde.

3. Urzeugung als logisches Postulat jeder Entwickelungstheorie. Jede Ent-

wickelungstheorie verlangt im Grunde die Annahme, daß zu irgendeiner Zeit unbelebte Substanz in belebte übergegangen sei. Es ist hier nicht der Ort, eine eingehende Darstellung dessen zu geben, was die Wissenschaft unter einer Entwickelungstheorie versteht (vgl. hierzu den Artikel „Deszendenztheorie“ Bd. II S. 897ff.). Es sei nur daran erinnert, 1. daß sich nach der Kant-Laplaceschen Theorie die Erde einst in einem feurig-flüssigen Zustand befunden hat, mit dem das Vorhandensein lebender Wesen unverträglich ist, und 2. daß eine große Zahl Tatsachen für die Abstammung der jetzt vorhandenen Lebewesen von einfacheren Formen spricht, die früher gelebt haben (Abstammungstheorie). Die Annahme dieser beiden Theorien schließt die Annahme einer Urzeugung in sich, wenn man sich nicht dazu entschließen will, der Entstehung des Lebens den Charakter des Problems abzusprechen, indem man das Leben als ohne Anfang und von Ewigkeit seiend betrachtet und ihm die gleiche Unzerstörbarkeit beilegt, die der Materie zukommt.

Solche Anschauungen, die wohl zuerst von H. E. Richter (1865), dann von H. Helmholtz und William Thomson vertreten wurden, halten es für zwecklos, nach dem Ursprung des Lebens zu forschen, wollen vielmehr die Frage dahin gestellt wissen, wie Leben von einem Planeten auf den anderen verpflanzt werden könne. Zu diesem Zweck rufen sie die sogenannten Kosmozoen (W. Preyer) zu Hilfe, Lebenskeime, die jeden Substanzbrocken des Universums, mithin auch die Meteoriten bevölkern können, mit denen sie durch den Weltenraum reisen und einst auch auf die Erde gelangt sein sollen. Den auf der Hand liegenden Schwierigkeiten, die diese Form der „Kosmozoentheorie“ einschließt, suchte neuerdings Svante Arrhenius dadurch zu begegnen, daß er den ganzen Weltraum mit Lebenskeimen erfüllt sein und deren Uebertragung von einem auf den anderen Weltkörper durch den „Strahlungsdruck“ geschehen läßt. Hier lebt die alte Hypothese von der Panspermie wieder auf, die sich weder beweisen noch widerlegen läßt. Die Kosmozoentheorie aber bedeutet den Verzicht auf eine Frage, die sich nun einmal dem menschlichen Verstande aufdrängt, eine Antwort zu suchen; sie ist daher, selbst wenn die ihr zugrunde liegenden Anschauungen weniger problematisch wären, als sie es sind, wenig geeignet, den menschlichen Wissenstrieb zu befriedigen.

Das gleiche gilt von der Theorie, die Wilhelm Preyer über die Herkunft des Lebens aufstellte. Auch nach ihr ist das Leben anfangslos. Niemals ist, so sagt sie, beobachtet worden, daß lebendige Wesen anders als aus lebendigen Wesen entstanden. Die Annahme aber, daß nur Organismen von der heute bekannten Beschaffenheit lebensfähig seien, ist unberechtigt. Vielmehr müssen auch die glühend flüssigen Massen, aus denen die Erde einst bestand, belebt und der ganze feurige Ball des Erdkörpers ein riesiger Organismus gewesen sein. Als er anfing zu erkalten, schieden sich die ersten festen Stoffe aus und bildeten die tote, anorganische Substanz. Indem aber allmählich die ganze feurig-flüssige Masse an der Erdoberfläche erstarrte, die deren Leben dargestellt hatte, kamen Verbindungen der Gase und tropfbar flüssigen Elemente zustande, die nun nach und nach den Stoffen, an die das Leben unserer Tage gebunden scheint, immer ähnlicher wurden, bis die sich gleichenden Anfangsformen des Pflanzen- und des Tierreichs dauernde Gestalt gewannen. Nach dieser Theorie ist die anfangslose Bewegung im Weltall das Leben, und die Form, die dieses heute hat, mußte übrig bleiben, „nachdem durch die intensivere Lebenstätigkeit des glühenden Planeten an seiner sich abkühlenden Oberfläche die jetzt als anorganisch bezeichneten Körper ausgeschieden waren“. Gegen die Preyersche Theorie ist einzuwenden, daß sie die geltenden Begriffe auf den Kopf stellt; sie legt dem Wort Leben eine Bedeutung unter, die es nun einmal nicht hat. Denn nicht die „Bewegung im Weltall“ wird üblicherweise als Leben bezeichnet, sondern nur ein ganz bestimmter und von anderen bewegten Körpern abgrenzbarer Teil derselben. Wird aber die Terminologie Preyers durch die übliche ersetzt, so nähern sich dessen Vorstellungen von der Entstehung des Lebens denen erheblich, die unter den Begriff der Urzeugung fallen. Auch nach Preyer geht die lebendige Substanz aus der leblosen Materie hervor, nur vollzieht sich der Uebergang von dieser zu jener sehr allmählich, während sich Leben nach der Urzeugungstheorie in einem bestimmten und beschränkten Zeitabschnitt gebildet haben muß.

Zum ersten Male wurde wohl der Gedanke der Urzeugung mit dem der Entwickelung von Jean Lamarck in unmittelbare Verbindung gebracht. In seiner „Philosophie zoologique“ (1809) findet sich ein Kapitel über die direkten oder spontanen Zeugungen, in dem er zwar der Möglichkeit das Wort redet, daß auch jetzt noch die Tiere der ersten Klassen (Infusorien, Polypen und Strahltiere) von der Natur mit Hilfe der Wärme, des Lichtes, der Elektrizität und der Feuchtigkeit spontan erzeugt würden, in dem er aber auf der anderen Seite deutlich zum Ausdruck bringt, daß eine Urzeugung am Anfang der Entwickelung des Tier- und Pflanzenreiches stattgefunden haben müsse. La-

marck sagt dort: „Ob nun die direkten Zeugungen … wirklich vorkommen oder nicht, … so ist es doch immerhin gewiß, daß die Natur am Anfang jedes Organismenreiches wirklich direkte Zeugungen ausführt, und daß sie ohne dieselben die Pflanzen und Tiere, welche unsere Erde bewohnen, nie hätte hervorbringen können.“

Schärfer hat dann E. Haeckel die Urzeugung als Konsequenz des Entwickelungsgedankens hingestellt. Er hat im Jahre 1866 in seiner „Generellen Morphologie“ im zweiten Buch (S. 109ff.) die Hypothese zum erstenmal bestimmt formuliert und zu begründen versucht. Danach muß die lebendige Substanz zu irgendeiner Zeit der Erdentwickelung aus leblosen Substanzen hervorgegangen sein, weil die Erde infolge des feurig-flüssigen Zustandes, in dem sie sich zuvor befand, ein Wohnort für lebende Wesen nicht gewesen sein kann. Zu der Zeit nun, da sich der Wasserdampf der Atmosphäre in tropfbar-flüssiger Form auf der Erde niederschlug, entstanden die ersten Organismen aus unbelebten Substanzen. Diese ersten durch Urzeugung entstandenen Organismen waren noch keine Zellen, sondern „vollkommen homogene, strukturlose, formlose Eiweißklumpen“. Haeckel nannte diese niedrigsten Organismen „Moneren“ und ließ von ihnen alle anderen Organismen in lückenloser Folge abstammen. Er glaubte auch, daß solche kernlosen Moneren, die er als „Organismen ohne Organe“ betrachtet wissen wollte, noch heutigen Tages beständen. Diese Annahme hat sich nicht bestätigt. Denn selbst die niedrigsten Lebewesen besitzen Differenzierungen und können nicht als strukturlos angesehen werden. Auch die Ansicht, daß solche Moneren heute noch aus einer Art Urschleim hervorgingen, der den Meeresboden bedecke, mußte aufgegeben werden. Es stellte sich nämlich heraus, daß die von der Challenger-Expedition zutage geförderten für Protoplasma gehaltenen Massen, denen Thomas Huxley den Namen Bathybius Haeckelii gab, Artefakte waren. Im übrigen aber wird die von Haeckel aufgestellte Theorie der Urzeugung ihrem allgemeinen Inhalt nach auch heute noch von den meisten Naturforschern anerkannt. Es hieße in der Tat, wie C. Naegeli es ausgedrückt hat, das Wunder verkünden, wollte man die Urzeugung leugnen. Will man die Organismen nicht außerhalb der Gesetzmäßigkeiten stellen, die für die gesamte materielle Welt gelten, sie, die sich doch aus denselben Substanzen aufbauen und in dieselben Substanzen auflösen, denen wir in der unbelebten Natur begegnen, so wird man der Annahme nicht entgehen können, daß sie in ihren ersten Anfängen aus nicht organisierten Substanzen hervorgingen. Man braucht sich durch den Mißerfolg, den alle Laboratoriumsversuche gehabt haben, die leblose Substanz in belebte umwandeln wollten, nicht beeinflussen zu lassen. Vielleicht ist die Möglichkeit nicht mehr vorhanden, die Bedingungen herzustellen, unter denen allein sich jener Uebergang vollziehen kann. Man braucht auch die Augen nicht davor zu verschließen, daß selbst die niedrigsten Lebewesen durch eine weite Kluft von der unorganisierten Materie geschieden sind. Dennoch wird man der Hypothese der Urzeugung die Anerkennung nicht versagen können, daß sie bei dem heutigen Stand unserer Kenntnisse den logisch konsequentesten Weg darstellt, um ohne Zuhilfenahme der Metaphysik eine Vorstellung von der Entstehung des Lebens auf der Erde zu gewinnen.

4. Hypothesen über die Art, wie lebendige Substanz aus unbelebten Stoffen hervorgegangen sein könnte. Da es bisher nicht gelungen ist, lebendige Substanz im Laboratorium aus unbelebten Stoffen herzustellen, so bleibt nur übrig, sich darüber auf Grund chemischer oder physikalischer Erkenntnisse hypothetische Vorstellungen zu machen. Es seien im folgenden einige solcher Hypothesen kurz charakterisiert, die im wesentlichen chemisch bedingt sind.

E. Pflüger geht von der Frage aus, worin der Unterschied zwischen lebendem und totem Eiweiß besteht. Er beantwortet diese Frage dahin, das lebende Eiweiß sei von dem toten dadurch ausgezeichnet, daß es die Fähigkeit besitze, sich dauernd selbst zu zersetzen. Diese Selbstzersetzung ist bedingt einmal durch die Einfügung des Sauerstoffs in die Eiweißmoleküle, zum anderen durch den Besitz eines bestimmten chemischen Stoffes, des Cyans (CN). Durch das Cyan nämlich wird ein „Moment innerer starker Bewegung in die lebendige Materie eingeführt“. Der Anfang des Lebens liegt mithin im Cyan. Cyan aber entsteht nur in der Glühhitze. Ist nun lebendiges Eiweiß von der Existenz des Cyans abhängig und bildet sich dieses nur bei Glühhitze, so muß lebendige Substanz zu der Zeit entstanden sein, da die Erde noch im Zustande des Glühens war.

In einem gewissen Gegensatz zu Pflügers Anschauungen stehen die von F. J. Allen vorgetragenen Ideen. Er ist, wie E. Haeckel, der Meinung, das Vorhandensein von Wasser auf der Erdoberfläche sei eine Bedingung für die Entstehung des Lebens. Um diese Zeit hätten sich die schwereren, unlöslichen Verbindungen am Boden abgelagert, während die anderen entweder als Gase in der Luft oder gelöst im Wasser vorhanden waren. Durch fortwährende starke elektrische Entladungen in der Atmosphäre bildeten sich nun Ammoniak und Stickstoffoxyde, die mit den im

Wasser vorhandenen Stoffen in Verbindung traten und zur Bildung lebendiger Substanz führten, die im wesentlichen dieselben Eigenschaften besaß, die auch heute noch dem Leben eigen sind.

Aehnliche Gedankengänge finden sich bei M. Verworn und P. Jensen, von denen der zuletzt genannte Forscher im Anschluß an E. Pflüger und an Th. Fechner den Ursprung des Lebens in eine Zeit verlegt, wo die Erdoberfläche noch glühend war und noch keine Scheidung von Erde und Atmosphäre stattgefunden hatte. Danach hätte das Leben zu einer Zeit begonnen, wo die Elementarbestandteile noch möglichst frei verfügbar waren für eine große Mannigfaltigkeit von Verknüpfungen. Es entstand damals eine ungeheure Mannigfaltigkeit von Komplexen (Systemen), unter denen „solche von einer gewissen Kompliziertheit, Labilität, Stationarität, d. h. Dauerfähigkeit oder Selbsterhaltungsfähigkeit, und vom Einfacheren zum Komplizierteren fortschreitenden Veränderlichkeit als die Urformen der heutigen Organismen anzusehen“ wären.

Neben diesen vorwiegend chemisch orientierten Hypothesen sei wenigstens noch auf eine hingewiesen, die sich auf physikalischen Anschauungen aufbaut. L. Zehnder hat den Versuch gemacht, die „Veränderungen der Pflanzen und der Tiere, die wir als besonderes Zeugnis ihrer Lebenstätigkeit auffassen“, in lückenlosen Zusammenhang mit den Veränderungen der Materie an sich zu bringen. Das Bindeglied zwischen belebter und unbelebter Substanz findet er in den von ihm sogenannten Fistellen; das sind kleine zylindrische Röhrchen, zu denen sich Molekeln vereinigen können, wenn sie eine geeignete Form besitzen. Aus diesen Fistellen entstanden die einfachsten Lebewesen. Wie das im Einzelnen zu denken ist, darüber mag man Zehnders Arbeiten selbst nachlesen. Hier sei nur noch bemerkt, daß nach der Meinung des Autors auch jetzt noch neue Fistellenarten entstehen und aus ihnen neue, einfachste Lebewesen. „Wir sehen sie aber nicht, weil sie zu klein sind.“

Literatur. ***J. Lamarck***, *Zoologische Philosophie. Deutsch von Arnold Lang. Leipzig 1903.* — ***E. Haeckel***, *Generelle Morphologie. Berlin 1866.* — ***C. Naegeli***, *Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München und Leipzig 1884.* — ***O. Hertwig***, *Allgemeine Biologie. Jena 1909.* — ***M. Verworn***, *Allgemeine Physiologie. Jena 1909.* — ***J. Loeb***, *Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen. Leipzig 1906.* — ***W. Roux***, *Vorträge und Aufsätze über Entwickelungsmechanik. Leipzig 1905. Heft 1.* — ***E. Pflüger***, *Ueber die physiologische Verbrennung in den lebendigen Organismen. In Pflügers Archiv Bd.* **10** *1875.* — ***F. J. Allen***, *What is life? Proceedings of the Birmingham Natural History and Philosophical Society Bd.* **11** *1899.* — ***L. Zehnder***, *Die Entstehung des Lebens. Teil I. Tübingen und Leipzig 1899.* — ***Derselbe***, *Das Leben im Weltall. Tübingen und Leipzig 1904.* — ***H. E. Richter***, *Zur Darwinschen Lehre. Schmidts Jahrb. d. ges. Medizin Bd.* **126** *und* **148** *1865 und 1870.* — ***H. Helmholtz***, *Ueber die Entstehung des Planetensystems. Vorträge und Reden Bd.* **2**. *Braunschweig 1884.* — ***W. Preyer***, *Die Hypothesen über den Ursprung des Lebens. Naturwissenschaftliche Tatsachen und Probleme. Berlin 1880.* — ***Svante Arrhenius***, *Das Werden der Welten. Uebersetzt von L. Bamberger. Leipzig 1908.* — ***Derselbe***, *Die Vorstellung vom Weltgebäude im Wandel der Zeiten. Uebersetzt von L. Bamberger. Leipzig 1908.* — ***W. Rhumbler***, *Allgemeine Zellmechanik. Merkel und Bonets Ergebnisse. Bd.* **8** *1898f.* — ***Derselbe***, *Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle. Arch. f. Entwickelungsmech. Bd.* **7**. — ***O. Lehmann***, *Flüssige Kristalle. Leipzig 1904.* — ***O. Bütschli***, *Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig 1892.* — ***Derselbe***, *Untersuchungen über Strukturen. Leipzig 1898.* — ***G. Quincke***, *Ueber die Klärung trüber Lösungen usw. Ann. d. Physik Bd.* **7** *bis* **10** *der vierten Folge 1902f.* — ***Derselbe***, *Ueber Kristalle. Verh. d. physik. Gesellschaft Bd.* **5**, *1903.* — ***St. Leduc***, *Théorie physico-chimique de la vie et générations spontanées. Paris 1910.* — ***Derselbe***, *La Biologie synthétique. Paris 1912.*

E. Teichmann.

V.

Valenzlehre.

Einleitung. I. Lehre von den Valenzzahlen. A. Allgemeines. B. Lehre von den konstanten Valenzzahlen. C. Lehre von der wechselnden Wertigkeit. 1. Einleitung. 2. Einfluß verschiedener Faktoren auf die Wertigkeit. a) Einfluß der Natur der sich verbindenden Elementaratome. b) Einfluß der Entstehungsbedingungen. c) Einfluß von Temperatur, Druck usw. D. Zahlenwerte der Wertigkeit. E. Abhängigkeit der maximalen Valenzzahl von der Stellung der Elemente im periodischen System. F. Die Koordinationszahl. 1. Theoretische Grundlagen. 2. Zahlenwerte der maximalen Koordinationszahl. 3. Ueber die Nebenvalenzzahl. a) Allgemeines. b) Inogene Nebenvalenzzahl. II. Lehre von den Valenzeinheiten. A. Die Valenzeinheit als gerichtete Valenzeinzelkraft. B. Gründe gegen die Annahme von gerichteten Valenzeinzelkräften. C. Die Valenzeinheit als eine Summe von Affinität. D. Die Nebenvalenzeinheit. E. Neuere Hypothesen über das Verhältnis der Valenzeinheiten zueinander. III. Elektrovalenz und Elektroaffinität. IV. Lehre von den Atombindungen. A. Hauptvalenzbindungen. 1. Einfache Bindungen. 2. Inogene Bindungen. 3. Lückenbindungen. a) Einfache Lückenbindungen (Doppelbindungen). b) Doppellückenbindungen (Dreifache Bindungen). c) Konjugierte Doppelbindungen. d) Zentrische Bindungen. B. Nebenvalenzbindungen. V. Räumlicher Bau der Moleküle als Folge der Affinitätsabsättigung.

Einleitung. Als Valenzlehre bezeichnet man die Zusammenfassung der Zahlenverhältnisse, nach denen sich die Elementaratome miteinander verbinden, und der Vorstellungen, welche entwickelt worden sind, um diese Zahlenverhältnisse zu erklären. Die Valenzlehre befaßt sich deshalb auch mit der Frage nach der Natur der bei der Vereinigung der Atome zu Molekülen sich betätigenden Anziehungswirkungen, welche den Zusammenhalt der Atome in den Molekülen oder nähere Beziehungen zwischen gewissen, zum gleichen Molekül gehörigen Atomen bedingen. Die Umschreibung dieser Anziehungswirkungen ist ein ausgedehntes Gebiet, das mit hypothetischen Vorstellungen so überreichlich ausgestattet ist, daß ein Ueberblick fast unmöglich erscheint.

Unter Valenz verstand man ursprünglich den Zahlenbegriff, der angeben sollte, wieviel Atome anderer Elemente sich mit einem Atom eines bestimmten Elementes verbinden können, und wurde deshalb auch Atomigkeit, gleichbedeutend mit Verbindungswert, genannt. Heute bezeichnet man diesen Zahlenbegriff besser als Wertigkeit, weil die Ausdrücke Valenz und Valenzen jetzt auch allgemein für die hypothetischen Einheiten des Zahlenbegriffes verwendet werden. Wir werden, um Verwechselungen möglichst zu vermeiden, im folgenden scharf zwischen Valenz und Wertigkeit unterscheiden und den Zahlenbegriff als Wertigkeit oder Valenzzahl bezeichnen, den Begriff „Valenz“ dagegen im Sinne von Valenzeinheit verwenden. Um in unseren Darlegungen Unklarheiten möglichst zu vermeiden, werden wir zunächst den Begriff der Wertigkeit (Valenzzahl) behandeln und daran anschließend den Begriff der Valenzeinheit.

I. Lehre von den Valenzzahlen.

A. Allgemeines.

Es ist ohne weiteres verständlich, daß sich die Vorstellungen über den Verbindungswert der Elementaratome eng an die aus den experimentellen Untersuchungen abgeleiteten Strukturformeln, welche die im Verhalten der Verbindungen sich widerspiegelnden gegenseitigen Abhängigkeiten der Atome in den Molekülen bildlich zum Ausdruck bringen sollen, anschließen. Wenn wir somit den Wasserstoffverbindungen einiger Elemente, z. B. den folgenden: ClH, OH_2, NH_3, CH_4, auf Grund ihres chemischen Verhaltens beistehende Konstitutionsformeln zuweisen:

$$Cl-H;\quad O\genfrac{}{}{0pt}{}{H}{H};\quad N\begin{matrix}H\\H\\H\end{matrix};\quad C<\begin{matrix}H\\H\\H\\H\end{matrix}$$

so können wir daraus folgendes ableiten.

Der Wasserstoff ist in allen diesen Verbindungen immer nur an ein fremdes Atom gekettet und hat somit den Bindungswert 1. Wir bezeichnen ihn deshalb als einwertig. Setzen wir diesen Bindungswert des Wasserstoffatoms als Einheit fest, so werden wir das Chlor als ein-, den Sauerstoff als zwei-, den Stickstoff als drei- und den Kohlenstoff als vierwertig bezeichnen. Auch dann, wenn der Sauerstoff nur an ein anderes Elementaratom gekettet ist, faßt man ihn, auf Grund seiner Gleichwertigkeit mit zwei Wasserstoffatomen, als zweiwertig auf. Die Lehre von den Valenzzahlen stellt somit den theoretischen Inhalt der Strukturformeln in bezug auf die Bindungswerte der Elemente dar und bezweckt, durch diese Zusammenfassung eine sichere Grundlage für die Ableitung der Strukturformeln der chemischen Stoffe zu schaffen.

Nach den soeben gepflogenen Betrachtungen ist es verständlich, daß jeder durchgreifende Fortschritt in der Erkenntnis des Baues der Moleküle eine Weiterentwickelung der Lehre von den Valenzzahlen der Elemente zur Folge haben mußte. Wir können dementsprechend folgende Perioden der Entwickelung der Wertigkeitslehre unterscheiden:

1. Lehre von den konstanten Valenzzahlen.
2. Lehre von den welchselnden Valenzzahlen.
3. Lehre von der Koordinationszahl.

B. Lehre von den konstanten Valenzzahlen.

Die Lehre von den konstanten Valenzzahlen hat die Resultate zusammengefaßt, welche in bezug auf die Verbindungsfähigkeit der Elementaratome aus der Erkenntnis der Existenz mehrsäuriger Basen und mehrbasischer Säuren, aus der Typentheorie und aus den von E. Frankland entwickelten Vorstellungen vom Molekülbau der chemischen Verbindungen abgeleitet werden konnten. Die Lehre von den konstanten Valenzzahlen betrachtete die Wertigkeit als eine durch einen unveränderlichen Zahlenwert charakterisierte und den Elementaratomen als solchen zukommende Eigenschaft. Dies hat Kekulé in folgender Weise klar ausgesprochen: Die Atomigkeit ist eine Modifikation der Theorie von Dalton, um zu erklären, was diese nicht erklärt, nämlich, warum die Atome der verschiedenen Elemente sich in gewissen Verhältnissen lieber verbinden als in anderen. Die Atomizität ist also eine fundamentale Eigenschaft des Atoms, welche ebenso konstant und unveränderlich ist als das Atomgewicht selbst. Es hieße sich des Wortes in durchaus abweichendem Sinne von dem bedienen, welchen ich ihm beilegte, als ich es vorschlug, wenn man annehmen wollte, daß diese Atomizität variabel sei und ein und derselbe Körper bald mit der einen, bald mit der anderen Atomizität funktionieren könne.

Die großen Erfolge, welche die Hypothese von der konstanten Wertigkeit besonders auf organischem Gebiete erzielt hat, lassen es erklärlich erscheinen, daß sie auch heute noch, besonders unter den organischen Chemikern, eifrige Verteidiger findet. Es kann aber nicht bezweifelt werden, daß dies nur unter Vernachlässigung zahlreicher, ihr widersprechender Tatsachen möglich ist. Auf das Bestreben, der Wertigkeitslehre den in der Lehre von den konstanten Valenzzahlen zum Ausdruck gebrachten und an sich gewiß bestechenden Gesichtspunkt der Einheitlichkeit zu retten, sind alle Hypothesen zurückzuführen, welche annehmen, daß die Maximalvalenzzahlen immer konstant seien, daß sich aber häufig nicht alle diesen Maximalvalenzzahlen entsprechenden Kräftewirkungen betätigen, so daß die Elemente niedrigere Valenzzahlen vortäuschen. Allen diesen Vorstellungen liegt die zuerst von Erlenmeyer entwickelte Annahme, daß jedem Element ein bestimmtes, unveränderliches, maximales Sättigungsvermögen zukomme, in mehr oder weniger veränderter Form zugrunde, so z. B. denjenigen von F. W. Hinrichsen, R. Abegg usw. Gleichzeitig wird angenommen, daß das Maximalsättigungsvermögen zwar konstant, aber bei verschiedenen Elementen verschieden sei; R. Abegg nimmt sogar an, daß es bei allen Elementen gleich sei. Vom maximalen Sättigungswert wird als neuer Begriff derjenige des Substitutionswertes abgetrennt, welcher den von äußeren Faktoren abhängigen Wertigkeitszustand angeben soll.

Damit ist aber nichts gewonnen, denn Theorien haben den Zweck, Tatsachen zusammenzufassen, und dazu eignen sich diese Vorstellungen nicht. Man hat deshalb heute den Standpunkt der Lehre von der konstanten Wertigkeit ziemlich allgemein verlassen.

C. Lehre von der wechselnden Wertigkeit.

1. Einleitung. Der Wandel in den Anschauungen, der sich beim Uebergang von der Lehre von der konstanten zur Lehre von der wechselnden Wertigkeit vollzogen hat, läßt sich dahin definieren, daß man die Annahme, die maximalen Wertigkeitszahlen

seien eine den Atomen als solchen zukommende Eigenschaft, aufgegeben hat und nun annimmt, daß auch die maximale Wertigkeit erst durch die Wechselbeziehungen der sich verbindenden verschiedenartigen Atome herausgebildet und deshalb in erster Linie von der Natur der sich verbindenden Atome bestimmt wird. Da die Affinitätswirkungen zwischen den Elementaratomen mit den äußeren Bedingungen wechseln, unter denen sie erfolgen, so muß erwartet werden, daß auch die Zahlenverhältnisse, nach denen sich die Atome miteinander verbinden, dem Einfluß dieser äußeren Bedingungen unterworfen sein werden.

Den maximalen Valenzzahlen kommt von diesem Standpunkte aus keine prinzipielle Ausnahmestellung mehr zu, sondern sie repräsentieren nur diejenigen Verbindungswertigkeiten der Elementaratome, welche unter den für die Entstehung hochatomarer Verbindungen günstigsten Versuchsbedingungen nachgewiesen werden können. Daran ändert auch die Tatsache nichts, daß das maximale Verbindungsvermögen der Atome gewisse gesetzmäßige Regelmäßigkeiten zeigt, weil diese maximale Wertigkeit für verschiedenartige Elementaratome verschiedene Zahlenwerte aufweist. Zur Charakterisierung des Wechsels, dem die Valenzzahlen der Elemente unterworfen sind, möge im folgenden zunächst der Einfluß besprochen werden, den die einzelnen Faktoren auf die Zahlenwerte des Sättigungsvermögens ausüben.

2. Einfluß verschiedener Faktoren auf die Wertigkeit. 2a) Einfluß der Natur der sich verbindenden Elementaratome. Der Einfluß der Natur der Elementaratome auf die Wertigkeit tritt am klarsten in den maximalen Wertigkeiten, welche ein Elementaratom für verschiedenartige andere Elementaratome zeigt, zutage. Dies ergibt sich z. B. aus einem Vergleich der Zusammensetzung der Wasserstoff- und Sauerstoffverbindungen. Während Kohlenstoff z. B. sowohl für Wasserstoff als auch für Sauerstoff vierwertig wirkt, zeigen folgende Elemente ganz verschiedene maximale Wertigkeiten für diese Elemente:

$$\overset{\text{III}}{P}H_3, \quad \overset{\text{II}}{S}H_2, \quad Cl\overset{\text{I}}{H},$$

$$\overset{\text{V}}{P_2}O_5, \quad \overset{\text{VI}}{S}O_3, \quad \overset{\text{VII}}{Cl_2}O_7.$$

Gegenüber Sauerstoff und Chlor zeigen die Elemente ebenfalls nicht die gleichen maximalen Wertigkeiten, wie aus folgenden Beispielen ersichtlich ist:

$$\overset{\text{VI}}{Cr}O_3, \quad \overset{\text{VI}}{Mn}O_3, \quad \overset{\text{VI}}{Fe}O_3,$$

$$\overset{\text{III}}{Cr}Cl_3, \quad \overset{\text{IV}}{Mn}Cl_4, \quad \overset{\text{III}}{Fe}Cl_3.$$

Es würde zu weit führen, die Beispiele vermehren zu wollen. Es wäre dies übrigens auch darum zwecklos, weil eine erschöpfende Behandlung bei der Mannigfaltigkeit der Verhältnisse doch nicht durchgeführt werden könnte und die im obigen zusammengestellten Beispiele zur Orientierung über die tatsächlichen Verhältnisse vollkommen genügen.

2b) Einfluß der Entstehungsbedingungen. Je nach den Mengenverhältnissen der Elemente bei der Bildung der Verbindungen und den Bedingungen, unter denen diese entstehen, können sich Verbindungen bilden, die ganz verschiedenen Wertigkeiten desselben Elementes entsprechen. Beispiele hierfür sind:

$$FeCl_2, \quad SnCl_2, \quad InCl$$
$$FeCl_3, \quad SnCl_4, \quad InCl_2$$
$$InCl_3, \text{ usw.}$$

Man glaubte früher die von den niedrigeren Valenzstufen sich ableitenden Verbindungen, auf Grund der Annahme daß die ungesättigten Elementaratome miteinander verbunden seien, von der gleichen Wertigkeitsstufe wie die höheren Verbindungen ableiten zu können. Durch Molekulargewichtsbestimmungen der betreffenden Verbindungen in Lösung ist aber gezeigt worden, daß sie ebenso monomolekular sind wie die den höheren Wertigkeitsstufen entsprechenden, so daß für die Erklärung der Existenz niedrigerer Verbindungsstufen keine andere Möglichkeit in Betracht kommen kann, als die, daß die betreffenden Elemente gegenüber anderen verschiedene Wertigkeitsstufen äußern können.

2c) Einfluß von Temperatur, Druck usw. Man beobachtet sehr häufig, daß die Wertigkeit insofern eine Funktion der Temperatur ist, als hohe Temperaturen der Bildung von Verbindungen, die hohen Wertigkeitsstufen entsprechen, nicht günstig sind. Dies äußert sich auch darin, daß bei hoher Temperatur die den höheren Wertigkeitsstufen entsprechenden Verbindungen zerfallen und in solche von niederen Wertigkeitsstufen übergehen. Als bekanntes Beispiel dieser Art ist Phosphorpentachlorid zu nennen, welches bei höherer Temperatur in Phosphortrichlorid und Chlor zerfällt. Es stellt sich dabei, wenn die Reaktion in geschlossenem Gefäße erfolgt, ein Gleichgewichtszustand zwischen der nicht zerlegten Verbindung und ihren Zersetzungsprodukten ein, z. B.

$$PCl_5 \rightleftarrows PCl_3 + Cl_2,$$

so daß die Partialdrucke der Dissoziationsprodukte für die Temperatur des Valenzwechsels von maßgebender Bedeutung

werden. Solche Fälle zeigen deutlich, daß die Wertigkeit auch von den äußeren Bedingungen, unter denen sich die Verbindungen befinden, abhängig ist.

D. Zahlenwerte der Wertigkeit.

Man war früher geneigt, anzunehmen, daß in bezug auf den Wechsel der Wertigkeit insofern eine Regelmäßigkeit besteht, als sich die Zahlenwerte der Wertigkeit immer um zwei und nicht um eine Einheit unterscheiden. Diese Annahme ist durch die neueren Forschungen als irrtümlich erwiesen worden. Es ist nicht mehr zu bezweifeln, daß man in der Regel Verbindungen von allen zwischen der Maximal- und Minimalvalenzzahl stehenden Valenzstufen darstellen kann. In der Tat kennt man bei einer ganzen Reihe von Elementen Verbindungen, welche zeigen, daß die betreffenden Elemente eine fast ununterbrochene Reihe von Wertigkeiten zeigen können. Als Beispiele können die folgenden erwähnt werden:

CrX_2; CrX_3; CrX_5; CrX_6;
MnX_2; MnX_3; MnX_4; MnX_5; MnX_6.
PtX_2; PtX_3; PtX_4;
SbX_3; SbX_4; SbX_5.

Auf eine auf den ersten Blick überraschende Eigentümlichkeit ist noch aufmerksam zu machen. Man beobachtet nämlich häufig, daß gewisse mittlere Wertigkeitsstufen recht wenig beständig sind, so daß die von ihnen derivierenden Verbindungen leicht in Derivate der höheren und der niedrigeren Valenzstufen zerfallen. Dies ist z. B. beim dreiwertigen Platin, beim vierwertigen Antimon usw. der Fall.

Aehnliche Erscheinungen konstatiert man jedoch in anderer Form fast allgemein, wenn die Möglichkeit zur Bildung beständiger Verbindungen, die im Verhältnis von niedrigeren und höheren Verbindungstypen zueinander stehen, gegeben ist. Erscheinungen dieser Art sind z. B. die intermolekularen Sauerstoffverschiebungen, welche bei der Umwandlung von Aldehyden in Alkohole und Säuren erfolgen, ferner diejenigen beim Uebergang eines Gemisches von Jodo- und Jodosoverbindungen in Jodoniumjodate, bei der Bildung von Phenyldiazoniumnitrat aus Nitrosobenzols und Stickstoffoxyd, bei der Umwandlung von phosphoriger und unterphosphoriger Säure in Phosphorsäure und Phosphorwasserstoff usw. Die Unbeständigkeit der mittleren Wertigkeitsstufen gewisser Elemente ist somit nichts anderes als ein Spezialfall einer viel allgemeineren Erscheinung und verliert damit ihre scheinbare Ausnahmestellung.

E. Abhängigkeit der maximalen Valenzzahl von der Stellung der Elemente im periodischen System.

Daß die maximalen Wertigkeiten der Elemente in Beziehung zur Stellung der Elemente im periodischen System stehen, ist eine bekannte Tatsache. Auffallend ist z. B. die Regelmäßigkeit, mit der die Wertigkeit für Wasserstoff in den kleinen Perioden ab- und zunimmt:

LiH, BeH_2, BH_3, CH_4, NH_3, OH_2, FlH; ferner das konstante Wachsen der Wertigkeit für Sauerstoff in den kleinen Perioden; z. B. Na_2O, MgO, Al_2O_3, SiO_2, P_2O_5, SO_3, Cl_2O_7.

In den großen Perioden beobachtet man ein zweimaliges Ansteigen und ein einmaliges Fallen der Valenzzahlen, so z. B. für Sauerstoff in der Kaliumperiode: K_2O, CaO, Sc_2O_3, TiO_2, V_2O_5, CrO_3, Mn_2O_7, FeO_3, CoO_2, NiO, CuO, ZnO, Ga_2O_3, GeO_2, As_2O_5, SeO_3, ?, und ganz ähnliche Erscheinungen lassen sich in bezug auf die Abhängigkeit der maximalen Wertigkeit für andere Elemente feststellen. Es liegt auf der Hand, daß diese, bestimmten Gesetzen unterworfenen Aenderungen in den Wertigkeitszahlen auf gewisse Ursachen zurückgeführt werden müssen. Es erscheint aber vor der Hand noch fraglich, ob man in bezug auf diese Ursachen schon jetzt bestimmte Vorstellungen entwickeln kann.

F. Die Koordinationszahl.

1. Theoretische Grundlagen. Bei den bis jetzt durchgeführten Betrachtungen haben wir die Frage umgangen, ob sich die auf ihre Wertigkeit untersuchten Elementaratome nicht auch noch durch Betätigung anderer Affinitätswirkungen am Aufbau der Moleküle beteiligen können. Diese Frage ist dahin zu beantworten, daß dies in der Tat der Fall ist und daß die betreffenden Atome, selbst in den Verbindungen, in denen sie mit ihren maximalen Wertigkeiten wirken, affinitätschemisch noch nicht vollständig abgesättigt sind, vielmehr recht beträchtliche Affinitätsbeträge zur Kettung weiterer Radikale zur Verfügung haben. Daß dies auch zutrifft, wenn sich die betreffenden Elementaratome nicht mit ihren maximalen Valenzzahlen betätigen, ist ohne weiteres verständlich. Zu der soeben entwickelten Annahme von der Existenz von Verbindungen, in denen die Elementaratome mit mehr Atomen in direkter Bindung stehen, als ihrer Valenzzahl resp. maximalen Valenzzahl entspricht, ist man auf Grund der neueren Untersuchungen über die Konstitution der früher als Molekülverbindungen zusammengefaßten Stoffe gelangt. Es hat

sich gezeigt, daß die Zentralatome dieser Molekülverbindungen außer den ihrer Valenzzahl entsprechenden Gruppen noch eine gewisse Anzahl von Molekülkomponenten durch bestimmte Atombindungen ketten. Je nach der Natur der Zentralatome und der Natur der sich addierenden Moleküle ist die Anzahl der letzteren verschieden. Aber es besteht insofern eine Gesetzmäßigkeit, als die maximale Anzahl der Gruppen, welche mit den zentralen Atomen in direkter Bindung stehen können, bei sehr vielen Elementen gleich ist. Diesen maximalen Bindungswert, der somit angibt, mit wieviel Atomen und Atomgruppen ein Elementaratom im Maximum in direkter Bindung stehen kann, bezeichnet man als maximale Koordinationszahl. Neben den Verbindungen, deren Konstitution dieser maximalen Koordinationszahl genügt, gibt es viele, bei denen dies nicht der Fall ist. Man muß deshalb zwischen koordinativ-gesättigten und koordinativ-ungesättigten Atomen unterscheiden.

Der Vergleich der gewöhnlichen Valenzverbindungen und der Koordinationsverbindungen lehrt, daß in bezug auf ihre Bildungsweise kein Unterschied besteht, in bezug auf die möglichen Grenztypen dagegen ein Unterschied insofern vorhanden ist, als die Koordinationsverbindungen im Typus ihrer Grenzverbindungen übereinstimmen, während dies bei den gewöhnlichen Valenzverbindungen nicht der Fall ist.

2. Zahlenwerte der maximalen Koordinationszahl. In bezug auf die maximale Koordinationszahl kann man die Elementaratome in drei Gruppen einteilen, nämlich a) Atome mit der Koordinationszahl vier, b) Atome mit der Koordinationszahl sechs, c) Atome mit der Koordinationszahl acht.

Zu der ersten Gruppe gehören Kohlenstoff, Bor und Stickstoff, also Elemente mit kleinen Atomvolumen. Daß die maximale Koordinationszahl des Kohlenstoffs gleich vier ist, ergibt sich aus der durch die Konstitution der organischen Verbindungen ohne Ausnahme bestätigten Tatsache, daß ein Kohlenstoffatom nie mit mehr als vier anderen Atomen in direkter Bindung steht. Da die Valenzzahl des Kohlenstoffatoms ebenfalls gleich vier ist, so sind die Zahlenwerte der Koordinationszahl und der Valenzzahl von Kohlenstoff gleich. Verbindungen, in denen das Kohlenstoffatom mit vier einwertigen Gruppen verbunden ist, sind somit koordinativ gesättigt. Dementsprechend haben die Koordinationsverbindungen in der organischen Chemie nicht die Bedeutung, die ihnen in der anorganischen Chemie zukommt. Wenn in der organischen Chemie Koordinationsverbindungen in Erscheinung treten, so erfolgt dies bei Verbindungen, in denen infolge von Lückenbindungen (doppelte und dreifache Bindungen) die maximale Koordinationszahl des Kohlenstoffatoms nicht erfüllt ist, oder aber bei Verbindungen, welche fremde, koordinativ ungesättigte Elementaratome im Molekül enthalten. Es ist deshalb auch ganz begreiflich, daß die Unterscheidung zwischen Valenzzahl und Koordinationszahl nicht auf dem Gebiete der organischen, sondern auf demjenigen der anorganischen Chemie erfolgt ist.

Wie das Kohlenstoffatom, so zeigt auch das Stickstoffatom die Koordinationszahl vier. Da aber die Valenzzahl des Stickstoffatoms gegenüber Wasserstoff und Kohlenstoff gleich drei ist, so muß am Stickstoffatom, wenn es mit drei einwertigen Gruppen verbunden ist, eine Koordinationsstelle unbesetzt bleiben. Ammoniak und Amine sind somit koordinativ ungesättigte Verbindungen. Wird die vierte Koordinationsstelle durch eine neu hinzutretende Komponente besetzt, so entstehen Additionsprodukte, welche je nach der Natur der Verbindungen, an die sich Ammoniak, resp. Amine angelagert haben, recht verschieden sind. Die wichtigsten sind die einfachen und die substituierten Ammoniumsalze, die Metallammoniaksalze usw.

$$H_3N.HX; \quad R_3N.HX; \quad H_3N.MeX_n; \text{ usw.}$$

Auch Bor zeigt die Koordinationszahl vier, während seine Valenzzahl gleich drei ist. Wird die vierte Koordinationsstelle des Bors besetzt, so entstehen auch hier Verbindungen, die in ihrem Molekülbau durch die direkte Kettung von vier Atomen an das Boratom charakterisiert sind, wie z. B. in $R_3B.NH_3$; $(C_nH_{2n+1})_3B.O^K_H$; $Fl_3B.FlH$.

Aus den gegebenen Entwickelungen ist ersichtlich, in welcher Weise die auffallende Erscheinung, daß die Grenztypen der Kohlenstoff-, Stickstoff- und Borverbindungen durch Komplexe von der allgemeinen Formel (MR_4) charakterisiert sind, auf dem Boden der Koordinationslehre eine einfache und zweckentsprechende Erklärung findet.

Es ist nicht ausgeschlossen, daß die maximale Koordinationzahl gewisser Elementaratome auch von der Natur der mit ihnen in direkter Bindung stehenden Elementaratome abhängig ist. Es ist aber zu bemerken, daß die experimentellen Tatsachen, welche in diesem Sinne gedeutet werden könnten, ganz vereinzelt und noch nicht genügend sichergestellt sind, als daß man schon jetzt darauf Rücksicht nehmen könnte.

Am häufigsten tritt bei den Elementaratomen die maximale Koordinationszahl sechs auf, welche deshalb in der anorganischen Chemie eine immer mehr in den

Vordergrund tretende Bedeutung gewinnt. Auf die vorherrschende Koordinationszahl sechs ist in erster Linie die Tatsache zurückzuführen, daß bei einer großen Anzahl von sogenannten Komplexsalzen die Grenztypen der sie charakterisierenden Radikale der allgemeinen Formel MX_6 entsprechen. Dies findet z. B. durch Verbindungen der folgenden Art eine reiche Bestätigung.

$[PtCl_6]R_2$; $[Fe(CN)_6]R_3$; $[Fe(CN)_6]R_4$; $[Co(NH_3)_6]X_3$, $[AlFl_6]Na_3$; usw.

Elementaratome, welche die Koordinationszahl acht haben, sind jedenfalls sehr selten; vielleicht ist dies bei den Erdalkalimetallen, beim Thor usw. der Fall. Es ist auch möglich, daß in der Verbindung $[Mo(CN)_8]R_4$ das Molybdänatom die Koordinationszahl acht hat.

3. **Ueber die Nebenvalenzzahl.** 3a) Allgemeines. Bei der Bildung der Koordinationsverbindungen addiert sich die neue Komponente in der Weise, daß durch gegenseitige Absättigung ungesättigter Affinitätsbeträge des Zentralatoms und eines Atoms der neuen Komponente eine neue Atombindung entsteht. Die Affinitätsbeträge, welche die neuen Bindungen erzeugen, werden zum Unterschied von den Affinitätsbeträgen, welche sich bei den gewöhnlichen Atombindungen betätigen und als Hauptvalenzen bezeichnet werden, Nebenvalenzen genannt. Auf den Unterschied zwischen Haupt- und Nebenvalenzen werden wir später noch zu sprechen kommen. Hier interessiert uns nur die Frage, wieviele solcher Nebenvalenzen an den Elementaratomen auftreten können, d. h. die Nebenvalenzzahl. In erster Linie ist hervorzuheben, daß die Nebenvalenzzahl, genau wie die Koordinationszahl, wechselnd ist. Im Maximum kann in der ersten Sphäre nur die der Koordinationszahl entsprechende Zahl von Nebenvalenzen zur Wirkung kommen, so daß die maximale Koordinationszahl auch die Grenze der in erster Sphäre sich betätigenden Nebenvalenzen angiebt. Es ist aber noch hervorzuheben, daß die Zentralatome möglicherweise auch in der zweiten Sphäre noch Nebenvalenzen betätigen können. Ueber die maximale Zahl der Nebenvalenzen, welche bis in die zweite Sphäre wirken können, sind wir aber vor der Hand noch gar nicht orientiert, und es wird deshalb erst auf Grund neuer, eingehender Untersuchungen möglich sein, über die Frage nach dem absoluten Grenzwert der Nebenvalenzzahl bestimmte Anhaltspunkte zu gewinnen.

3b) Ionogene Nebenvalenzzahl. Bei der Bildung der Koordinationsverbindungen müssen zwei Stadien unterschieden werden. In der ersten Phase der Verbindungsreaktion entstehen sogenannte Anlagerungsverbindungen, und erst nachdem eine bestimmte Anzahl Moleküle der sich addierenden Verbindung angelagert sind, bilden sich Einlagerungsverbindungen. Es erscheint deshalb wichtig, in jedem einzelnen Falle festzustellen, wie viele Moleküle angelagert werden müssen, bis die Bildung von Einlagerungsverbindungen in Erscheinung tritt. Die Zahl, welche angibt, in welchem Stadium der Bildung der Verbindung höherer Ordnung die Einlagerungsverbindung entsteht, nennt man ionogene Nebenvalenzzahl.

Häufig bildet sich die Einlagerungsverbindung erst dann, wenn sämtliche Koordinationsstellen des Zentralatoms der Komplexverbindung besetzt sind. Dies ist z. B. der Fall bei der Anlagerung von Ammoniak an Kobaltisalze, Platesalze usw. In den Verbindungen:

$$Co{}^{(NO_2)_3}_{(NH_3)_3} \quad \text{und} \quad Pt{}^{Cl_4}_{(NH_3)_2},$$

sind z. B. sämtliche Koordinationsstellen besetzt und bei weiterer Addition von Ammoniak treten nun Einlagerungsverbindungen auf:

$$\left[Co{}^{(NO_2)_2}_{(NH_3)_4}\right]NO_2 \quad \text{und} \quad \left[Pt{}^{Cl_3}_{(NH_3)_3}\right]Cl.$$

Man beobachtet aber auch, daß der Prozeß der Bildung der Einlagerungsverbindungen schon vor Besetzung sämtlicher Koordinationsstellen eintritt. Dies ist z. B. bei einer ganzen Reihe von Verbindungen zweiwertiger Metalle der Fall. Bei den Verbindungen des zweiwertigen Platins bildet sich z. B. zunächst:

$$\begin{matrix} X \\ X \end{matrix}\!\!>Pt<\!\!\begin{matrix} NH_3 \\ NH_3 \end{matrix},$$

und bei weiterer Anlagerung entsteht die Einlagerungsverbindung:

$$\left[Pt{}^{X}_{(NH_3)_3}\right]X,$$

trotzdem die Koordinationszahl des zweiwertigen Platins mehr als vier beträgt. Hieraus ergibt sich, daß die ionogene Nebenvalenzzahl durch verschiedenartige Faktoren bestimmt sein kann. In gewissen Fällen wird sie dadurch bestimmt, daß sämtliche Koordinationsstellen am Zentralatom besetzt sind und deshalb eine weitere Anlagerung von Komponenten in der ersten Sphäre nur unter Austritt einer in dieser Sphäre geketteten Gruppe möglich ist. In anderen Fällen ist die Koordinationszahl des zentralen Atoms noch nicht erfüllt und die ionogene Nebenvalenzzahl dadurch bedingt, daß das Zentralatom nicht genügend Affinität besitzt, um sämtliche mit ihm verbundenen Gruppen in erster Sphäre zu ketten.

II. Lehre von den Valenzeinheiten.

A. Die Valenzeinheit als gerichtete Valenzeinzelkraft.

Die im vorhergehenden umschriebenen Zahlenbegriffe sind insofern noch unvollständig charakterisiert, als die Frage noch nicht beantwortet ist, was durch die verschiedenen Zahlenbegriffe gezählt wird. Die nächstliegende Annahme ist die, daß Valenzzahl, Koordinationszahl und Nebenvalenzzahl angeben, wie viele zur Verkettung zweier Atome geeignete Affinitätswirkungen an den Atomen tätig sein können, was in der Tat auch allgemein angenommen wird. Aber über die Frage, welche Vorstellungen man sich von diesen Affinitätswirkungen machen soll, gehen die Ansichten weit auseinander. Wir wollen die Frage zunächst in bezug auf diejenigen Affinitätswirkungen (Valenzeinheiten), welche durch die gewöhnlichen Valenzzahlen gezählt werden, diskutieren. Auf Grund der Lehre von den konstanten Valenzzahlen und auf Grund der schon frühzeitig auf dem Gebiete der organischen Chemie entwickelten stereochemischen Vorstellungen ist die Annahme, daß die Valenzeinheiten bestimmte, an den Atomen vorgebildete Einzelkräfte sind, als die nächstliegende Erklärung für die Valenzerscheinungen zu bezeichnen. Diese Hypothese hat in der Tat viele Anhänger gefunden und hat zum größten Teil den zähen Widerstand verursacht, welcher dem Uebergang von der Lehre von den konstanten Valenzzahlen zur Lehre von den wechselnden Valenzzahlen entgegengestellt wurde.

Die Hypothese, daß die Valenzeinheiten konstante Affinitätseinzelkräfte sind, führt zu verschiedenen, voneinander ganz unabhängigen Fragestellungen. Es wirft sich z. B. zunächst die Frage auf, ob sämtliche Hauptvalenzeinheiten eines Elementaratoms gleichwertig sind. Diese Frage ist für den Kohlenstoff durch eingehende Untersuchungen der Methanderivate sehr sorgfältig geprüft worden, und es hat sich dabei ergeben, daß in der Tat Gleichwertigkeit besteht. Neben diesem direkten Beweis haben wir aber noch den indirekten, der sich aus der Tatsache ergibt, daß isomere Verbindungen, deren Isomerie auf die Bindung bestimmter Gruppen an verschiedenartige Hauptvalenzeinheiten zurückzuführen ist, in der organischen Chemie, trotz des überreichen experimentellen Materials, niemals beobachtet worden sind. Für andere Elementaratome ist aber die Möglichkeit der Ungleichwertigkeit der verschiedenen Valenzeinheiten nicht ausgeschlossen, und diese Ungleichwertigkeit könnte z. B. eine Folge davon sein, daß die Stellen der Oberflächen der Atome, von denen aus die Valenzeinzelkräfte sich betätigen, verschieden weit vom Zentrum des Atoms entfernt sind. Schon van 't Hoff hat auf diese Möglichkeit der Erklärung der verschiedenen Haftintensität der an ein Elementaratom geketteten Atome und Atomgruppen hingewiesen. Eine zweite Frage, deren Beantwortung durch die Hypothese der Valenzeinzelkräfte verlangt wird, ist die nach der räumlichen Wirkungsrichtung der Einzelkräfte. Beim Kohlenstoff ist diese Frage durch die Theorie von van 't Hoff, nach der die vier Valenzen des Kohlenstoffs nach den Ecken eines regulären Tetraeders wirken, beantwortet worden (vgl. den Artikel „Organische Chemie“.

B. Gründe gegen die Annahme von gerichteten Valenzeinzelkräften.

Es ist nicht zu bezweifeln, daß die Annahme, das Kohlenstoffatom sei mit vier nach den Ecken eines Tetraeders wirkenden Einzelkräften ausgestattet, große Erfolge erzielt hat. Aber die allgemeine Anwendbarkeit dieser Auffassung scheitert an denjenigen Voraussetzungen, welche der Hypothese zunächst den größten Vorteil gebracht haben, nämlich an den in zu starrer Form ausgebildeten Vorstellungen, die eine zweckentsprechende Interpretation neu entdeckter Tatsachen nicht mehr gestatten, wie im folgenden näher ausgeführt werden soll. Daß übrigens schon zur Zeit der Aufstellung der Hypothese von van 't Hoff die Annahme von gerichteten Valenzeinzelkräften nicht unbedingt notwendig war, ergibt sich aus der zur Erklärung der tetraedrischen Anordnung der vier an das Kohlenstoffatom geketteten Gruppen von A. Le Bel entwickelten Vorstellung, welche keine gerichteten Einzelvalenzen gebraucht.

Auf Grund der Lehre von der tetraedrischen Anordnung der vier Valenzen des Kohlenstoffatoms sind hauptsächlich drei Gruppen von Erscheinungen einheitlich zusammengefaßt worden, nämlich 1. die Existenz und das Verhalten der Spiegelbildisomeren. 2. Die bei den Aethylenverbindungen auftretenden Erscheinungen der sogenannten geometrischen Isomerie. 3. Das spezielle Verhalten der Kohlenstoffverbindungen mit zyklischer Konstitution und die Ursache des Auftretens von cis-trans-Isomerie bei zyklisch gebauten Verbindungen. Es hat sich dabei gezeigt, daß die statischen Verhältnisse des Molekülbaues der in Betracht gezogenen Verbindungen durch die van 't Hoffsche Theorie in bester Weise wiedergegeben werden. Wenn es sich aber um die Gewinnung bestimmter Vorstellungen über den Verlauf chemischer Reaktionen bei diesen Verbindungen handelt, so versagt die Theorie in den meisten Fällen, oder sie gebraucht

so vielartige Hilfshypothesen, daß das Ergebnis unmöglich befriedigen kann. Dies trifft z. B. für die Erklärung der bei der Racemisierung optisch-aktiver Verbindungen erfolgenden Vorgänge und für die Erklärung der als Waldensche Umkehrungen zusammengefaßten Erscheinungen der Umwandlung entgegengesetzt asymmetrisch gebauter Moleküle ineinander zu. Das gleiche ist der Fall für die Erklärung der Umlagerungserscheinungen bei geometrisch-isomeren Aethylenverbindungen und bei cis-trans-Isomeren. In allen Fällen, in denen es sich darum handelt, für den Verlauf von Bindungsverschiebungen und Bindungswechsel bestimmte Vorstellungen zu gewinnen, erweist sich somit die Lehre von der Valenzeinheit als gerichteter Einzelkraft als nicht ausreichend. Die Verhältnisse liegen also so, daß die Lehre von van't Hoff zwar den Erscheinungen der Statik der Moleküle Rechnung trägt, nicht aber denjenigen der Dynamik. Diese Feststellung ist so wichtig, daß im folgenden noch kurz die Erscheinungsgruppen beleuchtet werden müssen, welche gegen die Annahme von gesonderten, gerichteten Valenzeinzelkräften sprechen.

Es ist bekannt, daß die meisten optisch-aktiven Verbindungen die Fähigkeit haben, sich unter der Wirkung chemischer oder physikalischer Einflüsse zu racemisieren. Nach der Hypothese von den gerichteten Valenzeinzelkräften müßten die an der Racemisation beteiligten Gruppen ihre Plätze vertauschen, was nur durch Loslösung von dem Atom, mit dem sie ursprünglich verbunden sind, geschehen könnte. Dies setzt aber voraus, daß diese Atome und Atomgruppen während des Vorganges zeitweise in freiem Zustande auftreten, und sie sollten deshalb, wenn sie die Fähigkeit haben, sich miteinander zu verbinden, bei der Racemisierungsreaktion bestimmte Nebenprodukte bilden. Solche Nebenprodukte werden aber nicht beobachtet.

Noch viel größere Schwierigkeiten ergeben sich, wenn es sich darum handelt, die Erscheinungen der Waldenschen Umkehrung auf der Basis der Lehre von den Valenzeinheiten als gerichteter Einzelkräfte zu erklären, denn eine einigermaßen zufriedenstellende Vorstellung über den Verlauf dieser Vorgänge läßt sich überhaupt nicht ableiten.

Auch die Annahmen, welche man zur Erklärung der gegenseitigen Umwandlung von geometrisch-isomeren Aethylenverbindungen machen muß, sind, wenn man die Existenz von gerichteten Einzelvalenzkräften voraussetzt, kompliziert und wenig wahrscheinlich. Es möge dies an einem, den Darlegungen von J. Wislicenus entnommenen Beispiel näher ausgeführt werden. Zur Erklärung des Uebergangs der geometrisch-isomeren Crotonsäuren sollen die an $>C=C<$ gebundenen Radikale, im Sinne der Bildung beständiger Verbindungen, direkt ihren Platz wechseln können, oder es soll die zweifache Bindung der Aethylenkohlenstoffatome zeitweise so stark gelockert werden, daß unter der Wirkung energischerer Affinitäten die Systeme gedreht werden; darauf soll das die Drehung nicht veranlassende Radikal an die naszierende Valenz desselben Kohlenstoffatoms treten und zuletzt die doppelte Bindung wieder hergestellt werden.

Die Erklärung der Umwandlungen von cis-trans-Isomeren ringgeschlossener Verbindungen begegnet denselben Schwierigkeiten wie die Erklärung der Racemisierungserscheinungen. Es würde aber zu weit führen, hier eingehender auf alles das einzugehen, was der Annahme gerichteter Valenzeinheiten widerspricht, das Mitgeteilte zeigt zur Genüge, daß diese Hypothese zu unhaltbaren Vorstellungen über den Verlauf zahlreicher Vorgänge führt.

C. Die Valenzeinheit als eine Summe von Affinität.

Da nach den soeben gegebenen Entwickelungen die Valenzeinheiten keine gerichteten Einzelkräfte sein können, so müssen wir nach einer den Tatsachen sich besser anpassenden Auffassung vom Wesen der Valenzeinheit suchen. Die einzige, welche sich bewährt, sieht von der Unveränderlichkeit des pro Valenzeinheit abgesättigten Affinitätsbetrages ab. Die Valenzeinheit wird infolgedessen zu einer Summe von Affinität, welche Summe je nach der Natur der verbundenen Atome verschieden groß ist, wobei noch die Frage zu erörtern bleibt, ob diese Affinität an bestimmten Stellen des Atoms lokalisiert ist oder nicht. Wir werden somit zwei Auffassungen zu unterscheiden haben, je nachdem angenommen wird, daß die Affinitätswirkung nur von bestimmten Stellen der Atomoberfläche oder von der ganzen Oberfläche aus erfolgt.

Im ersten Fall bedeutet die Valenzeinheit ein quantitativ unveränderlicher, von einer bestimmten Stelle der Atomoberfläche aus wirkender Affinitätsbetrag, der bei der Bildung einer Atomverkettung nicht vollständig abgesättigt zu werden braucht.

Eine bekannte Vorstellung, welche sich dieser Auffassung anschließt, ist die besonders für organische Verbindungen von J. Thiele entwickelte Hypothese der Partialvalenzen. Hierbei wird angenommen, daß der Affinitätsbetrag einer Valenzeinheit sich in zwei Teilbeträge teilen kann, die

durch zwei benachbarte Elementaratome, z. B. zwei Kohlenstoffatome, abgesättigt werden können. Auf eine eingehendere Betrachtung dieser Hypothese werden wir bei der Besprechung der Atombindungen eintreten.

Eine zweite, von A. Werner entwickelte Hypothese über die Natur der Valenzeinheit geht von der Annahme aus, daß die Affinität gleichmäßig vom Zentrum des Atoms nach der Oberfläche desselben wirkt. Diese Annahme führt zu folgenden Folgerungen. Wenn wir dem Atom in seinen Bewegungen der Einfachheit halber Kugelgestalt zuweisen, so entspricht einer Valenz der auf einer Kalotte der Kugeloberfläche zur Wirkung gelangende Affinitätsbetrag, dessen Größe mit der Natur der sich verbindenden Elementaratome verschieden sein wird. Ist die Summe der Durchmesser der Kalotten, auf denen die abgesättigten Affinitätsbeträge zur Wirkung gelangen, größer als der Umfang des größten Kreises der Atomoberfläche, so müssen sich die mit dem Zentralatom verbundenen Atome räumlich anordnen. Bei einem mit vier anderen Atomen verbundenen Zentralatom ergibt sich als Grenzzustand der räumlichen Anordnung die tetraedrische. Hieraus folgt, daß sich auch ohne weitergehende Annahmen über die Valenzeinheit und die Valenzzahl, und unter Benutzung recht einfacher Voraussetzungen über die Wirkung der Affinität, geeignete Vorstellungen zur Erklärung der verschiedenartigsten Erscheinungen ableiten lassen.

D. Die Nebenvalenzeinheit.

Daß sich an den Elementaratomen neben den gewöhnlichen Valenzwirkungen noch andere Affinitätswirkungen geltend machen können, hat man frühzeitig geahnt und deshalb von Residualaffinitäten gesprochen, ja sogar eine Theorie der Molekülverbindungen aufgestellt, bei der sogenannte Molekularvalenzen angenommen wurden. Aber über die ersten Anfänge hinaus sind diese Vorstellungen nicht gediehen. Erst in der Koordinationstheorie haben die Begriffe der Restaffinitäten und ihrer Wirkungen eine bestimmte Gestalt angenommen, und zwar durch die Vorstellung, daß die Restaffinitäten als Nebenvalenzen wirken und stabile Atombindungen erzeugen können, die denjenigen der Hauptvalenzen vollkommen analog sind. Nachdem sich durch die Koordinationstheorie die Erkenntnis von der Bedeutung der Nebenvalenzabsättigung Bahn gebrochen hatte, sind die verschiedensten Hypothesen über die Natur der neuen Valenzeinheiten aufgestellt worden und man hat ihnen die verschiedensten Namen gegeben, wie Kontravalenzen, Kryptovalenzen, Restvalenzen, Sekundärvalenzen usw. Darauf werden wir noch zurückkommen. Hier möge zunächst auf die Natur der Nebenvalenzeinheiten näher eingetreten werden.

Eine erschöpfende Charakteristik der Nebenvalenzeinheit kann noch nicht gegeben werden, weil die experimentellen Grundlagen hierfür noch zu unvollständig sind. Immerhin gelingt es, das Wesen der Nebenvalenzen und den Unterschied zwischen Neben- und Hauptvalenzeinheit in den Hauptumrissen zu umschreiben. Wir erhalten folgende Definitionen: Als Hauptvalenzen sind Affinitätswirkungen zu bezeichnen, deren Sättigungswert demjenigen des Wasserstoffatoms oder ihm äquivalenter Atome oder Atomgruppen entspricht. Als Nebenvalenzen bezeichnet man Affinitätswirkungen, welche die Verkettung von Radikalen, die als selbständige Moleküle beständig sind, vermitteln können. Folgende Beispiele mögen zur Erläuterung dieser Definitionen dienen: durch Hauptvalenzen können verbunden werden -Cl, -Na, $-NO_2$, $-CH_3$ usw.; durch Nebenvalenzen $-OH_2$, $-NH_3$, -ClK, $-CrCl_3$.

Nach den soeben gegebenen Definitionen könnte man annehmen, daß die beiden Arten von Affinitätswirkungen (Haupt- und Nebenvalenzen) in einem gewissen Gegensatz zueinander stehen. Dies ist aber nicht der Fall, sondern die Nebenvalenzen stimmen dem Wesen nach mit den Hauptvalenzen überein. Es ergibt sich dies besonders aus der Tatsache, daß die Nebenvalenzen eines Elementaratoms für ihre Absättigung immer diejenigen Elementaratome bevorzugen, die schon bei der Bildung von Hauptvalenzverbindungen des betreffenden Elementes bevorzugt sind oder durch Beständigkeit ausgezeichnete Verbindungen geben. Es kann dies an Beispielen der folgenden Art in überzeugender Weise nachgewiesen werden. Die Alkali- und Erdalkalimetalle, deren Sauerstoffverbindungen besonders charakteristisch sind, haben in Form ihrer Verbindungen die Fähigkeit zur Bildung von Additionsverbindungen mit Wasser, Alkohol, organischen Säuren, Ester usw. Die Verbindungen der durch beständige Sulfide charakterisierten Elemente geben Additionsprodukte mit Alkylsulfiden, so z. B. Quecksilber-, Silber-, Platinsalze usw., oder bilden wohl charakterisierte Sulfosalze, wie Eisen, Chrom, Arsen, Antimon usw. Die beständigen Halogenverbindungen der Platinmetalle sind durch die Fähigkeit zur Bildung sehr stabiler Halogenosalze ausgezeichnet. Der beschränkte Raum verbietet es, die außerordentlich zahlreichen Beispiele dieser Art aufzuzählen, aber schon aus den hier mitgeteilten läßt sich deutlich

genug die Uebereinstimmung in der Wirkungsweise von Haupt- und Nebenvalenzen erkennen.

E. Neuere Hypothesen über das Verhältnis der Valenzeinheiten zueinander.

Es wurde schon hervorgehoben, daß verschiedentlich versucht worden ist, für die Affinitätswirkungen, welche wir Nebenvalenzen nennen, andere Namen einzuführen und sie in anderer Weise zu umschreiben.

So hat z. B. R. Abegg die Hypothese entwickelt, daß die beiden Arten von Valenzen polarer Natur seien. Er nimmt an, daß die Atome mit Haupt- und Kontravalenzen ausgestattet sind, deren Summe immer gleich acht ist.

In der Hypothese von J. Stark wird angenommen, daß die Hauptvalenzbindung durch ein Elektron (Valenzelektron) mit bestimmter Haftstelle an der Atomoberfläche vermittelt werde, während bei der Nebenvalenzbindung sich nur einzelne Kraftlinien der Elektronen an die positive Sphäre des Atoms ketten sollen, welches die Bindung der sich addierenden Molekülkomponente vermittelt.

W. Ramsay nimmt an, daß man zwei Arten von Hauptvalenzbindungen zu unterscheiden habe, je nachdem ein Elektron vom elektropositiven zum elektronegativen (ionogene Bindung) oder vom elektronegativen zum elektropositiven (nichtionogene Bindung) Atom wandere. Die Nebenvalenzbindung soll sich dadurch unterscheiden, daß zwei Elektronen wandern, das eine vom elektropositiven zum elektronegativen Atom, das andere in entgegengesetztem Sinne.

H. Kaufmann faßt die Valenzeinheiten allgemein als aus Valenzteilen bestehende Einzelkräfte auf. Von einer Unterscheidung von Haupt- und Nebenvalenzen sieht er ab. Die Nebenvalenzen werden infolgedessen zu bestimmten Summen von Valenzteilen, welche Valenzteile nach den vom Autor aufgestellten Formeln auch von verschiedenen Elementaratomen ausgehen können.

Es ist zu bemerken, daß sich gegen die hier nur kurz skizzierten Hypothesen recht schwerwiegende Bedenken geltend machen lassen, auf die wir nicht eintreten können.

III. Elektrovalenz und Elektroaffinität.

Gewisse Elementaratome haben die Eigenschaft, sich mit einer bestimmten Anzahl von Elektronen zu vereinigen, wodurch Elektroverbindungen, sogenannte Ionen entstehen. Im Ionenzustand sind die Elementaratome affinitätschemisch gesättigt, d. h. sie sind mit chemischen Verbindungen der betreffenden Elemente zu vergleichen. Soweit heute ein Urteil möglich ist, scheint die Elektrovalenzeinheit in naher Beziehung zur gewöhnlichen Valenzeinheit zu stehen, denn in der Regel hat ein chemisch einwertiges Elementaratom auch die Eigenschaft, ein Elektron zu ketten. Es ist aber noch nicht ermittelt, wie viele Elektronen die Elementaratome im Maximum aufnehmen können. In bezug auf die Festigkeit, mit der die Elektronen an die einzelnen Atome gekettet sind, ergibt sich, daß die Beständigkeit des Ionenzustandes mit steigender Anzahl der geketteten elektrischen Ladungen abnimmt. Ferner konstatiert man, daß die Bindefestigkeit der Elektronen in sehr naher Beziehung zum Volumen der betreffenden Elementaratome steht. Die ausgeprägtesten Ionenbildner sind nämlich die Elemente mit großem Atomvolumen, die Alkali- und Halogenelemente. Sobald das Atomvolumen kleiner ist, neigen die betreffenden Elemente zur Komplexbildung und die entstandenen komplexen Radikale mit den viel größeren Molekularvolumen treten dann als selbständige Ionen auf. Wir konstatieren deshalb allgemein, daß die Beständigkeit mehrwertiger Ionen durch Komplexbildung ganz bedeutend erhöht wird.

Nach dem Vorgange von R. Abegg und Bodländer kann man dies auch darauf zurückführen, daß die Elektroaffinität durch Komplexbindung gestärkt wird.

IV. Lehre von den Atombindungen.

Die Elementaratome können in verschiedener Weise miteinander verbunden sein. Dies kommt in der Verschiedenheit der Eigenschaften der chemischen Verbindungen zum Ausdruck, so daß diese Eigenschaften wertvolle Hilfsmittel für Konstitutionsbestimmungen werden. In der Hauptsache lassen sich bis jetzt folgende Arten von Atombindungen unterscheiden:

- A. Hauptvalenzbindungen;
  1. Einfache Bindungen;
  2. Ionogene Bindungen;
  3. Lückenbindungen:
     - a) Einfache Lückenbindungen (Doppelbindungen),
     - b) Doppellückenbindungen (Dreifache Bindungen),
     - c) Konjugierte Doppelbindungen,
     - d) Zentrische Bindungen.
- B. Nebenvalenzbindungen.

A. Hauptvalenzbindungen.

1. Einfache Bindungen. Unter einer einfachen Bindung versteht man diejenige affinitätschemische Abhängigkeit zweier

Atome voneinander, welche einer stabilen Verkettung der beiden Atome entspricht, ohne daß an den beiden Atomen ein solcher Betrag von Affinität ungesättigt bleibt, daß er zur Aufnahme von zwei weiteren Atomen im Sinne der Additionsreaktion:

$$A—B + X_2 = XA—BX,$$

führen könnte. Die Definition zeigt, daß eine scharfe Umschreibung der einfachen Bindung schwierig ist, was ohne weiteres verständlich erscheint, wenn wir berücksichtigen, daß die einfache Bindung auch als das Resultat der Absättigung einer Valenzeinheit bezeichnet werden kann, und wir gesehen haben, daß der Affinitätswert der Valenzeinheit in weiten Grenzen wechseln kann. Man darf deshalb erwarten, daß der Charakter der einfachen Bindung sehr verschiedenartig sein kann, was sich durch Vergleich des Verhaltens der chemischen Verbindungen wird feststellen lassen. Zu einem Vergleich eignen sich in erster Linie organische Verbindungen, weil man den Charakter der Bindung durch geeignete Wahl der Konstitution der Moleküle vielseitig variieren kann. Es sei dies an einem Beispiel erläutert. Betrachten wir die einfache Bindung zwischen einem Kohlenstoffatom und einem Chloratom.

Es ist bekannt, daß die Bindung im Chlormethyl eine recht feste ist, also jedenfalls einem hohen Betrag der Affinitätsabsättigung des Chloratoms entspricht. Im Benzylchlorid $C_6H_5CH_2Cl$ ist die Bindung des Chloratoms schon lockerer, und je mehr Wasserstoffatome im Chlormethyl durch Phenyl ersetzt werden, um so reaktionsfähiger wird das Chloratom, ein Beweis dafür, daß der ungesättigte Affinitätsbetrag am Chloratom immer größer wird. Im Triphenylmethylchlorid wird dieser Betrag so groß, daß das Chloratom die Fähigkeit erlangt, eine zweite Valenzeinheit, die aber noch keine Hauptvalenzeinheit ist, zu betätigen. Es verbindet sich deshalb mit dem Zentralatom von Metallhalogeniden, die als Halogenosäureanhydride wirken, zu Verbindungen der folgenden Art:

$$(C_6H_5)_3CCl \, . \, SnCl_4,$$
$$(C_6H_5)_3CCl \, . \, ZnCl_2,$$
$$(C_6H_5)_3CCl \, . \, FeCl_3, \text{ usw.}$$

Analoge Erscheinungen lassen sich in großer Zahl beobachten. So z. B. ist auch das Verhalten der tertiären Alkohole, welches von demjenigen der primären und sekundären vielfach abweicht, ferner die verschiedene Haftfestigkeit von Karboxyl an Kohlenstoff, auf den verschiedenen Affinitätsinhalt einfacher Bindungen zurückzuführen. Es gibt aber noch andere Merkmale für den ungesättigten Zustand der an einfachen Bindungen beteiligten Elementaratome. Ein recht wichtiges ist z. B. das Auftreten von Eigenfarbe bei den betreffenden Verbindungen. Wenn z. B. Jod, Brom und Chlor farbig sind im Gegensatz zu Jodwasserstoff, Bromwasserstoff und Chlorwasserstoff, so weist dies darauf hin, daß die Absättigung der Halogenatome in den Molekülen der Halogenelemente im Gegensatz zur Absättigung in ihren Wasserstoffverbindungen unvollständig ist. Die Halogenwasserstoffverbindungen sind sozusagen die Leukoverbindungen der farbigen Halogenelemente.

Der mehr oder weniger gesättigte Charakter der an der einfachen Bindung beteiligten Atome hängt nicht nur von der Natur der mit ihnen verbundenen Atome und Gruppen ab, sondern auch von der anderweitigen Konstitution des Moleküls. Dies zeigt sich in treffender Weise bei den zyklischen Polymethylenverbindungen, bei denen der ungesättigte Charakter der Ringkohlenstoffatome beim Trimethylen am größten, beim Tetramethylen schon kleiner und beim Pentamethylen am kleinsten ist. Die vielfach beobachtete Beweglichkeit von an Kohlenstoff geketteten Wasserstoffatomen ist ebenfalls auf eine Lockerung einfacher Bindungen, d. h. auf eine Verminderung des Affinitätswertes einfacher Bindungen zurückzuführen, so z. B. diejenige des Wasserstoffs im Cloroform, welche Beweglichkeit die Anlagerung von Chloroform an Aceton ermöglicht.

$$Cl_3CH + OC{<}^{CH_3}_{CH_3} = {}^{HO}_{CCl_3}{>}C{<}^{CH_3}_{CH_3} .$$

2. Ionogene Bindungen. Bei den bisherigen Betrachtungen haben wir einfache Bindungen berücksichtigt, welche die Atome stabil aneinander ketten. Es gibt aber eine spezielle Art einfacher Bindungen, bei denen dies nicht der Fall ist. Diese Bindungen sind dadurch charakterisiert, daß die durch sie verbundenen Atome die Eigenschaft haben, sich in Lösung unter Aufnahme eines Elektrons voneinander zu trennen. Wir bezeichnen deshalb diese Art der Bindung als ionogene Bindung. Durch was sich die ionogene Bindung ursächlich von der nichtionogenen Bindung unterscheidet, ist schwierig festzustellen. Daß es sich um einen elektrochemischen Unterschied handelt, ist nicht zu bezweifeln, dagegen ist das Wesen dieses Unterschiedes noch kaum scharf zu erfassen. Man nimmt zwar an, daß infolge der Absättigung der Affinität die Bindung eines Elektrons so sehr gelockert wird, daß es die Fähigkeit erlangt, von dem einen der verbundenen Atome zum anderen zu wandern; warum aber die Molekülkomponenten gleichzeitig die Fähigkeit zur elektolytischen Dissoziation gewinnen, bleibt rätselhaft

Schwierig erscheint auch, festzustellen, wann die Wanderung des Elektrons stattfindet. Nach neueren Untersuchungen ist es wahrscheinlich, daß bei gewissen Verbindungen (Alkalisalze) die Wanderung schon im festen Zustande stattgefunden hat.

3. **Die Lückenbindungen.** 3a) Einfache Lückenbindungen (Doppelte Bindungen). Unter einer einfachen Lückenbindung versteht man eine die Kettung zweier Atome vermittelnde Affinitätsabsättigung, bei der die an der Bindung beteiligten Atome die Eigenschaft haben, sich ohne Sprengung der Bindung mit einem weiteren Elementaratom zu vereinigen im Sinne folgender Reaktionsgleichungen:

$$AB + X_2 = XA.BX.$$
$$AB + XY = XA.BY.$$

Im Anschluß an die früher herrschende Ansicht, daß die soeben skizzierten Reaktionen darauf zurückzuführen sind, daß zwischen den betreffenden Atomen zwei Einzelvalenzbindungen bestehen, von denen eine aufgelöst werden kann, ohne daß der Zusammenhalt der Atome aufgehoben wird, bezeichnet man diese Bindungen als doppelte und schreibt sie folgendermaßen: A=B. Diese Schreibweise soll also zum Ausdruck bringen, daß zwischen den beiden Atomen zwei Valenzeinheiten abgesättigt werden. Diese Annahme ist vorzüglich geeignet, für gewisse statische Verhältnisse der Moleküle (z. B. die Existenz bestimmter Raumisomeren) zweckentsprechende mechanische Bilder zu entwickeln. Sobald es sich aber um dynamische Erscheinungen, also um die Erklärung des Verlaufs der an den Atomen der Lückenbindungen erfolgenden chemischen Reaktionen handelt, erweist sie sich als unzulänglich. Es mag dies an einem Beispiel erläutert werden. Die stereoisomeren Aethylenverbindungen, z. B. Maleïnsäure und Fumarsäure, werden im Sinne der obigen Entwickelungen durch Formeln der folgenden Art wiedergegeben:

```
HOOC—C—H               HOOC—C—H
     ‖         und          ‖     .
   H—C—COOH            HOOC—C—H
```

Die Existenz der beiden Stereoisomeren erklärt sich dann dadurch, daß infolge der Doppelbindung die unbeschränkte Drehbarkeit der beiden Aethylenkohlenstoffatome um ihre Verbindungsachse aufgehoben ist. Aus dieser Auffassung ergibt sich aber die Folgerung, daß bei Anlagerungsreaktionen immer eine bestimmte der zwischen den beiden Aethylenkohlenstoffatomen angenommenen Bindungen aufgelöst werden sollte. Infolgedessen müßten bei der Anlagerung von X_2 an Fumarsäure Verbindungen mit zwei in gleichem Sinne asymmetrischen Kohlenstoffatomen, und bei der Anlagerung an Maleïnsäure Verbindungen mit zwei in entgegengesetztem Sinne asymmetrischen Kohlenstoffatomen entstehen. Dies ist aber nicht der Fall, sondern häufig verlaufen die Additionsreaktionen gerade umgekehrt. Aus diesen und ähnlichen Erscheinungen folgt in überzeugender Weise, daß die zugrunde liegende Annahme unhaltbar ist. Wir müssen deshalb für den Zustand der Lückenbindung eine auch für die Erklärung des Verlaufs der Reaktionen brauchbare Vorstellung entwickeln.

Gehen wir von der Annahme aus, daß die Affinität der Elementaratome vom Zentrum der Atome gleichmäßig nach der Atomoberfläche wirkt, und berücksichtigen wir das tatsächliche Verhalten der Aethylenverbindungen, so gelangen wir zur Ansicht, daß die an Lückenbindungen beteiligten Elementaratome gegenseitig einen größeren Affinitätsbetrag absättigen als bei einfacher Bindung. Die Lückenbindung ist also stärker als die einfache Bindung, womit übereinstimmt, daß sie bei hoher Temperatur gegenüber der einfachen Bindung beständiger und deshalb bevorzugt ist. Andererseits steht aber sicher, daß die an der Lückenbindung beteiligten Atome trotzdem ungesättigt sind, denn sie zeigen das Bestreben, durch Addition von neuen Komponenten in einen gesättigteren Zustand überzugehen. Zwei durch Lückenbindung verkettete Atome müssen somit gegenseitig mehr Affinität absättigen als einer einfachen Bindung, aber nicht so viel als der Absättigung von zwei Valenzeinheiten entspricht. Infolgedessen bleibt an diesen Elementaratomen ein bestimmter Affinitätsbetrag ungesättigt, welcher die Anlagerungsreaktionen einleitet. Die Doppelbindung repräsentiert somit eine Sättigungslücke und die Bezeichnung „Lückenbindung“ ist deshalb zweckentsprechend.

Es ist ohne weiteres verständlich, daß der ungesättigte Affinitätsbetrag, welcher an den durch Lückenbindung verketteten Atomen zur Verfügung steht, von der Natur der mit ihnen in Bindung stehenden Atome und Radikale abhängen wird. Es ist somit in bezug auf den Sättigungsgrad der Lückenbindungen eine große Mannigfaltigkeit zu erwarten. Der verschiedene Sättigungsgrad wird sich hauptsächlich in einer größeren oder kleineren Reaktionsfähigkeit der betreffenden Verbindungen geltend machen. Hierfür können leicht Beispiele angeführt werden.

Fulvenkörper, wie z. B. das Dimethylfulven, geben schon mit Luftsauerstoff Superoxyde. Auch von den Terpenen weisen einzelne (Pinen) Aethylenbindungen auf, die durch Luftsauerstoff unter Bildung

von Superoxyden verändert werden, während andere Aethylenverbindungen gegenüber Luftsauerstoff vollständig beständig sind.

Bei der Addition von Halogenen an Aethylenverbindungen beobachtet man ähnliche Unterschiede. Während die meisten Aethylenverbindungen begierig Brom addieren, bleibt diese Reaktion beim Tetraphenyläthylen aus.

Auch die Polymerisationsfähigkeit der Aethylenverbindungen ist eine vom Sättigungsgrad in hohem Maße abhängige Erscheinung. Bei gewissen Aethylenverbindungen treten solche Polymerisationserscheinungen überhaupt nicht auf, bei anderen erfolgen sie unter der katalytischen Einwirkung des Lichtes und wieder bei anderen sogar spontan.

Sind die durch Lückenbindungen verbundenen Atome ihrer Natur nach verschieden, so konstatiert man häufig, daß auch ihr Sättigungsbestreben verschieden ist. Charakteristische Beispiele hierfür bieten die Aldehyde und Ketone, bei denen das Sättigungsbestreben für Wasserstoff beim Sauerstoff größer ist als beim Kohlenstoff. Die Folge davon ist die sogenannte Pinakonreduktion, bei der nur der Sauerstoff reduziert wird, während die dadurch an den Kohlenstoffatomen freiwerdende Affinität sich gegenseitig absättigt und die Bildung von Glykolen veranlaßt. Auch bei der Einwirkung von Alkalimetallen auf Säurechloride sind ähnliche Reaktionsverhältnisse zu konstatieren, usw.

3b) Zweifache Lückenbindungen. (Dreifache Bindungen). Die dreifache Bindung ist bekanntlich dadurch charakterisiert, daß jedes an der Bindung beteiligte Atom noch zwei einwertige Atome aufnehmen kann:

$$HC\equiv N+2H_2 \rightarrow H_3C.NH_2.$$

Auf eine weitergehende Definition möge hier verzichtet werden, denn wie kompliziert die Sättigungsverhältnisse bei Verbindungen mit solchen doppelten Lückenbindungen sind, ergibt sich aus folgendem. Nach den gewöhnlichen Vorstellungen über die Sättigungserscheinungen sollten Aethylenverbindungen weniger reaktionsfähig sein als Acetylenverbindungen. Dies trifft aber in Wirklichkeit nicht zu, denn die Acetylenverbindungen sind Additionsvorgängen weniger zugänglich als die Aethylenverbindungen. Ueber die Ursache dieses eigentümlichen Verhaltens weiß man noch nichts, was zum Teil darauf zurückzuführen ist, daß die Acetylenverbindungen bis jetzt noch wenig experimentell erforscht sind. Da aber schon die einfachen Acetylenverbindungen anomale Erscheinungen zeigen, so bedürfen diese Verbindungen einer viel gründlicheren Erforschung, bevor ihr Verhalten zum Ausbau der Valenzlehre herbeigezogen werden kann.

3c) Konjugierte Doppelbindungen. Kohlenstoffverbindungen, deren Konstitutionsformeln zwei benachbarte Aethylenbindungen enthalten, haben, wie von A. v. Baeyer am Beispiel der Muconsäure gezeigt hat, die Fähigkeit, Addenden an den Endstellen der beiden Lückensysteme aufzunehmen, z. B.

$$R_2C=CH-CH=CR_2+X_2 \rightarrow$$
$$R_2CX-CH=CH-CR_2X.$$

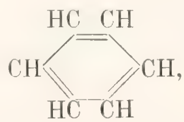
Daraus ist zu schließen, daß die endständigen Aethylenkohlenstoffatome ungesättigter sind als die mittelständigen. Joh. Thiele hat zeigen können, daß dieses Verhalten häufig in Erscheinung tritt, wenn sich zwei Lückenbindungen in Nachbarstellung befinden. Zur Erklärung der Erscheinung hat er die Hypothese aufgestellt, daß sich zwischen den mittleren Atomen der konjugierten Doppelbindungen gewisse ungesättigte Affinitätsbeträge der einfachen Lückenbindungen absättigen. Thiele denkt sich diese Affinitätsbeträge als Teile der an den Lückenbindungen beteiligten Valenzeinheiten und bezeichnet sie deshalb als Partialvalenzen. Durch die Absättigung der Partialvalenzen erlangen die mittleren, an der konjugierten Doppelbindung beteiligten Atome einen gesättigteren Zustand als die endständigen, so daß letztere bei Additionsreaktionen bevorzugt werden. Im Bilde werden die konjugierten Doppelbindungen folgendermaßen wiedergegeben:

$$\vdots C=C\underset{\smile}{-}C=C\langle \vdots .$$

Eine allgemeinere Form gewinnt diese Vorstellung, wenn wir sie folgendermaßen zusammenfassen. Die an Lückenbindungen beteiligten Atome sind ungesättigt, d. h. besitzen ungesättigte Affinitätsbeträge. Wenn zwei Lückenbindungen im Molekül benachbart sind, so sättigt sich von der ungesättigten Affinität der benachbarten mittleren Atome ein Bruchteil ab, so daß diese Atome gesättigter werden als die endständigen. Sie sind deshalb weniger geeignet Addenden aufzunehmen, und Additionsreaktionen erfolgen deshalb vorzugsweise endständig.

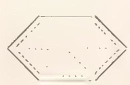
3d) Zentrische Bindungen. Als zentrische Bindung kann man die spezielle Art des Sättigungszustandes bezeichnen, der die sogenannten inneren Bindungen des Benzols charakterisiert. Die Frage nach der Art dieser Absättigung ist bekanntlich eine der schwierigsten, welche die Valenzlehre zu beantworten hat. Es kann sich

hier nicht darum handeln, auf die zahlreichen Versuche zur Lösung dieses Problems einzutreten; wir werden uns darauf beschränken, einige Gesichtspunkte zu entwickeln, welche für die Beurteilung der Frage von Wichtigkeit sind. Geht man von der bekannten Kékuléschen Benzolformel aus:



so enthält diese drei Aethylenbindungen, die so miteinander verbunden sind, daß jedes einzelne Kohlenstoffatom als mittleres Kohlenstoffatom eines aus zwei Aethylenbindungen bestehenden konjugierten Systems betrachtet werden kann und sich deshalb in gesättigterem Zustande befinden muß als in einfachen Aethylenverbindungen. Diesem gesättigteren Zustande der sechs Kohlenstoffatome schreibt Joh. Thiele das abweichende Verhalten des Benzols zu.

Auf Grund der Annahme, daß die Affinität vom Zentrum der Atome gleichmäßig nach deren Oberfläche wirkt, ist A. Werner schon früher zur Vorstellung gelangt, daß nicht nur zwischen den orthoständigen Kohlenstoffatomen größere Affinitätsbeträge abgesättigt werden als bei einfacher Kohlenstoffbindung, sondern daß außerdem zwischen den para-Kohlenstoffatomen gewisse Affinitätsbeträge abgesättigt werden, wodurch sich die nahe Uebereinstimmung im Verhalten von ortho- und para-Isomeren erklärt. Die auf dieser Grundlage entwickelte Formel nimmt deshalb folgende Gestalt an:



Der Einwand von R. Willstätter, daß durch den von ihm nachgewiesenen ungesättigten Charakter des Oktotetrens die von A. Werner aufgestellte Benzolformel widerlegt werde, ist nicht aufrecht zu erhalten. Für einen Achtring ist nämlich die räumliche Lagerung der acht Kohlenstoffatome in einer Ebene recht unwahrscheinlich, und wenn die Lagerung der acht Kohlenstoffatome in zwei Ebenen angenommen werden muß, so sind die Verhältnisse so verschieden, daß ein ähnlicher Ausgleich der Restaffinitäten, wie er zwischen den in Diagonalstellung stehenden Kohlenstoffatomen des Benzols in der Wernerschen Benzolformel angenommen wird, wahrscheinlich ganz ausgeschlossen ist.

Es scheint somit, daß die beste Vorstellung vom Zustand der inneren Affinitätsabsättigung im Benzolmolekül die folgende ist. Im Benzolmolekül sind die sechs Kohlenstoffatome in einer Ebene, die Wasserstoffatome vollkommen symmetrisch in derselben Ebene und außerhalb des Kohlenstoffringes angeordnet. Ortho-ständige Kohlenstoffatome sind durch Affinitätsbeträge verbunden, die einen größeren Sättigungsgrad der Kohlenstoffatome bedingen als gewöhnlichen Aethylenkohlenstoffatomen zukommt. Ferner sättigt jedes Kohlenstoffatom noch einen bestimmten Affinitätsbetrag des zu ihm paraständigen Kohlenstoffatoms ab, im Sinne einer Nebenvalenzbindung. Es ist ferner nicht ausgeschlossen, daß auch zwischen den metaständigen Kohlenstoffatomen kleine Affinitätsbeträge abgesättigt werden.

B. Nebenvalenzbindungen.

Unter einer Nebenvalenzbindung versteht man die Verkettung zweier Atome durch einen Affinitätsbetrag, der zur stabilen Verkettung von zwei einwertigen Radikalen nicht mehr genüget. Die durch Nebenvalenzbindung verketteten Atome gehören in der Regel schon einem Molekülverbande an. Die Nebenvalenzbindung entspricht ihrem Wesen nach vollkommen der Hauptvalenzbindung und ihre Bindefestigkeit kann ebenfalls in weiten Grenzen variieren, denn es gibt recht lockere und auch recht stabile Nebenvalenzbindungen. Nur in folgender Hinsicht sind vorderhand wesentliche Unterschiede zwischen Haupt- und Nebenvalenzbindungen zu konstatieren. Die Nebenvalenzbindungen sind nämlich stets einfache, d. h. Anlagerung von neuen Komponenten ohne Trennung der durch Nebenvalenzbindung verketteten Atome ist nicht möglich. Wenn eine solche Anlagerung stattfindet, so ist sie stets mit der Sprengung der Nebenvalenzbindung verbunden, so z. B.

$$\left[{}^{Cl}_{Cl}Pt{}^{NH_3}_{NH_3}\right] + HCl = {}^{Cl}_{Cl}Pt{}^{ClH.NH_3}_{NH_3},$$

$${}^{Cl}_{Cl}Pt{}^{ClH.NH_3}_{NH_3} + HCl = {}^{Cl}_{Cl}Pt{}^{ClH.NH_3}_{ClH.NH_3}.$$

Ferner besteht ein Unterschied darin, daß die Dissoziationsvorgänge, bei denen Nebenvalenzbindungen aufgelöst werden, keine elektrolytische sind. Die Dissoziationsvorgänge erfolgen stets im Sinne der allgemeinen Gleichung: $A\ldots B = A+B$.

Noch ist hervorzuheben, daß die Nebenvalenzbindungen einen großen Einfluß auf die Farbe der Verbindungen ausüben, so daß aus der Farbe der Verbindungen häufig auf die Beteiligung von Nebenvalenzbindungen am Molekülaufbau geschlossen werden kann.

V. Räumlicher Bau der Moleküle als Folge der Affinitätsabsättigung.

Nachdem im vorhergehenden die Affinitätsbetätigungen der Atome in bezug auf die Zahl der sich vereinigenden Elementaratome und in bezug auf die Erzeugung verschiedenartiger Bindungen zwischen den Atomen gekennzeichnet worden sind, möge im folgenden noch kurz auf den Einfluß, den diese Affinitätswirkungen auf den räumlichen Bau der Moleküle ausüben, eingetreten werden. Bis jetzt hat man drei einfache Atomkombinationen genauer auf ihre räumliche Ausgestaltung untersucht, nämlich die folgenden:

$$M \begin{matrix} R \\ R, \\ R \end{matrix} \quad \begin{matrix} R \\ R \end{matrix} > M < \begin{matrix} R \\ R \end{matrix} \quad \text{und} \quad \begin{matrix} R \\ R \\ R \end{matrix} > M < \begin{matrix} R \\ R. \\ R \end{matrix}$$

a) Atomkombinationen: $M \begin{matrix} R \\ R. \\ R \end{matrix}$ Atomkombinationen MR_3 liegen in den komplexen Ionen der Schwefel- und Selenverbindungen: $(R_3S)X$ und $(R_3Se)X$, vor. Für die Radikale R in diesen Komplexen muß angenommen werden, daß sie mit dem Schwefel- resp. Selenatom nicht in einer Ebene liegen, denn wenn die drei R voneinander verschieden sind, so treten die komplexen Ionen:

$$\left[\begin{matrix} \overset{I}{R} \\ \overset{II}{R} \end{matrix} > S - \overset{III}{R}\right] \quad \text{und} \quad \left[\begin{matrix} \overset{I}{R} \\ \overset{II}{R} \end{matrix} > Se - \overset{III}{R}\right],$$

in spiegelbildisomeren Formen auf. Die Konfigurationen hat man sich deshalb etwa so vorzustellen, daß das Zentralatom und die drei mit ihm verbundenen Gruppen nach der relativen Stellung der Ecken einer dreiseitigen Pyramide im Raume verteilt sind, weil nur dann das Auftreten von Spiegelbildisomeren zu erwarten ist. Ueber die räumliche Stellung der ionogenen Säurekomponente läßt sich nichts aussagen, denn es steht uns kein Mittel zur Verfügung, um den Bindungsort von ionogenen Radikalen festzustellen.

b) Atomkombinationen: $\begin{matrix} R \\ R \end{matrix} > M < \begin{matrix} R \\ R \end{matrix}.$

Es gibt zwei Arten von Atomkombinationen MR_4. Bei den einen sind die vier Gruppen R räumlich symmetrisch um das Zentralatom gelagert, während dies bei den anderen nicht der Fall ist. Die einzige räumlich symmetrische Lagerung ist die nach den Ecken eines Tetraeders, in dessen Zentrum sich M befindet. Bei dieser symmetrischen Lagerung ist für Moleküle:

$$M^{R_2{}^I}_{R_2} \quad \text{und} \quad R_2M^{R^I}_{R^{II}}$$

keine Isomerie zu erwarten. Da in dieser Weise konstituierte Kohlenstoffverbindungen keine Isomerie aufweisen, so ist anzunehmen, daß die Konfiguration der Kohlenstoffverbindungen der tetraedrischen Lagerung entspricht. Die tetraedrisch symmetrische Lagerung ergibt aber die weitere Folgerung, daß Verbindungen der Formel:

$$\begin{matrix} R^I \\ R^{II} \end{matrix} > M < \begin{matrix} R^{III} \\ R^{IV} \end{matrix},$$

in Spiegelbildisomeren auftreten müssen, eine Folgerung, die sich bei den Kohlenstoffverbindungen bekanntlich bestätigt findet. Es ist dies der Fall des asymmetrischen Kohlenstoffatoms.

Auch die Verbindungen mit einem asymmetrischem Stickstoffatom und diejenigen mit einem asymmetrischem Phosphoratom haben vielleicht tetraedrische Konfiguration, denn bekanntlich treten die Aminoxyde:

$$\begin{matrix} R^I \\ R^{II} \\ R^{III} \end{matrix} > N = O,$$

und die Phosphinoxyde:

$$\begin{matrix} R^I \\ R^{II} \\ R^{III} \end{matrix} > P = O,$$

in Spiegelbildisomeren auf.

Wahrscheinlich sind auch die Ammoniumsalze:

$$\left[\begin{matrix} R^I \\ R^{II} \end{matrix} > N < \begin{matrix} R^{III} \\ R^{IV} \end{matrix}\right] X,$$

räumlich in gleicher Weise aufzufassen, denn der ionogene Säurerest X steht nicht in direkter Bindung mit dem Stickstoffatom, sondern ist in zweiter Sphäre gelagert.

Sobald Moleküle MR_4 nicht der räumlichen symmetrischen Lagerung entsprechen, ist zu erwarten, daß Verbindungen:

$$M^{R_2{}^I}_{R_2{}^{II}} \quad \text{und} \quad R_2M^{R^I}_{R^{II}},$$

in Raumisomeren auftreten, welche schematisch durch Formeln der folgenden Art wiederzugeben sind:

$$\begin{matrix} R \\ R \end{matrix} > M < \begin{matrix} R^I \\ R^I \end{matrix} \quad \text{und} \quad \begin{matrix} R^I \\ R \end{matrix} > M < \begin{matrix} R \\ R^I \end{matrix};$$

$$\begin{matrix} R \\ R \end{matrix} > M < \begin{matrix} R^I \\ R^{II} \end{matrix} \quad \text{und} \quad \begin{matrix} R^I \\ R \end{matrix} > M < \begin{matrix} R \\ R^{II} \end{matrix}.$$

Solche Isomeren sind in der Tat bei Verbindungen des zweiwertigen Platins aufgefunden worden, z. B.:

$$\begin{matrix} Cl \\ Cl \end{matrix} > Pt < \begin{matrix} NH_3 \\ NH_3 \end{matrix} \quad \text{und} \quad \begin{matrix} Cl \\ H_3N \end{matrix} > Pt < \begin{matrix} NH_3 \\ Cl \end{matrix}.$$

Die weitere Frage, ob in diesen Fällen die vier Gruppen mit den Zentralatomen in einer Ebene liegen oder nicht, ist bis jetzt noch nicht experimentell untersucht worden. Auch diese Frage läßt sich auf Grund der Isomerieerscheinungen beantworten. Liegen die Gruppen in einer Ebene, so werden sich Verbindungen:

$$\begin{matrix} R^{I} & & R^{III} \\ & M & \\ R^{II} & & R^{IV} \end{matrix},$$

nicht in Spiegelbildisomere spalten lassen; liegen sie dagegen nicht in einer Ebene, so muß dies möglich sein.

c) Atomkombinationen: $\begin{matrix} R & & R \\ R & M & R. \\ R & & R \end{matrix}$

Für Atomkombinationen MR_6 lassen sich, bei Ausschluß von unsymmetrischen Lagerungen um das Zentralatom, die infolge des Fehlens der daraus abzuleitenden Isomerieerscheinungen sehr unwahrscheinlich sind, drei Lagerungen voraussehen, nämlich die prismatische, die plane und die räumlich symmetrische oder oktaedrische. Die beiden ersten Raumformeln führen für Moleküle $M^{A_2}_{B_4}$ zu drei Isomeriemöglichkeiten, die letzte nur zu zwei. Die experimentellen Ergebnisse stimmen mit den Folgerungen aus der oktaedrischen Lagerung überein, denn Verbindungen: $M^{A_4}_{B_2}$ und Verbindungen: mit komplexen Radikalen: $\left[M^{A_4}_{B_2}\right]$, treten stets nur in zwei räumlichen Isomeren auf. Die Oktaederformel führt zur weiteren Folgerung, daß Verbindungen mit Komplexen:

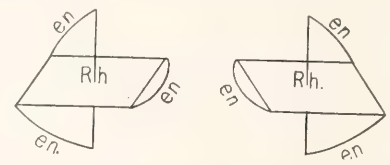
$$\left[{}^{A}_{B}M^{X}_{X}\right] \quad \text{und} \quad \left[{}^{A}_{B}M^{X}_{Y}\right],$$

in denen A und B koordinativ zweiwertige Radikale sind, in zwei stereoisomeren Formen auftreten müssen, von denen die eine in Spiegelbildisomere spaltbar sein muß. Diese Folgerung konnte in zahlreichen Fällen experimentell bestätigt werden, namentlich bei verschiedenen Kobalt- und Chromverbindungen. Hier mögen nur folgende zwei Verbindungsreihen, welche die erwarteten Isomerieerscheinungen zeigen, erwähnt werden:

$$\left[{}^{Cl}_{H_3N}Co\ en_2\right]X_2 \quad \text{und} \quad \left[{}^{Cl}_{Cl}Cr\ en_2\right]X.$$

Chloro-ammin-diäthylendiaminkobaltisalze — Dichloro-diäthylendiaminchromisalze.

Die Oktaederformel verlangt weiter, daß auch Verbindungen mit Komplexen: (MeA_3), in denen A koordinativ zweiwertig ist, in spiegelbildisomeren Formen auftreten. Auch diese Folgerung ist durch das Experiment bestätigt worden und zwar bei Kobalt-, Rhodium- und Eisenverbindungen. Als Beispiel seien die Triäthylendiaminrhodiumsalze, deren komplexes Radikal folgender Raumformel entspricht, erwähnt:



Aus den soeben skizzierten experimentellen Ergebnissen folgt, daß der Aufbau der Moleküle allgemein ein räumlicher ist, was sehr für die früher entwickelte Annahme spricht, daß die Affinität ihre Wirkung vom Zentrum der Atome gleichmäßig nach allen Raumrichtungen betätigt.

Literatur. ***R. Abegg***, *Chemische Affinität und das natürliche System der Elemente. Scientia* 8 *(1910), Heft 15, 54.* — ***Derselbe***, *Versuch einer Theorie der Valenz und der Molekularverbindungen. Vidensk. selsk. Skrift, 1902, Nr. 12.* — ***Derselbe***, *Die Valenz und das periodische System. Versuch einer Theorie der Molekularverbindungen. Zeitschr. f. anorg. Chemie* 39 *(1904), 330.* — ***Derselbe***, *Einige Bemerkungen zur Valenztheorie. Zeitschr. f. anorg. Chemie* 43 *(1905), 116.* — ***R. Abegg und F. W. Hinrichsen***, *Zum Valenzbegriff. Zeitschr. f. anorg. Chemie,* 43 *(1905), 122.* — ***F. W. Hinrichsen***, *Ueber den gegenwärtigen Stand der Valenzlehre. Sammlung chemisch-technischer Vorträge* 7 *(1902).* — ***Derselbe***, *Zur Valenzfrage. Chemiker Zeitg.* 28 *(1904), Nr. 48.* — ***H. Kaufmann***, *Teilbarkeit der Valenz* 40 *(1907), 2341.* — ***Derselbe***, *Elektronentheorie und Valenzlehre. Physik. Zeitschr.* 9 *(1908), 311.* — ***Derselbe***, *Die Valenzlehre. Lehr- und Handbuch, Stuttgart 1911. Zeitschr. f. Elektroch. 1913, 71.* — ***W. Ramsay***, *The Electron as an Element. Journ. chem. Soc.* 93 *(1908), 774.* — ***J. Stark***, *Die Valenzlehre auf atomistisch elektrischer Grundlage. Jahrb. d. Radioaktivität und Elektrotechnik* 5 *(1908), 124.* — ***Derselbe***, *Ueber die Lösung der Bindung von Valenzelektronen durch Stoß. Jahrb. d. Radioaktivität und Elektrotechnik* 6 *(1909), 168.* — ***P. Ruggli***, *Die Valenzhypothese von J. Stark vom chemischen Standpunkt. Sammlung chem.-techn. Vorträge* 19 *(1912).* — ***J. Thiele***, *Theorie der ungesättigten und aromatischen Vercindungen. Annalen der Chemie* 306 *(1899, 87.* — ***A. Werner***, *Beiträge zur Theorie der Affinität und Valenz. Vierteljahrsschrift der Züricher Naturforschenden Gesellschaft* 36 *(1891), 1.* — ***Derselbe***, *Valency, Chem. News* 96 *(1907), 128.* — ***Derselbe***, *Ueber die Theorie der Valenz und komplexe Verbindungen. Zeitschr. f. angew. Chemie 1911,* 1, *1220.* — ***Derselbe***, *Neuere Anschauungen auf dem Gebiete der anorganischen Chemie, 3. Aufl., 1913, S. 82.*

A. Werner.

Vauquelin
Louis Nicolas

Geboren am 16. Mai 1763 zu St. André d'Hébertot bei Pont l'Evêque (Normandie); gestorben am 14. November 1829 in dem gleichen Orte. Als Kind armer Eltern besuchte er zunächst die Dorfschule, um dann als Lehrling bei einem Apotheker in Rouen einzutreten. Von dort ging er 1780 gänzlich mittellos nach Paris und kam nach längerer Zeit in das Laboratorium von Fourcroy, der ihn ausbilden ließ. 1792 wurde er dann Apotheker und kam 1793 in das Militärhospital von Melun. In der Folgezeit war er an der Ecole des mines und an der Ecole polytechnique tätig, wurde 1801 Adjunkt der Chemie am Collège de France, 1803 Direktor der Ecole spéciale de Pharmacie, 1804 Professor der Chemie am Jardin des plantes und dann an der medizinischen Fakultät zu Paris. 1822 trat er in den Ruhestand.

Seine Bedeutung als Chemiker beruht besonders auf der Verbesserung der Mineralanalyse, weniger auf seinen botanischen oder zoologischen Abhandlungen chemischer Natur. Bei seinen zahlreichen Mineralanalysen, die zum Teil durch Hauy als Belege zu dessen theoretischen kristallographischen Schlüssen veranlaßt wurden, entdeckte er 1797 im Krokoit (Rotbleierz) das Chrom und 1798 im Beryll das Beryllium (die Glycinerde).

Literatur. ***Cuvier***, *Eloges.* — ***Pariset***, *Hist. de l'Acad. de médecine,* I. — ***Hoefer***, *Hist. de la chimie.* — ***Poggendorff***, *Biogr.-lit. Handwört. (1863)* II, *1182.*

K. Spangenberg.

Variabilität.
Variation der Tiere und der Pflanzen.

1. Einleitung, Definitionen. 2. Einteilung. 3. Methoden und ihre Hauptergebnisse. a) Systematisch-morphologische, b) Oekologisch-geographische. c) Statistische. d) Mathematische. e) Experimentelle. α) Unzulänglichkeit der bisher besprochenen, β) Züchtung, γ) Induktion, δ) Kombination. 4. Ursachen. a) Aeußere: α) Licht, β) Temperatur, γ) Feuchtigkeit, δ) Dichte, ε) Schwerkraft, ζ) Molare, η) Chemische Agentien, ϑ) Elektrizität und Magnetismus. b) Innere Ursachen: α) erworbene Konstitution, β) Entwickelung, γ) Alter, δ) Geschlecht, ε) Kreuzung. ζ) Inzucht, η) Ererbte Konstitution. c) Kausalität der Variation.

1. Einleitung. Definitionen. „Es gibt nicht zwei Dinge der belebten Natur, die sich vollkommen gleichen; von diesem Erfahrungssatz müssen wir unseren Ausgang nehmen. Nicht zwei Blätter eines Baumes gleichen sich vollkommen, nicht zwei Grashalme einer Wiese; zwei Schmetterlinge derselben Art, mögen sie auf den ersten Blick hin noch so gleichmäßig aussehen, sie zeigen bei genauerer Betrachtung stets Unterschiede“ (Peter). Im Alltagsgespräch begegnen wir Ausdrücken wie „die Bevölkerung einer Stadt“, „der Pferdeauftrieb eines Landes“, „der Kornährenbestand eines Ackers“, und wir behandeln diese Begriffe als etwas Einheitliches. Das sind sie ja gewissermaßen auch in zweierlei Beziehung: erstens in bezug auf die Lokalität, die keineswegs natürlich umrandet sein muß wie eine Insel im Ozean, ein Berggipfel im Luftmeer, eine rings von Wald umsäumte Lichtung, sondern die auch politische oder sonst künstlich gesteckte Grenzen haben darf wie Land und Stadt, Garten oder Beet. Zweitens sind jene Begriffe einheitlich in bezug auf die tierische oder pflanzliche Art, von der gesprochen wird: wie es im Ernst niemandem einfällt, den Rindviehbestand einer Provinz mit deren sonstigen Einwohnern zusammenzuzählen, so pflegen die verschiedenen Sorten von Haustieren und Nutzpflanzen in Statistiken und Börsenberichten getrennt rubriziert zu sein. Dabei wissen wir recht gut, daß innerhalb einer Population derselben Art — der Begriff „Population“ wird uns bald näher beschäftigen — stets erhebliche individuelle Verschiedenheiten vorkommen. Nehmen wir selbst einen ganz engen Begriff wie z. B. die in einem europäischen Stadtbezirk ansässigen Japaner, so werden wir bei Registrierung eines beliebigen, womöglich nach Gewicht, Zahl oder Länge bestimmbaren Merkmals immer noch auf gradweis abgestufte Variationen stoßen; ja nicht einmal vor den Mitgliedern einer einzigen Familie, den Geschwistern eines einzigen Elternpaares machen die Verschiedenheiten halt. Zuerst hat ganz besonders Darwin darauf hingewiesen, wie innerhalb eines und desselben Wurfes jedes Exemplar seine besonderen Eigentümlichkeiten habe, die es aus seinen Geschwistern herauszuerkennen gestatten. Für Darwin galten diese unbedeutsamen, oft nach disparaten Richtungen der Farbe, Größe, Form, Struktur auseinanderweichenden Verschiedenheiten als Basis, deren sich die Auslese bedient, um bestimmte Richtungen daraus zu isolieren und zu steigern. Unsere Kenntnis der organischen Veränderungen und der Fähigkeit der Lebewesen, sich zu verändern, hat seit Darwin in ungeahnter Weise zugenommen; sowohl was die verschiedenen Teilerscheinungen jener Grundeigenschaft alles Lebendigen, ihre Klassifikation, anbelangt, da durchaus nicht alle Variationen gleichwertig sind; als auch was ihre schon von Darwin erkannten Folgen betrifft, die sie für die Stammesentwickelung haben. Jedenfalls gebührt auch auf diesem Gebiete Darwin das Verdienst, nicht bloß die Veränderungsfähigkeit der Tiere und Pflanzen als Grundbedingung

ihrer Weiterentwickelung, sondern in vielen Fällen auch ihre ersten Ursachen gewürdigt zu haben.

Die Begriffe Variabilität und Variation werden oft für gleichbedeutend gehalten; die herrschende Verwirrung kennzeichnet De Vries: „Nichts ist variabler als die Bedeutung des Wortes Variabilität." Duncker, der als Mitbegründer der naturhistorischen Variationsstatistik gelten muß, und Peter beanspruchen auf biologischem, Goldscheid (contra Schallmayer) auf soziologischem Gebiet das Verdienst, hier Begriffskritik getrieben, an Stelle fortwährender Verwechselung Klarheit geschaffen zu haben.

Variabilität (Veränderlichkeit) ist der Ausdruck für die Wahrscheinlichkeit, unter einer gegebenen Anzahl von Individuen individuelle Verschiedenheiten der Merkmale anzutreffen (Duncker); sie kann also nur an einer Mehrzahl von Varianten (Individuen oder Teilen derselben) erkannt werden, ihre Größe läßt sich berechnen, indem man eine Anzahl von Individuen zusammenstellt und erkennt, ob sie voneinander abweichen oder nicht. Worin und um wie viel sie abweichen, ist dabei gleichgültig. Die Größe der Variabilität hängt lediglich davon ab, wie viele Individuen einer gegebenen Population vom Mittelwert abweichen (Peter).

Variation (Veränderung) ist der Vorgang, dessen Resultat innerhalb der Species individuelle Verschiedenheiten der einzelnen Merkmale sind (Duncker); sie kann also bereits an vielen Individuen durch deren genauen Vergleich erkannt werden, und sie ist groß, der Vorgang der Veränderung stark in Wirkung getreten, wenn die Abweichungen eines oder mehrerer Individuen vom Mittel oder von ihren Vorfahren sehr bedeutend sind (Peter).

Der Unterschied zwischen Variabilität und Variation wird besonders deutlich, wenn man sich vergegenwärtigt, daß im selben Falle erstere groß, letztere klein sein kann: viele Individuen können vom Typus abweichen, aber nur in geringem Grade. Ebenso kommt das Umgekehrte vor. Im allgemeinen freilich scheinen Variabilität und Variation Hand in Hand zu gehen, voneinander abhängig und einander ungefähr direkt proportional zu sein.

Das Maß für Variabilität ist der Variabilitätsindex oder die Streuung, zu dessen Berechnung im Abschnitt über mathematische Methoden (3d) angeleitet wird; das Maß für Variation hingegen ist die Variationsbreite oder -weite (range), nämlich der Abstand zwischen den extremen Varianten nach positiver und negativer Richtung hin. Die Gesamtheit der Varianten, wenn sie der Größe nach geordnet ist, heißt Variationsreihe. Varianten, die zwischen den Extremen die Mitte halten, bezeichnen den Mittelwert der Variationsreihe, dem in der Regel die Mehrzahl aller Individuen angehört. Alle vom Mittelwert in negativer Richtung liegenden Varianten heißen Minus-, die in positiver Richtung liegenden heißen Plusvarianten oder -abweicher. Jene Variantengruppe, welche die größte Individuenzahl (Frequenz) umfaßt, heißt in jedem Falle, auch wenn sie sich nicht mit dem Mittelwert deckt, die Mode.

2. Einteilung. So prinzipiell verschieden Variabilität und Variation auch sein mögen, erweisen sie sich doch einer Einteilung nach gemeinsamen Gesichtspunkten zugänglich; es ergibt sich ein einheitliches System gleichnamiger Kategorien. Allerdings muß man sich bei den Systemisierungsversuchen nachdrücklichst dessen bewußt bleiben, daß sie künstliche, rein begriffliche Abgrenzungen schaffen, die in Wirklichkeit nicht existieren, sondern durch alle Uebergänge verbunden sind, ja einander immer wieder teilweise decken. Ihr Ineinandergreifen erklärt die Schwierigkeit, alle Variabilitäts- und Variationsarten im System unterzubringen, sowie die durch vermeintliche Errichtung wahrer Schranken erzeugten Mißverständnisse.

Variabilität wie Variation, die ich künftighin, wenn beide Begriffe zugleich gemeint sind, abgekürzt mit V. bezeichnen will, lassen sich einteilen nach ihrer Größe und Häufigkeit, nach der Zeit des Auftretens, dem Raum des Auftretens (Art und Umfang der betroffenen Eigenschaft), nach Erblichkeit, Zweckmäßigkeit, Ursachen und Richtung.

Bei Größeneinteilung kann der Abstand vom Typus oder Mittelwert als Einteilungsgrund dienen (kontinuierliche oder fluktuierende und diskontinuierliche oder mutative, letztere wieder schrittweise oder sprungweise); ferner das Verharren oder Ueberschreiten der Variationsweite (normale und pathologische), die Zahl ergriffener Individuen (Singularvariation, Aberration oder Sport; und Pluralvariation).

Bei zeitlicher Einteilung kann der Zeitablauf selbst, die Phase (V. in aufeinanderfolgenden Jahreszeiten, Jahren und anderen Zeiteinheiten, Towers Placevariation, Johannsens kollektive Variation) oder die Periode, falls sie sich regelmäßig wiederholt (Temporalvariation, Cyclomorphose — Lauterborn), oder das Stadium der Keimesentwickelung (präembryonale, embryonale und postembryonale — Schwalbe, ähnlich Osborn) oder endlich die Stammesentwickelung (aufeinanderfolgende Generationen, ontogenetische und phylogenetische V.) als Einteilungsgrund dienen. In jedem dieser Fälle ist gleichzeitige und ungleichzeitige (Konvariation

und Devariation — Plötz) zu unterscheiden.

Bei räumlicher Einteilung kann der am Lebewesen beanspruchte Raum (Total-, Partialvariation, — sonst Bezeichnung nach der Körperregion), die variierende morphologische Einheit (Zelle, Keimblatt, Gewebe, Organ, Organsystem, ganzes Individuum, Tierstock, Population) und physiologische Einheit (Reizungs-, Ernährungs-, Bewegungs-, Fortpflanzungs-, Instinktvariation), ferner die Bestimmbarkeit nach Qualität oder Quantität (substanzielle und graduelle, letztere, falls zählbar, auch meristische Variation) als Einteilgrund dienen. Uebrigens sind qualitative Unterschiede letzten Endes oft doch wieder auf quantitative zurückführbar.

Bei Einteilung nach Erblichkeit sind zu unterscheiden: erbliche oder Mutationen, nicht erbliche oder Modifikationen. Aus Gründen, die noch zu besprechen sein werden (4bη), erscheint es nicht einwandfrei, erstere mit den diskontinuierlichen oder gar den „Sports" (siehe oben), letztere mit den kontinuierlichen zu identifizieren. Ebensowenig ist es zu empfehlen, die erblichen Variationen auch als blastogene oder Blastovariationen, die nichterblichen als somatogene oder Somationen zu bezeichnen, da man hierdurch das hypothetische Element einer Gegenüberstellung des germinalen oder Keimplasmas zum Plasma des übrigen Körpers oder Soma in die Einteilung hineinträgt. — Wohl aber hat man die Mutationen noch zu scheiden in progressive oder Neomutationen (neue Merkmale), regressive oder atavistische (Wiedererscheinen latent gewesener Merkmale), und degressive oder retrogressive (Verlust von Merkmalen), sowie in unechte oder Amphimutationen, auch Hybrid- oder Bastardmutationen (scheinbare Veränderungen durch Kombination bereits vorhanden gewesener Merkmale). Zu den degressiven Variationen gehören als bekannteste die Verluste eines oder mehrerer oder aller Komponenten, die das normale Farbkleid ausmachen: Melanismus oder Nigrinismus, Rufinismus oder Erythrinismus, Xanthorismus oder Flavismus und Albinismus, deren jeder wieder total und partiell (scheckig) sein kann. Näheres über Zustandekommen von Schwärzlingen, Rötlingen, Gelblingen und Weißlingen sub 4a, 4bζ und 4c. Hier sei nur noch vor Verwechselung dieser degressiveren Variationen, insbesondere der Albinos, mit äußerlich bedingten Bleichungsformen gewarnt: erstere (z. B. weiße Axolotl) färben sich unter keiner Bedingung, weil ihnen das hierzu nötige Enzym fehlt; letztere (z. B. Olme) nehmen bei Realisierung der nötigen Außenfaktoren (Licht) Pigment an, weil das farbstoffbildende Enzym vorhanden, nur (im Finsteren) gehemmt ist.

Bei Einteilung nach Zweckmäßigkeit: nützliche oder Anpassungen, Akkommodationen, Adaptionen; gleichgültige oder indifferente; sowie schädliche oder destruktive. Die Adaptionen könnten je nach ihrer Entstehungsweise selektive (durch Zuchtwahl bedingte), direkte oder passive (durch physikalisch-chemische Wirkung bedingte), schließlich indirekte, funktionelle oder aktive (durch Gebrauch und Nichtgebrauch der Organe bedingte) sein. Unzulässig ist es, etwa sämtliche Veränderungen als Anpassungen zu bezeichnen und sogar von „schädlichen Anpassungen" zu sprechen; ebenso unzulässig, die passiven und aktiven Adaptionen einfach den nicht erblichen Modifikationen, Fluktuationen oder Somationen gleichzusetzen, — alle diese Begriffe können verschieden, beispielsweise echt adaptive Veränderungen auch erblich und diskontinuierlich, andererseits nichterbliche und indifferente oder schädliche Veränderungen auch kontinuierlich sein.

Bei ursächlicher Einteilung kann man Variationen aus äußeren und inneren Ursachen unterscheiden (ektogene, endogene, — ferner autogene, d. h. nicht physikalisch-chemisch, sondern angeblich autonom vital bedingte, — endlich spontane oder zufällige, „von selbst", d. h. aus unbekannten Ursachen entstandene). Wiederum ist es Mißbrauch, die ektogenen einfach den nichterblichen Modifikationen, die endogenen den blastogenen, erblichen Mutationen, oder gar die spontanen den Mutationen gleichzusetzen; beispielsweise können innerlich, etwa durch Alter, Stadium, Konstitution bedingte Variationen trotzdem nicht vererbbar sein, es kann, um schon einmal diese theoretisierenden Termini zu gebrauchen, endogene Somationen, andererseits natürlich, wie heute ziemlich allgemein anerkannt, ektogene Blastovariationen geben.

Bei Richtungseinteilung: richtungslose, unbestimmte, neutrale oder individuelle; gerichtete, zielstrebige, orthogenetische oder generelle.

Auf eine tabellarische Uebersicht der Variations- und Variabilitätsarten darf ich verzichten, da sie schon Plate im Artikel „Deszendenztheorie" S. 902 gegeben hat, wenn auch zum Teil nach anderen Gesichtspunkten geordnet. — Weitere Definitionen, die erst auf Grund der dortigen Darstellung gegeben werden können, finden sich in fast sämtlichen späteren Abschnitten.

3. Methoden und ihre Hauptergebnisse. 3a) Systematisch-morphologische Methoden: Bei ihren Bemühungen, die Arten und Rassen morphologisch abzugrenzen, hat natürlich die Systematik ununterbrochen mit der

Variabilität und mit Varianten zu schaffen. Schwer gelingt ihr oft, nahe verwandte Arten auseinanderzuhalten, weil die äußersten Varianten der einen sich mit denen der anderen nahezu oder ganz berühren. Neben Arten und Rassen ist sie gezwungen, noch andere Kategorien, wie Unterarten und Unterrassen, Spiel- und Abarten usw. zu unterscheiden, solche, die einander ähnlicher sind als andere, wieder zu Rassengruppen bezw. Gattungen zusammenzufassen. Deshalb muß eine der wichtigsten, ins Gebiet der Variation einschlägigen systematischen Arbeiten darin bestehen, die Variationsbreite exakt zu ermitteln. Die Variabilität ist der Grund, weshalb man bei den meisten systematischen Kennzeichnungen, namentlich den dimensionalen, aber auch den Charakterisierungen von Farbe und Gestalt, so häufig die Angabe „von — bis" antrifft. Die Feststellungsmethode ist dabei ähnlich wie bei der Statistik: es werden möglichst viele Exemplare eines Formenkreises untersucht, jedes für sich beschrieben, dann die Beschreibungen zueinander in vergleichsweise Beziehungen gesetzt. Allein erstens begnügt sich die Systematik meist mit viel geringeren Individuenzahlen, als nötig sind, damit man schon von statistischem Material reden kann; zweitens achtet die Variationsstatistik bei Aufstellung ihrer Reihen, Kurven und Berechnungen in jeder solchen vergleichenden Untersuchung nur auf ein einziges, willkürlich herausgegriffenes Merkmal, während die Systematik auf alle Merkmale der zu charakterisierenden Form Bedacht zu nehmen und daraus den (für die Statistik gleichgültigen) Gesamthabitus zu rekonstruieren hat. Daraus folgt drittens, daß der Statistik vorzugsweise die zufälligen, kontinuierlich fluktuierenden, der Systematik mehr die regelmäßig auftretenden, diskontinuierlichen Variationen zugänglich sind. Insbesondere ist es daher Aufgabe der Systemathik, Di- und Polymorphismen innerhalb einer Art, seien sie sexueller, metagenetischer (durch Generationswechsel bedingter) oder jahreszeitlicher Art, ferner die Verschiedenheiten der Alters- und Entwickelungsstadien und die des Resultates von Arbeitsteilung (Staatsquallen, staatenbildende Tiere) zu erforschen.

3b) Oekologisch-geographische Methoden: Der Tier- und Pflanzengeographie ist es eine längst vertraute Tatsache, daß einigermaßen variable Arten in verschiedenen Gegenden ihres Verbreitungsgebietes nicht gleich aussehen. Ist die Verbreitung sehr ausgedehnt, so kann die betreffende Art geographische Formen ausbilden, die selbst wieder ansehnliche Länderstrecken bevölkern, aber untereinander wie von der Stammform konstant und meist so erheblich verschieden sind, daß man sie vom Range bloßer Varietäten (Rassen) zu demjenigen von Unterarten erhebt. Man denke an die Subspecies des braunen Bären, Schimpansen, der Kreuzotter, des Schwammspinners usw. — Ist das Verbreitungsgebiet klein, so kann es trotzdem an klimatisch besonders beschaffenen oder auch nur gut isolierten Oertlichkeiten (Inseln, Binnenseen, Berggipfeln u. dgl.) zur Ausbildung von Lokalformen kommen, die immerhin oft den Rang besonderer Rassen (Varietäten) beanspruchen: man denke an die vielerlei Formen von Lacerta serpa auf kleinen Felseneilanden des Mittelmeeres.

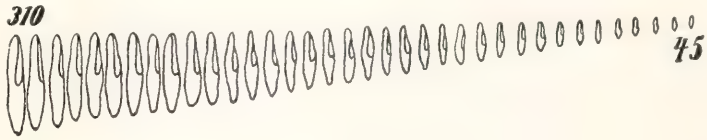
Ebenso geläufig ist es der Tier- und Pflanzenökologie, daß selbst auf engstem Raume, wenn er unmittelbar aneinandergrenzend verschiedene Lebensbedingungen bietet, abweichende fazielle Formen zustandekommen, die dann wegen unablässiger Mischung der Nachbarn in der Regel nur zum Range von Spielarten, Aberrationen, Modifikationen gediehen sind: Beispiele liefern die Höhengürtel ein und desselben Berges (Schmetterlinge, Blindschleichen, Kröten — Löwenmaul, Hirtentäschel), das stehende Wasser eines Sees und das fließende seiner Zu- und Abflüsse (Fische, Muscheln — Pflanzen mit submersen und Schwimmblättern, besonders Ranunculus).

Es ist Aufgabe der Systematik, die geographischen und faziellen Variationen beschreibend zu charakterisieren; Aufgabe der Geographie, sie mit der vertikalen und horizontalen Ausbreitung, — der Oekologie, sie mit der Beschaffenheit der Aufenthaltsorte in Beziehung zu bringen. Letzteres jedoch ebenfalls nur rein beschreibend, korrelativ, — nicht etwa ursächlich, kausal. In seltensten Fällen sind die physikalischen Bedingungen eines Standortes (z. B. Sand- und Steinwüste, Felshöhlen, Tiefsee) so einförmig, daß daraus der Schluß gezogen werden muß, sie hätten ein bestimmtes Aussehen der tierischen und pflanzlichen Bewohner verschuldet. Aber auch dann wirken die Energien der Außenwelt so komplex auf die lebende Substanz, daß sich eigentlich aus Freilandbeobachtungen nie sicher folgern läßt: dieses Merkmal ist der Feuchtigkeit, jenes der Umgebungsfarbe, ein drittes der Temperatur zuzuschreiben. Derartige Deutungen können sehr wertvoll sein, wenn man sie von vornherein nur als Arbeitshypothesen auffaßt; die Isolierung der maßgeblichen Faktoren und exakte Prüfung der Hypothese leistet aber ausschließlich das analytische Experiment. Vgl. hierüber den Abschnitt 3eγ.

3c) Statistische Methoden: Wir erfuhren bereits von Existenz der Variationsreihen, und daß sich solche am besten herstellen lassen, wenn wir eine gegebene Indi-

viduenmenge (Bestand, Bevölkerung, Population) auf ein zähl-, meß- oder wägbares Merkmal hin untersuchen, obzwar auch Qualitätsmerkmale, wie Grundfärbung (s. Artikel „Deszendenztheorie“ Fig. 7, S. 907), Zeichnung (Ebenda Fig. 4, 5, S. 905, 906), einer reihenweisen Abstufung fähig sind. Unsere Figur 1 zeigt eine auf diese

Fig. 1. Variationsreihe des Pantoffeltierchens (Paramaecium), nach der Größe von 310 bis 45 μ. Nach Jennings.



Weise gewonnene kontinuierliche Reihe von Pantoffeltierchen (Paramaecium), nach der Zellenlänge geordnet, Figur 6 des Artikels „Deszendenztheorie“ (S. 906) eine ebensolche Reihe von Laubblättern, Figur 3 ebendort (S. 905) eine Reihe von Hirschkäfermännchen der Größe nach geordnet, wobei in letzterem Beispiel überdies die gestaltliche Ausdifferenzierung der geweihförmigen Mandibeln, also wieder ein Qualitätsmerkmal, eine ziemlich kontinuierliche Aufreihung erfährt. Nun interessiert uns aber nicht bloß die Möglichkeit, in fast jeder Population derartige fluktuierende Uebergänge zu finden, sondern auch die Frage, in welcher Häufigkeit die einzelnen Stufen dem von uns bearbeiteten Bestande angehören, ob beispielsweise dunkle und helle, schwere und leichte Individuen in annähernd gleicher oder ungleicher Anzahl („Frequenz“) vorkommen, — in letzterem Falle, welche Kategorie die Mehrheit („Mode“) behauptet. Auch diesbezüglich hörten wir schon, daß der Mittelwert sehr oft die größte Individuenmenge in sich vereinigt, woraus bereits folgt, daß dann stärker variierende Individuen sowohl nach der Plus- wie nach der Minusseite immer seltener werden, und zwar, wie die sogleich aufzuführenden Beispiele zeigen, immer seltener in direkter Proportion zum Maße ihrer Abweichung. Diese Verteilung der Varianten auf die Variationskurve ist der Ausdruck des Queteletschen Gesetzes. Quetelet selbst fand für die Körperlänge von 25878 nordamerikanischen Freiwilligen folgendes Verhältnis (fettgedruckt der Mittelwert und seine Frequenz):

Zoll:	60	61	62	63	64	65	66	**67**	68	69	70	71	72	73	74	75	76
Soldaten: (Promille)	2	2	20	48	75	117	134	**157**	140	121	80	57	26	13	5	2	1

Voris fand für die Schuppenzahl auf der Seitenlinie des Fisches Pimapheles notatus:

Schuppenzahl:	40	41	42	43	**44**	45	46	47	48
Individuen pro 500:	3	7	36	126	**157**	121	37	11	2

Hefferan für die Zähnchenzahl am Kieferrande des marinen Polychäten Nereis limbata:

Zähnchen:	2	3	4	**5**	6	7	8
Individuen:	7	30	80	**148**	98	29	6

Tower für die Halsschildzeichnung des Kartoffelkäfers Leptinotarsa multitaeniata (Fig. 5 im Artikel „Deszendenztheorie“ S. 906):

Zeichnungsklasse:	1	2	3	4	5	**6**	7	8	9	10	11
Individuenzahl:	1	4	7	12	13	**26**	14	12	7	3	1

Goldschmidt, an den ich mich in der Auswahl der Beispiele mehrfach anlehne, für die allgemeine Färbung der Nonne (Fig. 7 im Artikel „Deszendenztheorie“ S. 907):

Färbungsklasse	1	2	**3**	4	5
Individuen (hier Geschwister)	6	9	**13**	7	4

Pearl fürs Hirngewicht von 416 schwedischen Männern:

Gramm:	1075	1125	1175	1225	1275	1325	**1375**	1425	1475	1525	1575	1625	1675	1725	1775
Individuen:	0	1	10	21	44	53	**86**	72	60	28	25	12	3	1	0

Zahlenreihen gleich den soeben angegebenen können (und müssen oft) graphisch in Form von Variationskurven oder Variationspolygonen dargestellt werden. Man trägt die gefundenen Werte auf einer Abszisse, die Zahl untersuchter Exemplare in beliebig gewähltem Maßstabe auf zugehörigen Ordinaten ein, deren Endpunkte man verbindet. Unsere Figur 2 führt dies für das letzterwähnte Beispiel (Hirngewicht schwedischer Männer)

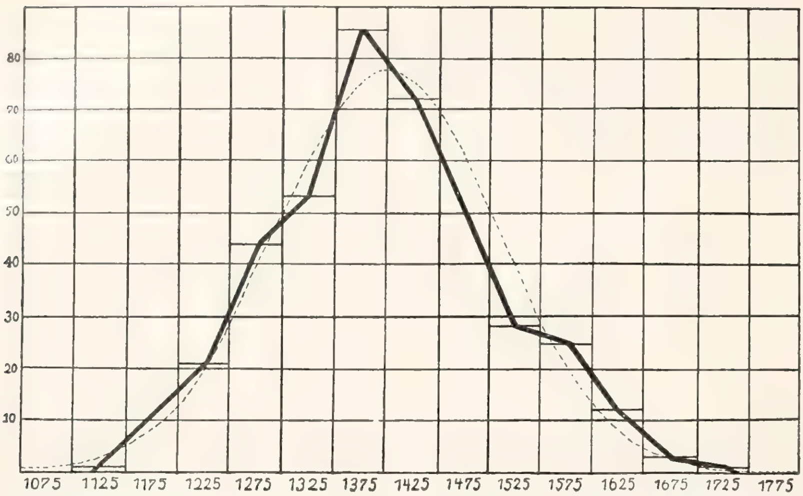


Fig. 2. Variationspolygon des Hirngewichts schwedischer Männer, nebst Darstellung der Umwandlung einer Treppenkurve in eine Binomialkurve und Vergleich mit der idealen Fehlerkurve (punktiert). Nach Pearl.

durch. Man erhält dadurch Kurven, die sehr häufig eingipfelig und annähernd symmetrisch sind; diese Kurvenform erklärt sich eben aus der mehrfach erwähnten Majorität mittelmäßiger Werte, wogegen diejenigen Werte, die in bezug auf das Mittel Plus- und Minusvarianten sind, sich gleichmäßig zu beiden Seiten gruppieren und proportional dem Maße ihrer Variation seltener werden.

Nicht gleichgültig für die graphische Darstellung der Variationsreihen ist es, ob die untersuchte Variation meristisch ist, d. h. ein zählbares Merkmal betrifft, oder bloß ein anderes (wäg-, meßbares) Quantitäts-, oder gar ein Qualitätsmerkmal. Die Reihe meristischer Varianten ist nämlich lückenlos, die zugehörige Kurve ganz kontinuierlich; zwischen zwei benachbarten Zahlen, z. B. von Schuppen oder Zähnchen unserer zuvor genannten Sonderfälle, kann es nichts geben, die beiden Klassen von 5 und 6 Zähnchen am Kieferrande des erwähnten Meereswurmes können unmöglich durch eine Zwischenklasse, etwa mit $5\frac{1}{2}$ Zähnchen, getrennt sein (Fig. 3). Wohl aber trifft dies meist für Längen- und Gewichtsmaße zu; zwischen Soldaten von 60 und 61 Zoll im Queteletschen Fall gibt es sämtliche feineren Abstufungen, zwischen Hirnschweren von 1075 und 1125 g alle erdenklichen Interpolierungswerte. Demgemäß stellt man die meristischen zählbaren Varianten allen übrigen Quantitäts- und Qualitätsmerkmalen gegenüber und nennt erstere die diskreten, letztere die Klassenvarianten. Will man eine Kurve für Klassenvarianten konstruieren, so rechnet man zu einer bestimmten Klasse, sagen wir Individuen von 67 Zoll Höhe, auch alle, die 66,5 bis 67,5 Zoll haben; nun errichtet man lotrechte Ordinaten nicht (wie früher) mitten in der betreffenden Klasse, sondern an den Klassengrenzen, also zwei für jede Klasse, und verbindet ihre Endpunkte

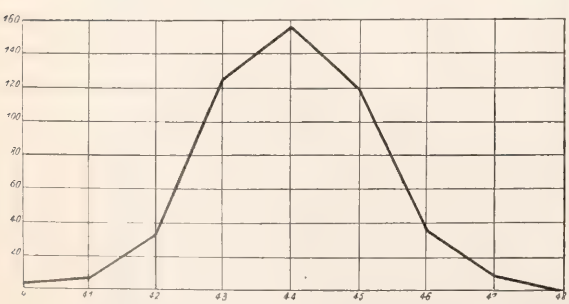


Fig. 3. Variationspolygon der Seitenschuppenzahl der Karpfenart Pimapheles. Nach Voris. Aus Goldschmidt.

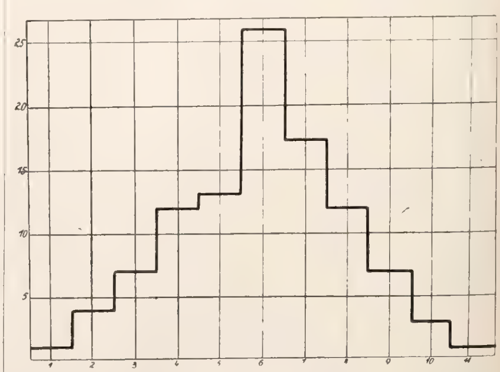


Fig. 4. Treppenkurve der Halsschildfärbung beim Kartoffelblattkäfer Leptinotarsa multitaeniata. Nach Tower. Aus Goldschmidt.

durch eine Horizontale. Auf diese Weise entsteht eine sogenannte Treppenkurve (Fig. 4). Verbindet man jedoch die Mittelpunkte der Treppenstufen, so erscheint wieder eine gewöhnliche Variationskurve und die graphische Darstellung für diskrete und Klassenvarianten ist zu besserer Vergleichbarkeit vereinheitlicht (Fig. 2).

Man ersann verschiedene Modelle, um die Variationsreihen und Polygone auch körperlich darzustellen. Das eine davon ist der Pearsonsche Wagebalken (Fig. 5), „an dem so viele Gewichte hängen als Variationsklassen existieren und die einzelnen Gewichte sich zueinander verhalten wie die Zahlen der Variationsreihe. Der Unterstützungspunkt des Balkens, auf dem er in vollem Gleichgewicht ruht, entspricht dann dem Mittelwert M der Variationsreihe" (Goldschmidt). Ein zweites Modell ist die Bohnenharfe von De Vries (Fig. 6), — eine Glaswanne, die in 9 Fächer geteilt ist, deren jedes eine Größenklasse von Bohnen enthält. Die betreffende Variationsreihe lautete:

Länge in mm	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Anz. Bohnen	1	2	23	108	167	106	33	7	1

Die Bohnen werden nun so eingefüllt, daß jedes Fach die zur entsprechenden Klasse gehörige Bohnenzahl empfängt, also ins erste Fach eine, ins zweite 2, ins dritte 23 Bohnen usw. Es entsteht dann das Modell einer Treppenkurve. Diese Kurve selbst, in die Form einer kontinuierlichen Binominalkurve gebracht, zeigt Fig. 6a nebst den zugehörigen Größentypen der Bohnen. — Ein drittes Modell ist der Galtonsche Zufallsapparat oder Quinkunx: „Auf einem Brett finden sich in gleichen Zwischenräumen Reihen von senkrechten Nadeln, die innerhalb der Reihen alternieren. Oben ist durch Holzbacken eine trichterförmige Eingangspforte hergestellt und unten sind kleine Abteilungen abgegrenzt. Wird das Brett schräggestellt und durch den Trichter eine Anzahl Schrotkugeln eingeschüttet, so laufen sie zwischen den Nadeln durch und füllen die Fächer so aus, wie es Fig. 7 zeigt, d. h. sie bilden hier eine ebensolche Treppenkurve, wie wir sie von den Bohnen sahen. . . Jeder Schrotkugel, die das Bestreben hat, geradenwegs ins Mittelfach zu rollen, stellen sich in den Nadeln Hindernisse entgegen, die sie vom Weg ablenken. Da die Hindernisse nach rechts wie links gleichmäßig wirken, werden sie sich vielfach gegenseitig aufheben, so daß die Mehrzahl der Kugeln doch richtig ins Mittelfach gelangt. Bei anderen wird sich eine Abweichung aus der Bahn ergeben,

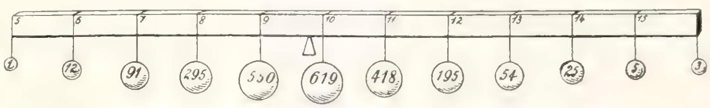


Fig. 5. Pearsonscher Wagebalken zur Feststellung des Mittelwertes einer Variationsreihe. Nach Pearson. Aus Goldschmidt.

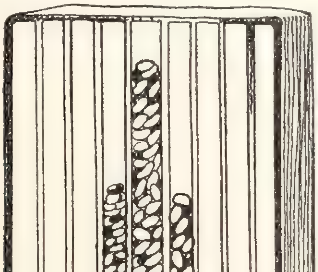


Fig. 6. De Vriessche Bohnenharfe zur plastischen Darstellung der Variation von Bohnensamen. Nach De Vries. Aus Goldschmidt.

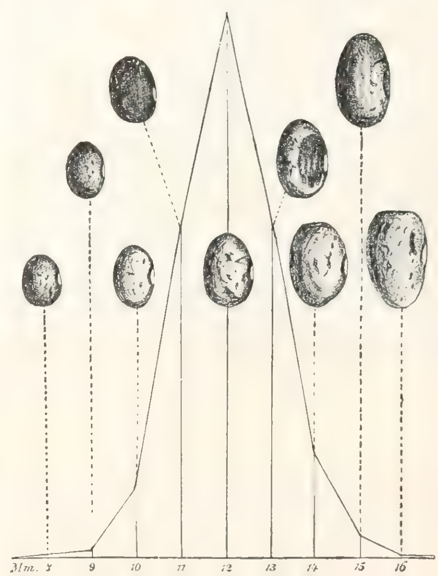


Fig. 6a (Ergänzung zu Fig. 6). Variationskurve für die Größe von Bohnensamen; über den Ordinaten, welche die Individuenzahl der einzelnen Größenklassen bezeichnen, ist je eine der betreffenden Variantentypen in natürlicher Größe eingezeichnet. Nach De Vries.

und zwar ist für Rechts oder Links gleich viel Wahrscheinlichkeit vorhanden. . . Es ist klar, daß der Zufall, wobei nur nach einer Seite wirkende Hindernisse sich wiederholen, immer seltener werden muß, und daher werden in die äußersten Abteilungen die wenigsten Kugeln gelangen" (frei nach Goldschmidt). Die Hindernisse in Gestalt der Nadeln sind nun den Ursachen zu vergleichen, welche die organische

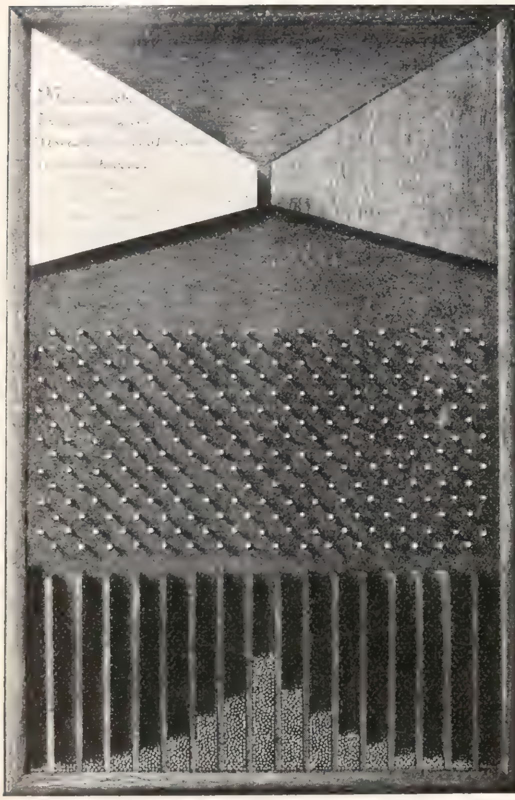


Fig. 7. Galtons Zufallsapparat („Quinkunx", „Tivoli"). Aus Goldschmidt.

Variation hervorrufen: dem Lebewesen stellen sich in Gestalt seiner äußeren und inneren Lebensbedingungen „Hindernisse" in den Weg, die es teils nach dieser, teils nach jener Seite ziehen. Je stärker ihre ablenkende Macht, desto seltener kommen sie vor, — je größer der Variationseffekt, desto mehr stellt er auch nur die Ausnahme dar.

3d) Mathematische Methoden: Die Verteilung der Schrotkugeln in Galtons Apparat und die dadurch symbolisierte Verteilung der Varianten auf tierische oder pflanzliche Bevölkerungen folgt also den Regeln der Wahrscheinlichkeit, die ihren mathematischen Ausdruck finden im Gaußschen Zufalls- oder Fehlergesetz: in einer Beobachtungsreihe ist bei gleicher Beobachtungsweise die Häufigkeit eines Beobachtungsfehlers Funktion seiner Größe. Kleine Fehler begeht man häufig, größere um so seltener, je weiter sie sich vom Mittelmaß entfernen. Einem „Beobachtungsfehler" ist es vergleichbar, wenn im Zufallsapparat auf ein Schrotkorn mehrmals Stöße nach derselben Richtung erfolgen, während es doch am wahrscheinlichsten, — während es doch Gesetz des Zufalls ist, daß jedem Stoß nach links am ehesten je einer wieder nach rechts entspricht. „Beobachtungsfehler macht aber auch die Natur, indem sie auf die Lebewesen wirkt, wie die Stecknadeln auf Schrotkügelchen, und je gewaltiger solch ein Fehler wird, der einen Organismus ganz aus der gewohnten Mittelmäßigkeit hinauswirft, desto schwerer wird er sich ereignen".

Ist so der annähernd symmetrische Bau der die Variation schriftlich ausdrückenden Zahlenreihen und der sie graphisch ausdrückenden Kurven ohne weiteres verständlich, so gestattet die binomische Formel $(a + b)^n$ seine präziseste Erfassung. Setzen wir hierfür konkrete Zahlen ein und rechnen die Formel aus, so bekommen wir stets eine Zahlenreihe, die sich auffällig einer Variationsreihe nähert. Tun wir dies zunächst nur für das Potenzzeichen, berechnen wir uns z. B. $(a + b)^4$, so erhalten wir $a^4 + 4\ a^3b + 6\ a^2b^2 + 4\ ab^3 + b^4$. Tun wir es jetzt auch für die Buchstaben innerhalb der Klammer und nehmen in einfachster Weise $a = b = 1$, so ist $(1 + 1)^4 = 1 + 4 + 6 + 4 + 1$. Die Summe der ganzen Reihe ergibt die Gesamtzahl von Individuen in der mathemathisch-statistisch untersuchten Population, von der man dann exakt angeben kann, inwieweit sie von der idealen Symmetrie der Binomialformel abweicht. Führen wir diesen Vergleich bei dem schon einmal benützten Beispiele von Quetelet an Körpergrößen amerikanischer Soldaten durch:

Größe in Zoll:	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76
Wirkliche Zahlen pro 1000:	2	2	20	48	75	117	134	157	140	121	80	57	26	13	5	2	1
Ideale Zahlen pro 1000:	2	9	21	42	72	107	137	153	146	121	86	53	28	13	5	2	0

Je reichlicher man das Material bemißt, je größer die Zahl untersuchter Individuen, desto genauer stimmen meist (wenn nicht besondere Verhältnisse obwalten, von denen wir sub 3eδ noch sprechen werden) die gefundenen Zahlen mit den arithmetisch postulierten überein. — Ebenso, wie man die Variationsreihe mit der ausgerechneten binomischen Formel vergleichen kann, so kann dies auch bezüglich der Variationskurve mit der idealen, eingipfeligen und vollkommen symmetrischen Binomialkurve geschehen:

in Figur 2 (S. 186) ist ein derartiger Vergleich vorgenommen.

Noch fehlt uns aber ein Maß, um zwei Variationsreihen miteinander zu vergleichen, die vom selben Objekt etwa zu verschiedener Zeit gewonnen wurden. Galton verwandte hierfür das von ihm sogenannte Quartil, dessen graphische Darstellung die Galtonsche Ogive (Fig. 8) angibt. Um das Quartil

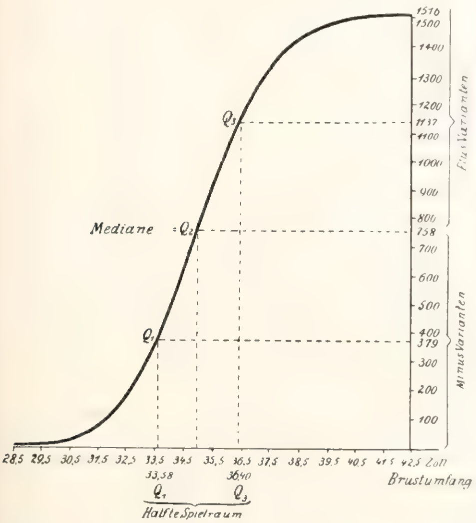


Fig. 8. Galtons Ogive: Verteilung von 1516 Soldaten nach ihrem Brustumfang. Q_1 = 1. Viertelsgrenze; Q_2 = 2. Viertelsgrenze; Q_3 = 3. Viertelsgrenze. Nach Quetelet. Aus Gruber und Rüdin.

zu berechnen, „summiert man die Variantenzahl von Klasse zu Klasse, von der untersten Klasse beginnend. Dann werden (ev. durch Interpolation) die Maße festgestellt, die von $^1/_4$, $^2/_4$, $^3/_4$ der Varianten nicht überschritten werden, bezw. die einzelnen Viertel abgrenzen. Der Grad, der das Material in zwei Hälften scheidet, ist die Mediane: die Hälfte aller Varianten ist dann auch zwischen dem 1. und dem 3. Viertelsgrad gelegen: der Abstand beider Grade heißt Hälftespielraum, die beiden außerhalb gelegenen Viertel heißen Flügelviertel. Die Hälfte des Hälftespielraumes ist das Quartil". In einem konkreten, von Galton bearbeiteten Fall hatte die Hälfte von 1516 Soldaten einen Brustumfang zwischen 33,58 und 36,40 Zoll, welche beiden Maße somit die Viertelgrenzen bilden. Der Hälftespielraum beträgt 2,82 Zoll, das Quartil ± 1,41 (dargestellt nach Kronacher).

Die Mehrzahl der Forscher bevorzugt heute als Vergleichsmaß zweier Variationsreihen desselben Objekts zu verschiedener Zeit die Standardabweichung oder Streuung, auch Variabilitätsindex genannt (Duncker), d. i. die Quadratwurzel aus der Summe der Quadrate aller Abweichungen, geteilt durch die Summe der Abweichung. In folgender Streuungsformel bedeutet σ die Streuung, Σ das Summenzeichen, welches anzeigt, daß alle pa^2 addiert werden müssen; a die Abweichung vom Mittelwert, p die Individuenzahl, welche diese Abweichung zeigt, n die Gesamtzahl der Individuen:

$\sigma = \pm \sqrt{\frac{\Sigma pa^2}{n}}$ Standardwertsklassen. Die Formel kann auch anders geschrieben werden, in welcher Gestalt sie von Duncker als Variabilitätsindex ε eingeführt wurde:

$$\varepsilon = \sqrt{\frac{\Sigma(V-M)^2}{n}}.$$

V ist hier die Variation, M der Mittelwert, V minus M also die Abweichung vom Mittelwert = a der früheren Formel. Σ bedeutet hier, daß alle Abweichungen jedes Exemplares zusammengezählt werden müssen, einschließlich p der früheren Formel. Die Streuung in Gestalt des Variabilitätsindex ε ist also nicht bloß ein Vergleichsmaß für zwei Reihen desselben Objekts, sondern überdies ein Maß für dessen Variabilität.

Graphisch dargestellt, ergibt die Streuung

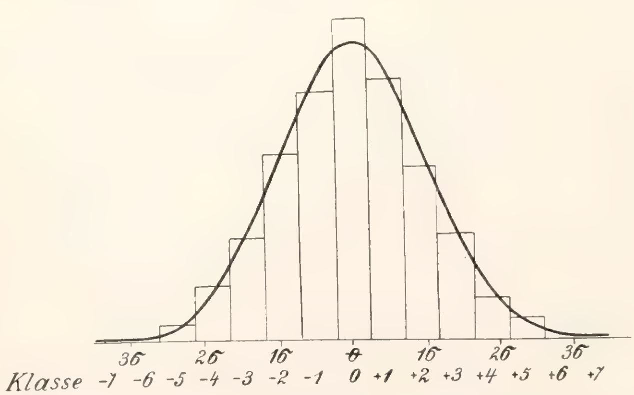


Fig. 9. Berechnung der Streuung (σ) in graphischer Darstellung: Treppenkurve der fluktuierenden Variation, Standardwertklassen, Verteilung pro 10000 von 1516 Soldaten nach ihrem Brustumfang: das von der Binomialkurve und ihrer Basis begrenzte Feld ist 10000 Fällen proportional; dasselbe gilt von der Treppenkurve. Aus Gruber und Rüdin.

die Figur 9, welche dem vorhin benützten Beispiel des Brustumfanges von 1516 Soldaten zugrundegelegt ist. Berechnen wir mit Goldschmidt die Standardabweichung noch für ein zweites, ebenfalls bereits früher herangezogenes Beispiel, nämlich für die Zähnchenzahl am Kieferrande des meerbewohnenden Borstenwurmes Nereis limbata: die Variationsreihe lautete:

Zähnchenzahl	2	3	4	5	6	7	8
Individuenzahl	7	30	80	148	98	29	6

Zu allererst müssen wir den Mittelwert kennen, da wir ja in Gestalt von a die Abweichung vom Mittelwert brauchen. Wir erhalten ihn, wenn wir jeweils den Klassenwert mit der Zahl auf die betreffende Klasse entfallender Individuen multiplizieren:

$$
\begin{aligned}
7\,.\ \ 2 &= 14\\
3\,.\ 30 &= 90\\
4\,.\ 80 &= 320\\
5\,.148 &= 740\\
6\,.\ 98 &= 588\\
7\,.\ 29 &= 203\\
8\,.\ \ 6 &= 48\\
\Sigma &= 2003
\end{aligned}
$$

Die Gesamtzahl untersuchter Exemplare $n = 398$, also der Mittelwert $M = \frac{\Sigma}{n} = \frac{2003}{398} = 5{,}03$. Wege, um den Mittelwert bei Vorhandensein sehr langer Variationsreihen weniger umständlich zu finden, möge man bei Johannsen nachsehen. Den soeben gefundenen Mittelwert vereinfachen wir auf 5, die Abweichungen von ihm sind dann $-3, -2, -1, 0, +1, +2, +3$, ihre Quadrate 9, 4, 1, 0, 1, 4, 9, multipliziert mit p, der Individuenzahl in jeder Klasse:

$$
\begin{aligned}
9\,.\ \ 7 &= 63\\
4\,.\ 30 &= 120\\
1\,.\ 80 &= 80\\
0\,.148 &= 0\\
1\,.\ 98 &= 98\\
4\,.\ 29 &= 116\\
9\,.\ \ 6 &= 54\\
\Sigma p\alpha^2 &= 531
\end{aligned}
$$

Da $n = 398$, so ist $\frac{\Sigma p\alpha^2}{n} = \frac{531}{398} = 1{,}33$ und $\sigma = \pm \sqrt{1{,}33} = 1{,}15$. Die Streuung beträgt in unserem Falle 1,15 Zähnchen, bei Gewichtsmerkmalen wäre sie in Gramm, bei Längenmerkmalen in mm, bei Farbmerkmalen in Farbenklassen usw. benannt.

Drücken wir aber die Wurzel der mittleren quadratischen Abweichung in Prozenten des Durchschnitts aus, so bekommen wir den Variationskoeffizienten $v = \frac{100\sigma}{\mu} = \frac{100.1{,}15}{5} = 23$ in unserem besonderen Exempel. Wir besitzen im Variationskoeffizienten ein (freilich nicht immer brauchbares) Maß, mittels dessen wir auch verschiedene Variationsreihen, nicht nur solche vom selben Objekt, und ihre Variabilitäten miteinander vergleichen können. So fand Peter für die Chordazellen der Seescheide Phallusia mammillata eine Streuung von 1,18 und den Mittelwert 40. Wollen wir diese Variabilität mit derjenigen der Zähnchenzahl von Nereis limbata vergleichen, wo die Streuung 1,15 und der Mittelwert 5 betrug, so geht das nicht ohne weiteres, weil 1,15 Zähnchenklassen, 1,18 aber Zellenklassen bedeuten. Jedoch die Koeffizienten $\frac{100.1{,}5}{5} = 30{,}00$ und $\frac{100.1{,}18}{40} = 2{,}95$ lassen sich sofort vergleichen, indem sie die Variabilität der Nereis-Zähnchen rund 10 mal größer zeigen als die der Chordazellen von Phallusia. Da der Mittelwert innerhalb gewisser Grenzen schwankt, wird das Resultat durch Hinzufügen eines mittleren Fehlers (z. B. $M = 52{,}09 \pm 0{,}28$, wobei letztere Zahl den Mittelfehler angibt) noch verbessert.

Bisher fanden wir Maße, um Variationsreihen zu vergleichen, die von verschiedenen Arten oder von derselben Art zu verschiedenen Zeiten gewonnen werden. Es erübrigt, ein Maß anzugeben, mittels dessen Variationskurven von derselben Art, aber verschiedenen Merkmalen derselben verglichen werden können. Ein solches Maß ist der Korrelationskoeffizient. Unter Korrelation, versteht man bekanntlich die Erscheinung, daß zwei oder mehrere Merkmale voneinander abhängig sind, in Wechselbeziehung zueinander stehen, so zwar, daß Variation des einen Variation auch des anderen mitbedingt. Die Korrelation kann positiv oder direkt sein, wenn mit Steigen des einen Merkmals auch das andere gesteigert wird; negativ oder invers, wenn mit Steigerung des einen das andere absinkt. Eine Zeitlang schien es, als ob der Korrelationsbegriff aufgelöst werden müsse, da viele Merkmale unabhängig voneinander variieren und sich, wie die Mendelsche Regel zeigt, auch unabhängig vererben, ja daß anscheinend feste Korrelationen durch besondere Züchtungskombinationen dennoch gebrochen werden können, wie z. B. diejenige zwischen Geschlecht und zugehörigen Geschlechtsmerkmalen (Männchen und Hörnertragen bei Schafen usw.). Ich bin immer dafür eingetreten, daß Aufhebbarkeit einer Korrelation und ihr Fehlen nicht verwechselt werden dürfen; außerdem bietet gerade der Mendelismus Tatsachen, die mit dem alten Korrelationsbegriff noch immer am besten erklärt werden, nämlich die sogenannten Faktorenkoppelungen für positive, Faktorenab-

stoßungen (Repulsionen) für negative Korrelation (vgl. den Artikel „Bastardierung“).

Um nun statistisch erforschte Korrelationen in Form unserer Aufzählungsreihen niederzuschreiben, trägt man von links nach rechts die Variantenklassen des einen der zu untersuchenden Merkmale ein, von oben nach unten die des anderen, korrelativ mit jenem zu vergleichenden Merkmals; dann ordnet man das Material des einen Merkmals (mit welchem man beginnt, ist gleichgültig) in die einzelnen Klassen ein und erhält so viele Gruppen davon, als es Klassen gibt; nun ordnet man zuletzt das Material, das vom zweiten Merkmal geliefert wird, nach den Gruppen des ersten. Die folgende Korrelationstabelle, die nach Tower die Beziehung zwischen der Körperlänge kopulierender Käferpaare und Häufigkeit des Kopulierens gleichgroßer („Homogamie“) ausweist, wird am besten zeigen, wie es gemeint ist:

Größenklassen der ♀♀	Größenklassen der ♂♂									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	90	10	2	—	—	—	—	—	—	—
2	6	70	6	—	—	—	—	—	—	—
3	4	13	71	13	1	—	—	—	—	—
4	—	7	12	74	10	5	—	—	—	—
5	—	—	8	12	76	10	5	1	—	—
6	—	—	1	1	11	70	11	2	3	—
7	—	—	—	—	2	13	82	85	6	1
8	—	—	—	—	—	12	2	10	88	3
9	—	—	—	—	—	—	—	2	2	6
10	—	—	—	—	—	—	—	—	1	90

Also von 100 daraufhin beobachteten Paaren gehören die allermeisten gleichen Größenklassen an, d. h. es begatten sich mit Vorliebe gleichgroße Tiere. Beispielsweise die größten Käfermännchen (Längenklasse 10) kopulierten zu 90% mit ebensogroßen Weibchen, nur 6 von diesen größten Männchen bestiegene Weibchen gehörten der nächst kleineren, 3 der zweit- und eines der drittkleineren Klasse an, während noch kleinere Weibchen für jene Riesen nicht mehr in Betracht kamen. Aehnliches wurde von Jennings für Infusorien, von Pearson für den Menschen gefunden, während Enriques bei anderen Infusorien und Galton beim Menschen die Homogamie vermißte. In jener Tabelle jedoch kommt jedesfalls für den Coloradokäfer in der erwähnten Hinsicht positive Korrelation zum Vorschein, was sich schon beim äußeren Anblick der Tabelle darin kundgibt, daß die Zahlenreihen von links oben nach rechts unten absteigen. Bei negativer Korrelation würden sie von links nach rechts aufsteigen, weil dann bei der Minimalklasse des einen Merkmals (ganz links) die meisten Zahlen in die Rubrik der Maximalklasse des anderen Merkmals (ganz unten) eingetragen werden müßten und umgekehrt. Auch fehlende Korrelation, Unabhängigkeit der untersuchten Merkmale kann man der Zahlenverteilung in der Tabelle sogleich ansehen; die Zahlen formen nämlich diesfalls innerhalb des Korrelationsrechtecks einen stehenden Rhombus, wie es folgendes, nach Helwegs Angaben von Johannsen errechnetes Beispiel über die Beziehungen zwischen Wurzelverzweigung und Zuckergehalt der Rüben anzeigt:

Prozente verzweigter Rüben	Prozentiger Gehalt an Trockensubstanz							
	7.5	8	8,5	9	9,5	10	10,5	
0	—	—	—	—	1	—	—	—
2	—	—	—	4	5	—	—	—
4	—	1	1	9	11	6	2	—
6	—	2	7	7	5	6	1	—
8	—	2	7	6	3	2	2	—
10	—	—	2	3	—	1	—	—
12	—	—	—	1	—	—	—	—
14	—	—	—	—	1	—	—	—
16	—	—	—	—	—	—	—	

Die Korrelation kann ebensogut wie die absolute Variation graphisch dargestellt werden: Figur 10 zeigt die positive Korrelation

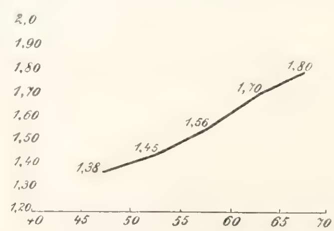


Fig. 10. Positive (gerade) Korrelation zwischen Gerstenkörnergewicht in mg (Abszisse: 40,45,50 usw.) und Stickstoffprozenten (Ordinate: 1,20, 1,30, 1,40 usw.). Nach Johannsen. Aus Gruber und Rüdin.

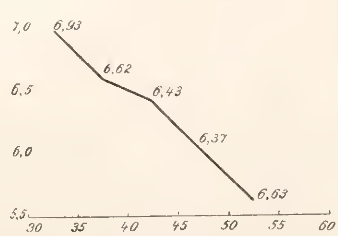


Fig. 11. Negative (inverse) Korrelation zwischen Haferkörnergewicht in mg (Abszisse: 30, 35 usw.) und Prozenten Fett (Ordinate 5,5, 6,0 usw.). Nach Johannsen. Aus Gruber und Rüdin.

zwischen Körnergewicht und Stickstoffgehalt bei der Gerste, Figur 11 negative Korrelation zwischen Körnergewicht und Fettgehalt beim Hafer, beides nach Johannsen. Galton hat die Korrelation zwischen Elternmerkmalen und Nachkommenmerkmalen berechnet, und das spezielle Bild für menschliche Körpergröße, gewonnen an 928 erwachsenen Nachkommen von 205 Elternpaaren, sieht folgendermaßen aus (Fig. 12): Vertikal sind

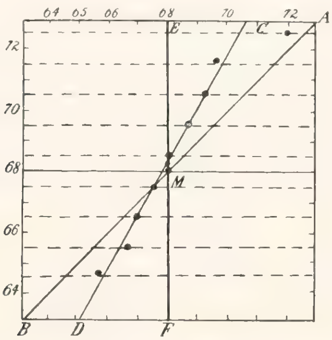


Fig. 12. Graphische Berechnung der Korrelation zwischen Eltern und Nachkommen. Nach Galton. Aus Goldschmidt.

die Elternmittel abgetragen und durch punktierte horizontale Linien wiedergegeben; horizontal dann noch die Kindermittel, und überall, wo ein Kindermittel gleiche Lage hat wie ein zugeordnetes Elternmittel, ist dies auf den Linien der Elternmittel durch einen dicken Punkt angezeigt. Die Punkte liegen wohl nicht ganz in einer Reihe, aber doch so, daß die Gerade CD an allen, die sie nicht schneidet, sehr nahe vorüberläuft. Die Diagonale AB aber verbindet alle Punkte, in denen auf gleichen vertikalen und horizontalen Ziffern errichtete Lote einander treffen. Ungefähr bei 68 schneiden sich die beiden Linien AB und CD, was besagt, daß nur Nachkommen mittelmäßiger Eltern letzteren gleichen. Das Verhältnis der Abweichungen zwischen Eltern und Kindern aber ist gegeben durch das Verhältnis der Strecken EA zu CA = 2:3, — das heißt, jedes Kind weicht vom Mittelwert der Bevölkerung um $^1/_3$ weniger ab, als seine Eltern. Wenn auch der zahlenmäßige Betrag dieses Rückschlags nahezu für jede Art von Lebewesen verschieden ist — für den Samendurchmesser der spanischen Wicke beträgt er z. B. $^2/_3$ —, so enthalten dennoch die Galtonschen Befunde eine Regelmäßigkeit, die, bekannt als Galtonsches Rückschlags- oder Regressionsgesetz, am besten durch folgende zwei Sätze ausgedrückt wird: 1. Die Nachkommen weichen weniger vom Typus ab als die Eltern; 2. Sie weichen jedoch nach derselben Richtung vom Durchschnitt ab wie die Eltern. — Im zweiten Satz spricht sich die positive Korrelation zwischen Vor- und Nachfahrenmerkmalen aus, die zwar keine vollständige (stets kleiner als 1) ist, aber doch bewirkt, daß innerhalb eines Tier- oder Pflanzenbestandes jeder Plusabweicher wiederum Plusvarianten zeugt, jeder Minusvariant abermals Minusvarianten. Nebenbei bemerkt, heißt es aus bald zu erörternden Gründen den Galtonschen Ergebnissen größere Gerechtigkeit widerfahren lassen, wenn man das Verhältnis zwischen Ahnen- und Nachkommenvariation durchaus nur als Korrelation betrachtet, nicht aber als Kausalität; wenn man mit anderen Worten zwar die statistisch erhaltenen Verhältnisse registriert, aber dabei nicht von „Erblichkeit" spricht.

Wenn ich eben sagte, die Korrelation zwischen Ahn und Nachkommen ist kleiner als 1, so habe ich damit eigenlich schon den früher erwähnten Korrelationskoeffizient benützt. Auf rein rechnerischem Wege findet man ihn nach der Bravaisschen Formel $r = \frac{\Sigma \alpha_x . \alpha_y}{n . \sigma_x . \sigma_y}$, wo x und y die beiden, zueinander in Korrelation stehenden Eigenschaften, α deren Abweichungen vom Mittel, σ deren Streuung, n die Gesamtzahl der Individuen und Σ das Summenzeichen ist. Der Korrelationskoeffizient r ist also die Summe aus den Produkten der Abweichungen, dividiert durch das Produkt aus Individuenzahl und Streuungen. Dabei kommt immer eine Zahl zwischen — und + 1 heraus: ist r = + 1, so bedeutet das vollkommene, gerade; ist r = 0, so bedeutet es fehlende Korrelation; ist es negativ, umgekehrte Korrelation.

3e) Experimentelle Methoden. α) Unzulänglichkeit der bisher besprochenen Methoden: Während wir von der systematischen, geographischen und ökologischen Methode schon früher einsahen, daß sie, jede für sich allein, zur kausalen Variationserforschung nicht ausreichen, könnte es doch nach dem bisherigen scheinen, als sei mit Hilfe der statistisch-mathematischen Methode eine vollkommene Aufklärung erreichbar. Indes schon anläßlich Besprechung des Galtonschen Regressionsgesetzes warnte ich davor, die Ergebnisse als bindend für ein aufs engste mit der Variationslehre zusammenhängendes Problem zu akzeptieren, nämlich fürs Vererbungsproblem.

Inwiefern die Warnung berechtigt war, soll jetzt aus Heinckes mustergültigen Untersuchungen am Hering, Dunckers an Seenadeln hervorgehen. Mehr als 200000 variationsstatistische Messungen und Zählungen von über 60 Einzeleigenschaften ergaben typische Binomialkurven für die Individuen desselben Laichschwarmes; in verschiedenen Schwärmen aber ist

der Mittelwert für jedes einzelne Merkmal ein anderer. Die Schwärme entsprechen also anscheinend ebensovielen Rassen; um weiter festzustellen, wohin überall die Schwarmmitglieder sich außer der Laichzeit zerstreuen, galt es, an beliebig gefangenen Exemplaren die Rassenzugehörigkeit zu bestimmen. Der Inspektion eines oder weniger Merkmale gelingt das nicht, weil der betreffende Fisch, je nachdem er diesbezüglich ein Plus- oder Minusabweicher ist, verschiedensten Rassen angehören kann; ohne Vergleich mit vielen Artgenossen aus gleichem Schwarm vermag man es ihm aber nicht anzusehen, ob eines seiner Merkmale durchschnittlich ist oder nach welcher Richtung es abweicht. Diese Schwierigkeit wurde noch scharfsinnig umgangen: vergleicht man viele Eigenschaften bei einem Individuum, so bekommt man, die einzelnen Eigenschaften auf eine gemeinsame Einheit bezogen, eine binomiale Variationsreihe ähnlich wie von einer Eigenschaft für viele Individuen; gleichwie die meisten Individuen in bezug auf jedes Merkmal sich nahe dem Mittelwert gruppieren, so auch gehören die meisten Merkmale jedes Individuums ungefähr dem Mittelwert an, — dort Individuen, hier Merkmale werden um so seltener, je weiter sie sich vom Mittelwert entfernen. Schwankt man also, ob man einen irgendwo gefischten Hering als norwegischen Frühjahrs-, jütländischen Herbst- oder weißen Meerhering agnoszieren soll, so wird man sich für diejenige Rasse entscheiden, deren Mittelwerte von den meisten Eigenschaften des Tieres annähernd eingehalten werden. Ganz exakt läßt es sich berechnen mit Hilfe des Satzes, daß die Summe der Quadrate der Abweichungen vom Mittelwert ein Minimum ist: ergibt bei einem zufällig gefangenen Hering die Quadratsumme der Abweichungen vieler seiner Eigenschaften vom Mittelwert des Jütlandherings 6,317, des norwegischen Herings 3,696, des Weißmeerherings 3,213, so gehört unser Exemplar zur letztgenannten Rasse, weil der gefundene Wert das Minimum ist.

Da die verschiedenen Rassencharaktere in verschiedenen Jahren an gleichen Stellen konstant bleiben, so sind sie wahrscheinlich erblich; und da die Rassenverschiedenheiten um so größer werden, je weiter die Rassen geographisch und daher auch klimatisch getrennt sind, so werden sie wahrscheinlich durch äußere Lebensbedingungen verursacht. Beides endgültig zu entscheiden, ist der statistischen Methode aber nicht gegeben: manche Variationen der Lebenslage sind nicht erblich oder doch in vielen Generationen noch immer nicht erblich geworden; es könnten mithin die in den Laichschwärmen beobachteten regelmäßigen Abweichungen Jahr für Jahr durch die gleichen äußeren Faktoren wieder neu hervorgerufen und nicht einfach durch Vererbung von Generation zu Generation übertragen werden. Welcher äußere Faktor dabei der wirklich verantwortliche ist, läßt sich hinwiederum aus dem schon sub 3b (S. 184) angedeuteten Grund, hauptsächlich wegen des unübersehbaren Faktorenkomplexes jeder Lebenslage, nicht erkennen. Hier hälfe also nur das Induktions- und Zuchtexperiment.

Recht oft enthält eine Variationsreihe Maximalzahlen von Individuen bei anderen als dem Mittelwert, etwa an zwei oder mehr Stellen, so daß die Reihe nicht symmetrisch gebaut ist; überträgt man sie in Kurvenform, so entstehen zwei- oder mehrgipfelige Kurven, wie Figur 13, die aus einem Gemisch von norwegischem und Weißmeerhering gewonnen ist, und Figur 22 (S. 199). In solchen Fällen konstatiert die Variationsstatistik gern Vorhandensein so vieler erblicher Rassen, als die Kurve Gipfel hat, und trifft sicher häufig damit das Richtige; andererseits müssen nicht erbliche Lebenslagevariationen sowie feste

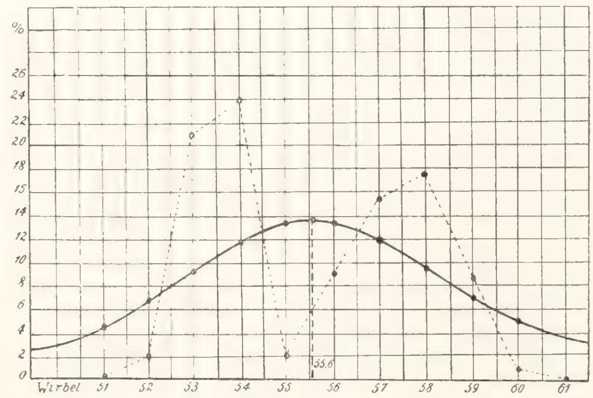


Fig. 13. Zweigipflige Kurve für Wirbelzahl eines Gemisches von 58 norwegischen und 50 Weißmeerheringen (punktiert), verglichen mit idealer eingipfliger Kurve. Nach Heincke. Aus Goldschmidt.

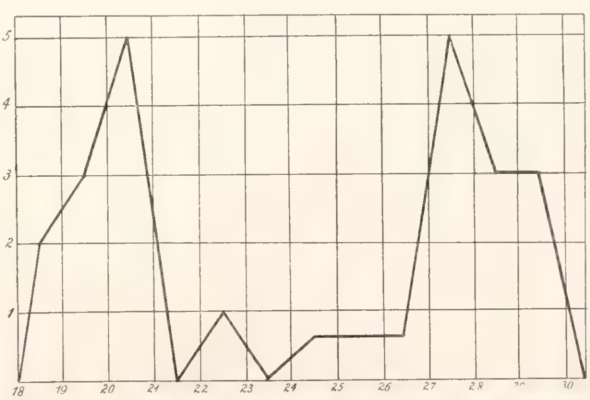


Fig. 14. Zweigipflige Kurve für Flügellänge von Weibchen und Männchen einer Familie Fichtenspinner (Lymantria monacha). Nach Goldschmidt.

Polymorphismen innerhalb derselben Rasse ebenfalls mehrgipfelige Kurven liefern, und dann ergeben sich für ein nur statistisch und nicht auch anderweitig biologisch, mindestens genau systematisch und ontogenetisch behandeltes Material bedenklichste Trugschlüsse. Figur 14 zeigt einen Fall, wo Geschlechtsdimorphismus, Figur 15 einen solchen, wo Altersunterschied an der Zweigipfeligkeit Schuld ist. Weldon fand in Neapel für die Stirnbreite der Strandkrabbe eine nach Pearsons Berechnung aus zwei eingipfeligen Kurven zusammengesetzte unsymmetrische Kurve und schloß daraus auf einen Dimorphismus innerhalb der Art; nach Giard war am Zustandekommen des Gipfels schmalstirniger Individuen ihre Verkümmerung durch massenhaft auftretende Parasiten (Sacculina, Portunion) schuld. Ein anderer Trugschluß, nicht bezüglich des Vererbungs-, sondern mehr bezüglich des Zuchtwahlphänomens, begegnete Thompson und Weldon an derselben Krabbe bei Plymouth, wo die Frontalbreite gleichgroßer Panzer von Jahr zu Jahr abnahm, seit durch einen Wellenbrecher große Mengen von Sinkstoffen im Wasser der Bucht schwebend zurückgehalten wurden. Da der gezähnte Panzerrand als Atemfilter dient, waren die schmäleren Tiere besser vor Kiemenverschlammung geschützt und nach Auslese der breitgepanzerten übrig geblieben. Da aber laut Przibrams Einzelkulturen die relative Frontalbreite beim selben Individuum von Häutung zu Häutung abnimmt, so könnte der Wachstumsverlauf derselben Individuen für beobachtete Verschmälerungen verantwortlich sein, zumal gleichgroße Krabben durchaus nicht immer gleichalt sind und gleichviele Häutungen absolviert haben. Weldons Schluß wäre also wertlos ohne experimentelle Prüfung, die er nun allerdings ebenfalls in der Weise vornahm, daß er die Krabben in Gefäßen mit künstlicher Aufwirbelung feinen Tones hielt, worauf von 248 Ausgangstieren die 94 schmäleren überlebten.

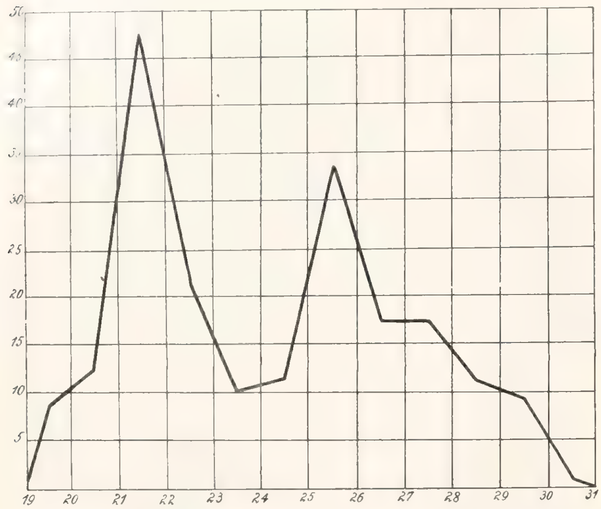


Fig. 15. Zweigipflige Kurve für Nasen-Steißlänge von 200, jedoch je zur Hälfte 12—14 und 22—24 Monate alten Fröschen. Nach Goldschmidt.

Ueberall also muß oder müßte vielmehr das Experiment ein letztes Wort sprechen, um wertvolle statistische Ergebnisse erst unschätzbar zu machen; gewiß wird solche Prüfung oft deren Bestätigung, oft aber auch Verwerfung ergeben.

β) Anwendung innerer Faktoren (Züchtungsmethode): Derartige Korrektur erfuhr vor allem das Galtonsche Rückschlagsgesetz durch Auffinden der „reinen Linien“ seit Johannsen und einigen Vorläufern (vgl. den Artikel „Vererbung“ — Svalöfer Methode), und damit erfuhr auch die Selektionstheorie eine Einschränkung. Denn bestände Galtons Gesetz uneingeschränkt zu Recht, so zwar, daß die jeweiligen Kinder stets im selben Sinne vom Typus abweichen wie die Eltern, dann ergäbe sich fortlaufende Verschiebung der Gesamtpopulation und somit allmähliche Ueberführung einer Form in eine ganz andere, lediglich durch fortgesetzte Zuchtwahl (Fig. 16). Johannsen entnahm nun einem Bohnenbestand eine einzelne Bohnenpflanze, befruchtete sie mit Pollen ihrer eigenen Blüte und zog so in strengster Inzucht aus den Samen zahlreiche Nachkommen, die er abermals — gleichwie vorher den ganzen Bestand — variationsstatistischer Prüfung unterzog. Wiederum erhält man eine binomiale Kurve, nur eine in sämtlichen Dimen-

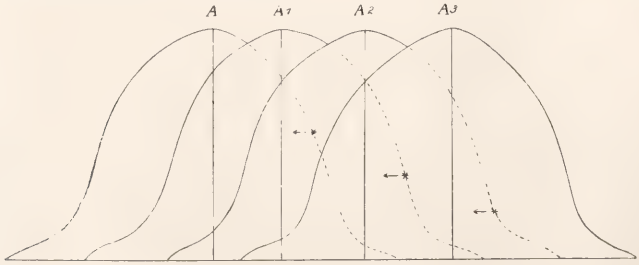


Fig. 16. Dreimalige Verschiebung des Phänotypus durch Zuchtwahl mit jedesmaliger teilweiser Regression. *Stellen der Kurven A, A_1, A_2, an denen die Auslese erfolgte. Nach Goldschmidt.

sionen kleinere. Ihre Höhe ist niedriger, weil nicht so viel Individuen zur Verfügung waren wie im Naturbestand; ihre Basis kürzer, weil die Variation sich hier innerhalb engerer Grenzen bewegt. Wiederholt man den Inzuchtversuch mit großen, mittleren, kleinen, bezw. ein andermal mit schweren, mittelschweren und leichten Individuen und zeichnet die gefundenen kleinen Kurven in die große Variationskurve ein (Fig. 17), die

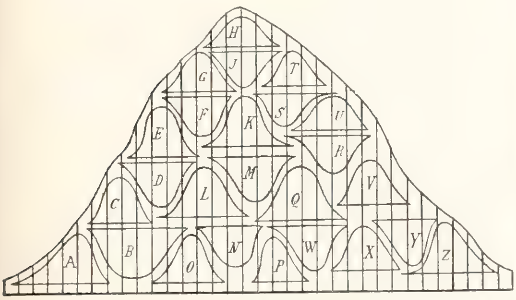


Fig. 17. Phänotypus und Biotypen A—Z. Nach Lang (vereinfacht).

sich vorhin aus der ganzen Population ergeben hatte, so gelangt man mit der Zeit zu der eigentlich ja selbstverständlichen Vorstellung, daß die aktuelle Variationsweite der ganzen Bevölkerung sich aus der jeweils enger begrenzten potentiellen Variabilität ihrer einzelnen Vertreter zusammensetzt. Johannsen nennt diese Komponenten, die aus Selbstbefruchtung eines einzelnen Pflanzenexemplares oder allenfalls Kreuzbefruchtung eines einzigen reinrassigen Tiergeschwisterpärchens, oder aus Parthenogenese oder vegetativer Fortpflanzung abgeleitet werden, reine Linien (Biotypen); den willkürlich herausgegriffenen Bestand aber, woraus sie isoliert wurden, nennt er Scheintypus (Phänotypus), um auszudrücken, daß nur die Biotypen etwas Einheitliches, Festes, die Phänotypen aber ein buntes Gemisch aller erdenklichen Variationslinien bilden. Die wahre Bedeutung dieser Feststellung ist erst durch Auslese zu erkennen, der einmal die Population, das andere Mal nur eine reine Linie unterzogen wird: bringe ich dort nur lange Exemplare zur Aussaat, so sind schon in der nächsten Generation alle kleinen Varianten verschwunden, wogegen sie besonders viele Plusvarianten enthält. Die Population folgt also, wie wir ja schon wußten, dem Galton-Gesetz (Fig. 16). Das wiederholt sich in weiteren Generationen, wenn man Selektion in gleicher Richtung fortsetzt, doch wird der Effekt immer geringer und hört endlich auf. Wir haben die extremen Plusvarianten, in unserem Falle die Riesen, aus dem Bestande selegiert, aber darüber ist die Zuchtwahl machtlos: sie allein vermag den Bestand nicht über die äußersten Punkte seiner Variationsbreite hinauszuführen, kann keine Steigerung der Variabilität hervorbringen. Wir haben im Phänotypus durch mehrere Generationen hin nichts anderes ausgelesen, als was durch Inzucht des oder der sorgsam ausgeklaubten allergrößten Exemplare schon in der nächsten Generation vorgelegen hätte: die reine Linie der extremen Plusvarianten. — Im Biotypus hingegen kann von einer Selektionswirkung überhaupt kaum gesprochen werden; denn so oft auch wir größte oder schwerste Exemplare suchen und die nur aus ihnen gezogene Nachkommenschaft prüfen, immer bekommen wir annähernd dieselbe Kurve, immer dieselben Mittelwerte. Der Rückschlag zum Durchschnitt ist hier stets ein sofortiger und totaler, das Galtonsche Gesetz innerhalb der reinen Linie ungültig. Damit die Selektion auch im Biotypus angreifen kann oder, was auf dasselbe herauskommt, damit sie imstande sei, Variation und Variabilität des ganzen Phänotypus zu verschieben, muß etwas hinzukommen, ein Anstoß anderswoher als von der rein negativ siebenden Zuchtwahl.

Woher solche Einflüsse stammen, werden wir noch hören (siehe 4a); für jetzt sei auf eine Erscheinung hingewiesen, die sich von den vielen kleinen Kurven der Biotypen im Rahmen der großen scheintypischen Kurve (Fig. 17) und ebenso aus der schematischen Darstellung in Figur 18 ablesen läßt, eine Erscheinung, von der wir auch bereits gelegentlich der Schwierigkeit, einen Hering seines Laichschwarmrasse zuzuweisen, Andeutung empfingen: nämlich die transgressive Variabilität. Die kleinen Kurven, die ja den Bereich der von ihnen komponierten großen Kurve vollständig ausfüllen müssen, greifen naturgemäß an mannigfachen Stellen übereinander; ein und dieselbe Variante kehrt häufig in mehreren Kurven wieder, und es ist ihr nicht ohne weiteres anzusehen, zu welchem Biotypus sie gehört. Wir sahen in Gestalt der Heinckeschen Berechnungen ein gewisses Auskunftsmittel, auf rein statistischem Wege darüber Aufschluß zu erlangen; ganz verläßlich bietet ihn aber nur die reine Weiterzucht: schlägt die Nachkommenschaft in den Mittelwert der Kurve A zurück, so gehört sie zum Biotypus A, nicht zu B, dessen Variationskurve von A teilweise gedeckt wird, aber einen anderen Mittelwert besitzt.

γ) Anwendung äußerer Faktoren (Induktionsmethode): Die Artikel „Entwickelungsmechanik" und „Deszendenztheorie" bringen zahlreiche Beispiele und Abbildungen (Fig. 1 S. 903 Fig. 2; S. 904),

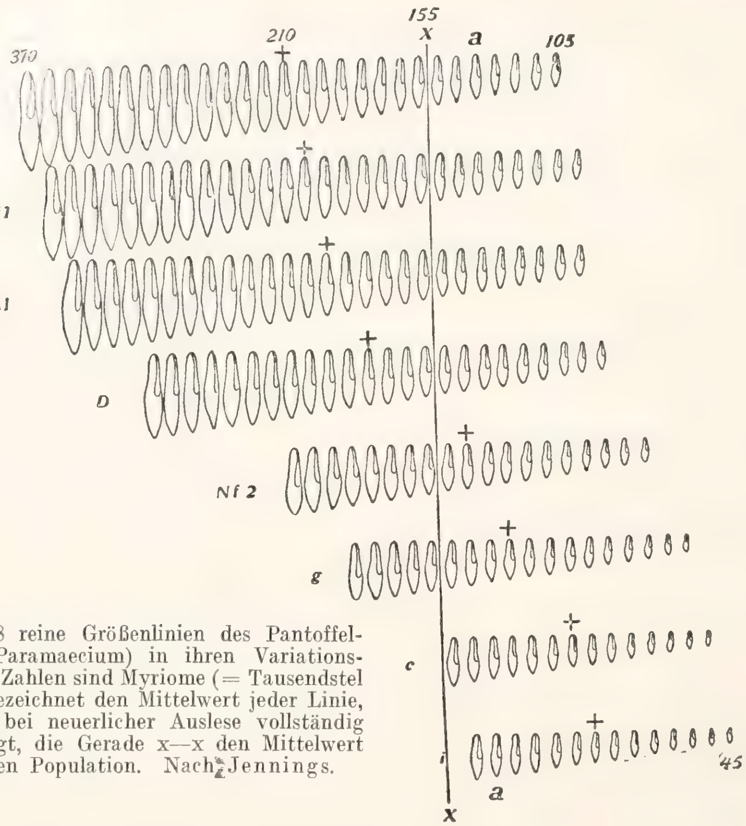


Fig. 18. 8 reine Größenlinien des Pantoffeltierchens (Paramaecium) in ihren Variationsreihen. Die Zahlen sind Myriome (= Tausendstel mm). + bezeichnet den Mittelwert jeder Linie, in den sie bei neuerlicher Auslese vollständig zurückschlägt, die Gerade x—x den Mittelwert der ganzen Population. Nach Jennings.

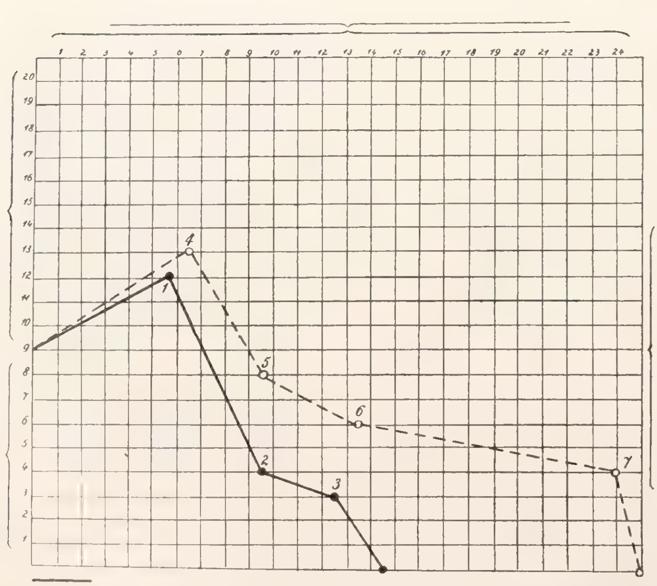


Fig. 19. Farbverschiebung beim Koloradokäfer (Leptinotarsa decemlineata) in hoher und (punktiert) niedriger Temperatur. (Die Ziffern auf den Kurven numerieren bloß die Versuchsreihen. Erst steigen beide Kurven zum Melanismus, dann fallen sie zum Albinismus. Nach Tower. Aus Goldschmidt.

welche die experimentelle Beeinflussung der Variation durch äußere Faktoren dartun.

Schon rein methodisch und bei Deutung der Ergebnisse sind jedoch folgende Punkte zu beachten, die bisher nicht immer hinlänglich beobachtet wurden: 1. Ein und derselbe Faktor in gleichem Grade angewendet, kann dennoch verschiedene Reaktionen an Individuen gleicher Art und Rasse hervorbringen, wenn diese Individuen von verschiedener Herkunft sind; z. B. verhalten sich Exemplare, die aus nördlichen Gegenden stammen, durchaus anders, nämlich empfänglicher gegen Wärmewirkung, als solche aus südlichen Gegenden (vgl. auch 4c Schluß). Dieser

oft übersehene Umstand wird zur habituellen Fehlerquelle bei Freilandbeobachtungen, indem er gewisse Veränderungen der Feuchtigkeit und Kühle zuzuschreiben verleitete, die in Wahrheit der Wärme und Trockenheit zuzuschreiben waren, wenn die betreffende Population eine relativ wärmere und trockenere Terraininsel inmitten eines kühl-feuchten Revieres bewohnte und dann für die Kontrastwirkung um so empfänglicher geworden war. — 2. Ein und derselbe Faktor, in verschiedenen, wenn auch nahe beieinander liegenden Graden angewendet, bewirkt an dieser Grenze oft entgegengesetzte Reaktionen bei Individuen gleicher Rasse, Herkunft, überhaupt gleicher Beschaffenheit; z. B. liegt für Lacerta serpa bei 37° C solch ein kritischer Punkt, bis zu welchem die schwarzbraunen Pigmente sich vermehren und Melanismus erzeugen, von dem ab aufwärts aber selbst die Melanine der Hitze nicht mehr standhalten, an stärkst exponierten Stellen zerstört werden und eine melanoleukische Bleichungsform hervorgehen lassen. — 3. Ein und derselbe Faktor pflegt, in seinen gegensätzlichen Extremen angewendet, gleiche Reaktionen hervorzurufen; z. B. reagieren Schmetterlinge und Käfer (Fig. 19) auf Frost wie Hitze mit gleichen Abänderungen der Flügelfärbung, während Wärme und Kühle hiervon und untereinander abweichende Aenderungen hervorbringen; es gibt einen Hitze- wie einen Frostmelanismus und, bei noch stärkeren Extremen, -Albinismus. Die zuletzt erwähnte Gesetzmäßigkeit in der Wirkungsweise äußerer Faktoren scheint hauptsächlich darauf zu beruhen, daß die Extreme des Faktors, gleichviel ob sie auf ihrer positiven oder negativen Skala die Vitalitätsgrenzen des veränderlichen Gewebes überschreiten, entweder eine gleichmäßige Hemmung oder Zerstörung in seiner Entwickelung verursachen, so daß es (z. B. das Pigment) entweder auf einem ontogenetischen Durchgangsstadium stehen bleibt oder vernichtet wird. — 4. Verschiedene Faktoren können, auf gleichartige und gleichbeschaffene Organismen angewendet, von gleichen Reaktionen begleitet sein: Melanismus z. B. kann, wie wir schon vernahmen, durch beide Temperaturextreme, aber auch durch beide Feuchtigkeitsextreme, ferner durch schwarzen Boden und endlich durch reiche Ernährung zustandekommen; freilich gewährt dann die unter gemeinsamen Namen, wie „Melanismus“ zusammengefaßte Erscheinung nicht jedesmal genau das gleiche Bild, — so kommt Dürre-Melanismus bei Lacerta durch Verdüsterung der Grundfarbe und dadurch sekundär bedingtes Verschwinden der dunklen Zeichnung, Hitze-Melanismus durch Ausbreitung der Zeichnung und dadurch bedingtes Verdrängtwerden der Grundfarbe zuwege. — 5. Zwei aufeinanderfolgende Entwickelungsstadien verhalten sich manchmal ein und demselben Faktor gleichen Grades gegenüber recht verschieden und sogar konträr: bei Froschlarven bis knapp vor Durchbruch der Vorderbeine wirkt qualitative oder quantitative Unterernährung, von nun an Ueberernährung verzögernd auf die Metamorphose, ebenso bei Molchlarven, wo indessen das Stadium nicht so markant zu bestimmen ist wie bei Kaulquappen; beim Käfer Leptinotarsa läßt Veränderung der Larve durch Temperatur und Feuchtigkeit den Käfer unverändert, wogegen er bei Beeinflussung der Puppe verändert ausschlüpft. — 6. Die Faktoren sind dann noch zu scheiden in voraussetzende (realisierende, aktivierende — Roux) und bestimmende (determinierende, spezifische — Roux): bei Salamandra maculosa vergrößern sich auf gelbem Boden die gelben Flecken, auf nassem Boden entstehen zwischen den alten Flecken zahlreiche neue, kleine Sprenkel; beides unterbleibt im Finsteren. Farbe und Feuchtigkeit sind hier determinierende, Licht aber ist für beide Erscheinungen der realisierende Faktor.

All diese Gesetzmäßigkeiten und kombinierten Wirkungsweisen, deren Erkenntnis jetzt erst aufzudämmern beginnt, machen strenge Isolierung und gradweise Registrierung der Faktoren im Experiment zur potenzierten Notwendigkeit. Genau muß darauf gesehen werden, daß in jeder Versuchsreihe nur derjenige Faktor, und zwar in zahlenmäßig gemessener Weise, variiert, dessen Wirksamkeit eben untersucht werden soll, während die übrigen egalisiert zu sein haben, — eine Forderung, die recht schwer erfüllbar ist und für deren Erfüllung in den Instituten vielfach noch die Einrichtungen fehlen. So pflegt in Temperaturexperimenten unkontrolliert noch der Feuchtigkeitsfaktor darinzustecken, da ohne Vorkehrungen höhere Temperatur wegen rascherer Verdunstung von selbst mit größerer Trockenheit, niedrige mit größerer Feuchtigkeit einhergeht. In analoger Weise ist mit stärkerer Belichtung intensivere Wärmeentwickelung und chemische Beeinflussung verbunden, kaltes Wasser vermag mehr Luft in Lösung zu behalten als warmes, mit dem Salzgehalt als chemischem Agens steigt die Dichte, sinkt der Sauerstoffgehalt usw. Würden all die Hand in Hand gehenden Faktoren in gleicher Richtung auf die Lebewesen wirken, so wäre die Gefahr noch nicht so schlimm: aber wir wissen, daß dies durchaus nicht immer der Fall, sondern der eine Faktor den anderen zu hemmen, ja aufzuheben oder zu überbieten vermag. Fehlen die Behelfe zur Nivellierung der momentan nicht untersuchten Faktoren, so kann auf dem Umwege ihrer Ueberkompensierung in Kontrollversuchen ein ziemlich reines Resultat hergestellt werden, indem z. B. Hitzewirkung auch einmal mit besonderer Nässe, Lichtwirkung mit erniedrigter Temperatur verbunden werden kann usw.

δ) Kombination mehrerer Methoden: in welch ungeahnter Weise der Einblick in den Mechanismus der Variation und Variabilität vertieft wird, wenn die variationsstatistische Methode mit planmäßiger Züchtung kombiniert wird, haben wir bei Besprechung der reinen Linien gehört. Aehnlich günstig verhält es sich, wenn wir äußere Faktoren auf ein vorher und nachher variationsstatistisch untersuchtes Material anwenden oder auf ein Material, in welchem

Isolierung von Biotypen dem Induktionsverfahren vorausgegangen ist. Ein Beispiel erstgenannter Beschaffenheit zeigt folgende Tabelle nach De Vries, Verschiebung der Fruchtlänge von Oenothera rubrinervis in der Plusrichtung durch gute Ernährung:

Fruchtlänge (mm)	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44
Anzahl Exemplare 2. Gen.	2	2	2	4	5	5	7	10	**15**	7	2	7	1	—	—	—	—	—	—	—	—
Anzahl Exemplare 3. Gen.	—	—	—	—	1	1	1	3	2	5	2	5	4	10	10	**16**	7	9	7	1	4

Natürlich erscheint durch derartige Prozesse auch die Variationskurve verändert, ihr Gipfel nach einer Seite verschoben. Während doch in der normal gehaltenen, gleichsam ruhenden Population der Gipfel hübsch in der Mitte liegt und die Kurve sich mehr weniger der idealen Binomialkurve nähert, wird sie desto unsymmetrischer, je intensiver ein Faktor die Variation vergrößert und die größte Variantenzahl statt im Mittelwert in irgendeinem extremeren Wert akkumuliert ist. Das kann so weit gehen, daß der Gipfel schließlich ganz zum positiven oder negativen Extrem zu liegen, also an ein Ende der ganzen Variationsbreite zu liegen kommt, wodurch die Kurve jetzt so aussieht wie eine halbe Binomialkurve. Dieses Resultat ist beispielsweise erreicht in Versuchen von Klebs, durch verschiedene Düngung, Bewässerung und Beleuchtung die Zahl der Staubblätter beim Fettkraut Sedum spectabile zu verändern (Fig. 20). Noch ein Schritt weiter, und die Kurve wird ganz aus ihrer bisherigen Lage verschoben, der Bestand demnach weit über seine bisherige Variationsbreite hinausgehoben, wie z. B. die Kopfhöhe von Wasserflöhen bei verschiedener Ernährung (Fig. 21), vgl. dazu Fig. 21 S. 915 im Artikel „Deszendenztheorie“. Geschieht die Veränderung der Bedingungen stoßweise, so daß allemal die Frequenz einer anderen Variante unvermittelt gesteigert wird, so ergeben sich mehrgipfelige Kurven gleich derjenigen von Ludwig für die Schlüsselblume (Fig. 22) und derjenigen von Haecker für Radiolarien. Beispiele aus dem Tierreich, wo experimentelle mit statistischer Behandlung und deren graphischer Darstellung sich auf breitester Basis erfolgreich verbanden, liefern in erster Reihe die mehrfach erwähnten Untersuchungen von Tower an Kartoffelkäfern.

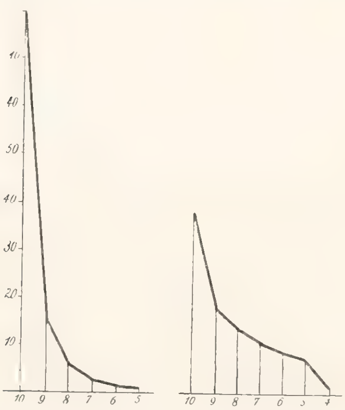


Fig. 20. Variationspolygone mit extrem verschobenem Gipfel für die Staubblätterzahl von Sedum. Nach Klebs.

Endlich erübrigt uns die Anführung eines

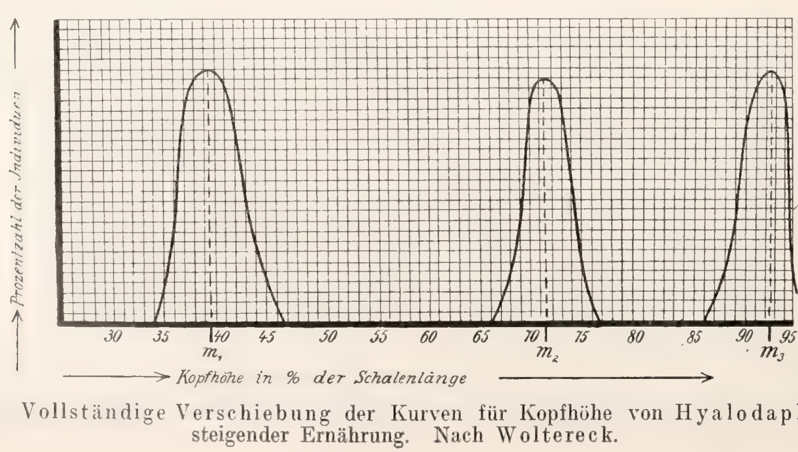


Fig. 21. Vollständige Verschiebung der Kurven für Kopfhöhe von Hyalodaphnia bei steigender Ernährung. Nach Woltereck.

Beispiels, wo die Anwendung äußerer Faktoren auf eine vorher ausgelesene reine Linie geschah: es ist der Fall bei Johannsens Vergleich der Bohnengewichte in 6 aufeinanderfolgenden Generationen (Jahren), wobei auf äußere Bedingungen als verursachende Kräfte des verschiedenen Ausfalls hier nur aus klimatischer Verschiedenheit der betreffenden Jahre geschlossen wird:



Fig. 22. Mehrgipfelige Kurve für Blumenblattzahl von Primula officinalis. Nach Ludwig.

Jahrgang	Zahl der Bohnen	Mittl. Gewicht der extremen		Mittleres Gewicht ca.
		Minusvar.	Plusvar.	
1903	252	55	80	64
1904	711	50	87	73
1905	654	43	73	55
1906	384	46	84	63
1907	379	56	81	74

Wenn auch nicht durch eine reine Linie im strengen Sinne, so doch durch ausschließliche Verwendung von Geschwistern in parallelen Beobachtungsreihen sind Towers Resultate über Temperatureinfluß auf Colorado-Kartoffelkäfer besonders beweiskräftig ausgefallen. Folgende Tabelle gibt das Zifferndetail eines Kälteversuches:

Farbklasse	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Prozente der Elterntiere	—	—	—	1	2	5	20	**42**	18	9	2	1
Kontrolltiere (+ 22,4° C)	—	—	—	1	2	6	22	**28**	25	9	5	2
Versuchstiere (— 1,1° C)	1	13	**43**	29	13	1	—	—	—	—	—	—

4. Die Ursachen der Variation und Variabilität. 4a) Aeußere Faktoren: Bereits in den vorigen Abschnitten, besonders im letzten, konnte dem Leser die Wahrnehmung der ersten und eigentlichen Ursachen aller Variation nicht verborgen bleiben: die äußeren (exogenen) Energien, die teilweise unmittelbar physikalisch-chemisch die lebende Substanz verändern, teils mittelbar durch die verschiedene Tätigkeit, zu der die Organe bei geänderter Lebenslage gezwungen werden. Doch ist zwischen diesen aktiven und jenen passiven Variationsursachen keine scharfe Grenze zu ziehen. Bereits Darwin erkannte die primären treibenden Kräfte der organischen Variabilität in derUmwelt, und nur wer Darwins Werke nicht im Original gelesen hat, kann behaupten, daß Darwin sich um die Ursachen der richtungslos fluktuierenden Variationen, die der Zuchtwahl als Angriffspunkte dienen, nicht näher bekümmert habe. An der Tatsache selbst kann heute nicht mehr der geringste Zweifel bestehen: wahrscheinlich wird sie schon, wenn man sieht, wie die Variationsreihen und -kurven, sowie die Variabilitätsindices sich ändern in aufeinander folgenden, klimatisch natürlich nie identischen Jahren (Bohnen — Johannsen; Kartoffelkäfer — Tower) und Jahreszeiten (Cyclomorphosen der tierischen und pflanzlichen Planktonwesen, besonders Wasserflöhe, Rädertiere und Geißelalgen; Saisondimorphismus und Saisonpolymorphismen der Pelztiere, Schmetterlinge und Pflanzenläuse). Wie sie sich ferner ändern in verschiedenen Gegenden, die ständig von Populationen derselben Art bewohnt werden (Formenketten der Cerion-Schnecken auf den Bahamas, in westöstlicher Richtung gesetzmäßig variierend — Plate; analog Landschnecken auf Celebes — Sarasin; Hainschnecke Helix nemoralis von Mainz rheinabwärts — Leydig; nordamerikanische Säuger und Vögel von Norden und Osten nach Süden und Westen zunehmend aufgehellt und kleiner werdend — Allen; analog der Coloradokäfer Leptinotarsa decemlineata — Tower; Insel-, Hochgebirgs- und Tiefland-, Strom- und Seeformen usw.), oder in Gegenden, die auf regelmäßigen Wanderungen besucht werden (Zugvögel variabler als Standvögel — Montgomery) oder endlich in Gegenden, wohin sie bald zufällig, bald absichtlich verschleppt wurden (Küstenschnecke Littorina von England nach Amerika — Bumpus, Duncker; Helix nemoralis und Sperling in Amerika mit außerordentlicher Verschiebung der Variation, von ersterer nach etlichen Jahren 67 in Europa unbekannte Varietäten; Dornenzahl der Statoblasten von Pectinatella nach Einschleppung aus Amerika nach Deutschland allerdings unverändert — Braem). Auch die sogenannten „spontanen" Variationen, nicht ausgenommen die durch relative Kon-

stanz der Erblichkeit und des Variationsbetrages ausgezeichneten „Mutationen“, von denen man also die Ursachen nicht kennt und gerne innere, keimplasmatische Verschiebungen dafür supponiert, entfallen fast stets in eine von diesen Gruppen (Oenothera Lamarckiana, die berühmte Mutationspflanze von De Vries, aus Amerika stammend, in Europa verwildert; krummbeinige Otterschafe in einer aus Europa nach Nordamerika exportierten Herde entstanden; das Schöllkraut mit zerschlissenen Blättern, Chelidonium laciniatum, aus dem ursprünglichen Chelidonium majus in einem Garten entstanden usw.; Domestikations- und Experimentalformen; vgl. den Artikel „Deszendenztheorie“).

Das Unbefriedigende an all diesen Fällen liegt noch darin, daß man nur erkennt, die Variabilität müsse exogenen Ursprungs sein, daß man aber nicht die bestimmten Anteile bestimmter Energiesorten erkennt. Allein auch an solch exakterem Beobachtungs- und Versuchsmaterial fehlt es heute nicht mehr; ordnen wir es in die Davenportschen Kategorien äußerer Einflüsse und bringen für jede Kategorie nur eines oder wenige Exempel bei, unter tunlichster Vermeidung solcher, die schon in anderen verwandten Artikeln des Handwörterbuches („Bastardierung“, „Geschlechtsbestimmung“, „Entwickelungsmechanik“, „Deszendenztheorie“, „Vererbung“) Aufnahme gefunden haben.

α) Licht: Opuntien treiben bei schwächerer als normaler Lichtintensität zylindrische statt flache Sprosse, ebenso sehen Blattfarben und Blattgestalten bei verschiedenen Lichtintensitäten ganz anders aus, wie z. B. besonders auffällig beim Epheu, Edel- und Goldlorbeer. Entoparasiten, Höhlen-, Erd-, Holz- und Tiefseebewohner verlieren oft Farbe und Augen oder zeigen im Dämmerlicht abnorm vergrößerte Teleskopaugen sowie andererseits sämtliche Stadien der Verkümmerung; bei künstlicher Belichtung solcher Dunkelbewohner lassen sich diese Ausfallserscheinungen vielfach rückgängig machen, am raschesten der Farbmangel, beim neugeborenen Olm auch die Augenverkümmerung (Kammerer). Umgekehrt degenerierten Augen und Farbstoffe bei künstlich oder zufällig ins Finstere geratenen Oberweltstieren (Flohkrebse und Wasserasseln in Bergwerksstollen, Augenreduktion proportional dem Alter des Bergwerks; Versuche an Daphnien — Kapterew). Auf verschiedenfarbigem Grund passen sich viele Tiere der Umgebungsfarbe an, und zwar nicht bloß vorübergehend durch Expansion und Kontraktion ihres dabei konstant bleibenden Pigmentvorrates, sondern auch durch dauernde und selbst erbliche Vermehrung der einen, Verminderung der anderen Chromatophorensorte und Umfärbung der Pigmente. — Röntgenbestrahlung kann zur Verzwergung und Entstehung haarloser Stellen (z. B. beim Meerschweinchen) führen und noch bei nicht bestrahlten Nachkommen nachwirken. Auf Radiumbestrahlung antworten tierische wie pflanzliche Organismen je nach deren Stärke mit Defektbildungen oder umgekehrt mit gesteigerter Wachstumsgeschwindigkeit.

β) Temperatur: Versuche von Dorfmeister, Weismann, Merrifield, Standfuß, E. Fischer, Frings u. a. haben die große Variabilität der Tag- und Nachtfalter nach Farbe, Form und Größe ergeben, wenn man die Puppen verschiedenen Temperaturen aussetzt. Durch Wärmewirkung können aus nördlichen Varietäten solche, die sonst nur im Süden fliegen, bei saisondimorphen Formen aus Winterpuppen Falter erhalten werden, die der Sommergeneration gleichen, durch Kältewirkung das Umgekehrte; stärkere Temperaturdifferenzen lassen die in der Natur seltensten Aberrationen, ganz starke Differenzen sogar erhebliche Annäherungen an verwandte Arten regelmäßig zustandekommen; Temperaturerhöhung läßt bei geschlechtsdimorphen Faltern die Weibchen männchenähnlich, -Erniedrigung die Männchen weibchenähnlich aus der Puppe schlüpfen. — Temperaturextreme sind ferner ein Hauptfaktor der von Tower experimentell erzeugten Mutationen bei Leptinotarsaarten. Wasserflöhe, besonders Hyalodaphnia (Ostwald) und Daphnia longispina (Woltereck), bekommen in erwärmtem Wasser höhere Helme, längere und mehr schräg gestellte Endstacheln (vgl. Fig. 21 S. 915 im Artikel „Deszendenztheorie“), Grillen in heißen Räumen längere Flügel, wodurch ebenfalls ein Geschlechtsdimorphismus ausgeglichen wird (Megusar), Mäuse und Ratten längere Schwänze, größere Ohren, längeren Metacarpus und -tarsus (Sumner, Przibram), auch tritt dann der schüttere, feinhaarige Sommerpelz in Permanenz, während umgekehrt tropische Säuger in mitteleuropäischen Tiergärten einen Winterpelz bekommen.

γ) Feuchtigkeit: Beebe erhielt von der nordamerikanischen Taube Scardafella inca in Vogelstuben mit feuchter Atmosphäre die nur in Honduras, Venezuela und Brasilien lebenden Subspecies dialeucos, ridgwayi und brazilensis mit reicher gefärbten, dunkler braunen, bronze- oder erzgrün schillernden Federn, und zwar im extremen Falle bis zu einem Ausmaß, wie es in der Natur nicht erreicht wird. Bei den Amphibien wie den sogenannten, verschiedensten Gruppen angehörenden „amphibischen“ Pflanzen gibt es morphologisch stark verschiedene Wasser- und Landformen, oft mit zwischenstehenden

Sumpf-, bei Pflanzen auch Schwimm- (natantes) und Strömungsformen (fluitantes). Daß die Feuchtigkeit auf Insekten großen gestaltenden Einfluß nimmt, haben Pictet an Schmetterlingen, Tower an Käfern gezeigt; Kammerer an Eidechsen und Salamandern.

δ) Dichte: in Versuchen an Käfern und Schmetterlingen zeitigte deren Haltung bei verschiedenem Luftdruck nur geringe Unterschiede; wohl aber übt der Salzgehalt der Gewässer großen Einfluß auf die Gestalt ihrer Bewohner, und zwar in dem Sinne, daß Druckerhöhung Turgeszenzverlust der Zellen und verlangsamtes Tempo der Zellteilungen nach sich zieht, wodurch die scharfe Abgliederung differenzierter Organe, wie sie den nächsten Verwandten aus dem Süßwasser eigen ist, unterbleibt (Alge Valonia; Blattfußkrebse Branchipus im Süßwasser, Artemia salina und Mühlhausenii bei steigender Salzkonzentration proportionale Abnahme, bei Verdünnung neuerliche Zunahme der Furcallappen nebst daranhängenden Borsten, Wirkungssteigerung mit der Generationenzahl — Schmankewitsch). — Beim Wasserfloh Daphnia pulex hat Anreicherung des Wassers mit verschiedenen Stoffen ähnliche Folgen wie Temperaturerniedrigung in den früher genannten Versuchen: der Helm wird niedriger, der Schwanzstachel kürzer und gerader (Langhans). — Amöben verlieren in salzhaltigem Wasser ihre pulsierende Vakuole (Zuelzer). — Zentralasiatische Seen, die langsam ein trocknen, enthalten in 7 aufeinanderfolgenden Strandterrassen subfossile Herz muscheln (Cardium edule), die von oben nach unten zu bei immer höherem Salzgehalt lebten und in gleicher Richtung, nebst Farb-, Struktur- und Größenvariationen, eine Abnahme der Schalendicke bis zu dünn-hornigen Schalen aufweisen (Bateson).

ε) Schwerkraft: hat sich zwar vielfach, wie insbesondere in Versuchen, durch sie eine geänderte Eientwickelung hervorzurufen, als gleichgültig erwiesen (vgl. den Artikel „Entwickelungsmechanik"), doch ist ihre Umkehr oder Aufhebung ihres richtenden Einflusses in der Natur keineswegs bedeutungslos. Die am Hinterleibsende hängenden „Stürzpuppen" der Tagfalter lassen aberrante Falter schlüpfen, wenn sie bei stürmischem Wetter viel umhergeschleudert waren; die schiffchenförmigen Eikokons des Wasserkäfers Hydrophilus liefern verkrüppelte Larven, wenn sie verkehrt (mit dem sogenannten Maste nach unten) auf der Wasserfläche schwammen (Megusar); Hydroidpolypen in strömendem Wasser bilden zahlreichere Wurzelstolonen, flutende Pflanzen mehr Ausläufer als in stehendem Wasser (Billard).

ζ) Molare Agentien: der Ersatz verloren gegangener Körperteile läßt diese oft in ganz veränderter Gestalt wieder erscheinen, gewöhnlich verkleinert und morphologisch vereinfacht, mit weniger Gliedern (z. B. 4 statt 5 Tarsalglieder bei Geradflüglern), einfarbig statt gezeichnet (Schwanzregenerate der Eidechsen), zuweilen aber auch infolge Wachstumsbeschleunigung vergrößert (Molchkämme, Fischflossen, Seescheidensiphonen, Haare, Nägel) oder infolge Offenbleiben von Wunden vermehrt (Spaltdoppelbildungen und Bruchdreifachbildungen); auch werden in Gestalt, Struktur und Farbe ontogenetische und atavistische Stadien, auf denen das Regenerat stehen bleiben kann, wiederholt (vgl. den Artikel „Regeneration"). All diese „Variationen" haben aber wohl selten Bedeutung für die Stammesgeschichte, und ich erwähne sie nur, weil sie in systematischen und Variabilitätsuntersuchungen schon oft irrtümlich für erbliche meristische Variationen, Mutationen oder feste Polymorphismen innerhalb der Art, ja für Geschlechtsdimorphismen gehalten wurden, wie insbesondere das Auftreten von „Rechts-" und „Linkshändern" infolge der Scherenumkehr bei ungleichscherigen Krebsen, denen die große Knackschere verloren geht und die nun an ihrer Statt eine kleine Zwickschere bilden, die ursprüngliche Zwickschere der Gegenseite aber mittlerweile in eine Knackschere umbilden (Przibram). — Nervendurchschneidung bei Meerschweinchen haben generationenlang nachwirkende Epilepsie zur Folge; Torsionen und Mutilationen von Pflanzensprossen ziehen starke, vielseitige Variabilität bei den Sämlingen nach sich (Mais — Blaringhem, Ehrenpreis — Klebs). Verletzungen knospender Bryozoenkolonien ergeben Anwachsen der Dornenzahl an den Statoblasten (von Braem bei Pectinatella beobachtet). — Haltung von Einsiedlerkrebsen außerhalb ihrer Schneckenhäuser läßt außer der Farblosigkeit und Weichheit ihres Abdomens auch das Drucködem daselbst zurückgehen, indem der Hinterleib jetzt wieder gefärbt, gepanzert und gegliedert wird (Przibram). Zwischen Glasplatten gepreßte Schneckeneier lassen Schnecken mit Gehäusen aus sich hervorgehen, die in der Druckrichtung tellerförmig abgeflacht sind wie normalerweise das Gehäuse der Posthornschnecke, Planorbis (Künkel). Hierher zu zählen sind auch die zuweilen schon beim Embryo und Neugeborenen, also vor der Funktion, angelegten Schwielenbildungen.

η) Chemische Agentien: am häufigsten treten chemische Einflüsse der Tier- und Pflanzenwelt in Gestalt ihrer Nahrung entgegen. Bei den Blütenpflanzen ist ihnen hauptsächlich die Farbe der Hochblätter zugänglich, so im altbekannten Experiment,

wo Hortensien-Infloreszenzen ganz blau werden, wenn sie mit eisenoxydhältigem Wasser gegossen wurden. Aber auch die Form ist variabel: Düngungseinflüsse können aus offenen, der Kreuzbefruchtung zugänglichen (chasmogamen) Blüten geschlossen bleibende, selbstbefruchtende (kleistogame) umschaffen. Sumpfpflanzen treiben, in reinem Sand kultiviert, zahlreichere, dickere und weiter im Boden dahinkriechende Wurzeln als bei Kultur in fruchtbarer Erde. Analog passen sich Kiemen durch größere Oberflächenentwickelung luftarmen Medien (im Ei, im Uterus, in stagnierendem Wasser) an. Gimpel und Kanarienvögel werden bei vorwiegender Hanffütterung geradezu melanotisch, letztere und Hühner bei Cayennepfeffer orange. Durch geeignete Fütterung wissen die Schweinezüchter aus langköpfigen Tieren solche mit kurzem Wildschweinschädel zu machen. Der Brustkorb einer mit Milch gefütterten Ziege ist weitaus breiter als der einer vegetabilisch genährten (Pictet). Je nach Fütterung mit verschiedenen Fleischsorten, gemischter oder ausschließlicher Pflanzenkost wechselt bei Froschquappen die Hautfarbe (Héron-Royer, Tornier), Darmlänge im Sinne eines Zunehmens bei Vegetariern (Babák, — bei Chinesen und Indiern um $^1/_5$ länger als beim Mitteleuropäer) und der Muskelbelag des Magens (Hühner, Gänse). Mit Substanz innersekretorischer Drüsen gefütterte Kaulquappen zeigen starke Vor- und Rückverschiebungen des Verwandlungstermines (Gudernatsch). Ueberaus mannigfaltig sind die Nahrungsveränderungen in bezug auf Farbe, Form und Größe bei den Schmetterlingen (Pictet), wobei, ähnlich wie in den Temperaturexperimenten, Annäherungen an Naturaberrationen, besonders Melanismen und Leucismen zustande kommen können, sowie Riesen- und Kümmerformen und ein teilweiser Austausch äußerer Geschlechtsmerkmale, letzteres bei reicher oder qualitativ günstiger Ernährung in der Richtung vom Männchen zum Weibchen, bei knapper oder ungünstiger Ernährung vom Weibchen zum Männchen. — Der Einfluß aufs Wachstum, den man größerem oder geringerem, dem Lebewesen zugebotestehenden Raum zuschrieb, hat sich auf den chemischen Einfluß vorhandener Exkretstoffe zurückführen lassen, die, in kleinem Raum oder starker Bevölkerung besonders angehäuft, Kümmerformen verschulden (Limnaea — Lagrenge contra Semper). Auf die Dornzahl der Pectinatella-Statoblasten war der mehr oder minder dichte Wuchs der Kolonien ohne Einfluß (Braem).

ϑ) Elektrizität und Magnetismus: über Einflüsse dieser Energiearten auf die Veränderlichkeit der Lebewesen ist nicht viel bekannt geworden, — gewiß nur, weil es an Untersuchungen mangelt, wahrscheinlich nicht, weil sie ganz einflußlos sind. Drahthauben zum Zwecke des Ausschlusses der Luftelektrizität führten an Pflanzen zum Erweise ihrer Nützlichkeit. Elektrische Ströme bewirken während der Eientwickelung unregelmäßige Furchung („Framboisia“ beim Frosch — Roux; bei Salamandrina — Rossi, vgl. den Artikel „Entwickelungsmechanik“) und liefern nachher Mißbildungen. Alexander erhielt von trächtigen Mausweibchen, die unter dem Einflusse eines elektrischen Poles standen, nur Männchen, und zwar sowohl an der Anode als auch der Kathode (wahrscheinlich liegt bloß erhöhte Sterblichkeit des weiblichen Geschlechtes vor). Einige Zeit nach heftigen Gewittern ist eine besonders günstige Zeit für den Schmetterlingssammler zur Auffindung seltener extremer Aberrationen, und Puppen, die dem direkten Strom ausgesetzt waren, liefern Falter mit Defektbildungen, verwaschenen Stellen u. a. (Standfuß). — Tauben-, Hühner- und Kanarieneier sollen zuerst Entwickelungshemmung, später Beschleunigung des Auskriechens, die ausgeschlüpften Vögel hohe Vitalität bei geringer Größe und defektes Halsgefieder gezeigt haben, wenn unter dem Brutkorb ein Magnet angebracht war (Maggiorini).

4b) Innere Faktoren: die Aktion der äußeren Faktoren auf den lebenden Stoff setzt dessen Fähigkeit zur Reaktion voraus; wenn wir uns an Roux' bereits erwähnte Einteilung der gestaltenden Wirkungen erinnern, so spielt determinierenden Faktoren der Außenwelt gegenüber der innere Gesamtzustand gewissermaßen die Rolle eines realisierenden Faktorenkomplexes. Verkennung dieser Selbstverständlichkeit führte oft, wenn Gesetzmäßigkeiten der organischen Reaktionsfähigkeit entdeckt wurden, zum Mißverständnis, als seien sie allein maßgebend, als sei die organische Variation nur durch innere (endogene) Faktoren bedingt. Auch muß nachdrücklichst die besonders in statistischen Untersuchungen arg vernachlässigte Forderung erhoben werden, daß ebenso, wie bei Anwendung äußerer Faktoren alle Bedingungen mit Ausnahme einer einzigen, deren Rolle festgestellt werden soll, unvariabel gehalten werden, hier die inneren Faktoren mit Ausnahme des in der Fragestellung bezeichneten ein Gleichmaß bewahren müssen. Ein Material, das hinsichtlich des Alterseinflusses auf die Variation erforscht werden soll, muß zwar verschiedene Altersklassen enthalten, darf aber nicht auch nach Rassen, Konstitution und Herkunft verschieden sein. Erst recht muß die ganze äußere Lebenslage konstant bleiben. — Gleichwie die äußeren Faktoren teilen wir nun auch die inneren in eine Reihe von

Kategorien ein und betrachten deren Sonderrolle:

α) Erworbene Konstitution: bei diesem „inneren Faktor" befinden wir uns noch nahe den äußeren Faktoren und konstatieren das Ineinanderfließen beider, da hier das Eingreifen des primären äußeren Ursachengetriebes in den sekundär innerlich bedingten Mechanismus noch historisch sichtbar zurückdatiert. — Wenn die typische Art, auf äußere Einflüsse zu reagieren, die „Potenz" (De Vries), „Reaktionsnorm" (Woltereck) oder normale „Modifikabilität" (Baur) des Organismus sich entfalten soll, so muß er vor allen Dingen gesund sein. Geschwächte oder kranke Individuen reagieren anders oder lassen sonst eintretende Variationserscheinungen ganz vermissen: in Dauerexperimenten ist deshalb richtige Pflegetechnik das Hauptmoment zur Verhütung widersprechender Resultate. — Wenn ein äußerer Einfluß, mag er selbst in scheinbar recht spezifischer Formengebung zutagetreten, nur in Schwächung der Vitalität besteht, so ist der Einfluß in der Regel nicht von Dauer, sondern es tritt „Erholung", „Gewöhnung" ein, der variierte Organismus kehrt trotz Fortwirkung des Faktors zur Norm zurück. Die erwähnten, bei Lichtmangel wachsenden Zylindersprosse abgeplatteter Kakteen treiben ihrerseits schließlich doch wieder flache Sprosse; die Verzwergung und Ausbleichung von Schwammspinnern, deren Raupen mit harten Nußstatt nahrhaften Obstblättern gefüttert wurden, schlagen in den folgenden Generationen zum Typus zurück, während im Gegenteile, wenn die zweite Generation schon normal ernährt wird, deutliche Nachwirkungen der abnormalen Elternernährung sichtbar bleiben. In diesem Pictetschen Beispiel erkennt man besonders schön, wie die Erscheinung nur darauf beruht, daß die Raupen ihnen fremdes Futter zuletzt ebenso gut zu verwerten verstehen wie das ursprünglich gewohnte: während sie es in erster Generation lange zurückweisen, nehmen sie es in zweiter Generation bereitwillig an.

β) Entwickelungsstadium: nicht bloß der fertig entwickelte Organismus, dessen freies Leben einem Heer von Außenverhältnissen preisgegeben ist, variiert, sondern schon der Embryo; insbesondere Vernon und Peter haben aufmerksam gemacht, daß die Variabilität der Embryonalstadien diejenige der Vollwesen sogar übertrumpfen kann, wenn äußere Faktoren so angewendet werden, daß sie bis zu den Keimlingen vordringen. Vernon kommt auf Grund von Untersuchungen am Seeigel zum Schlusse, daß die Variabilität eines wachsenden Organismus vom Augenblick der Befruchtung stetig abnimmt. Aehnliches gilt für die Untersuchungen von De Vries von der Samengröße bei Oenothera, von Weldon über Größenvariation bei Krabben, Bumpus bei Schnecken. Pearsons gleiches Resultat am Menschen entspricht wegen verschiedener Lebenslage des Vergleichsmaterials — einerseits Säuglinge, andererseits Studenten — nicht unserer vorhin aufgestellten Forderung und ist daher nur bedingt verwendbar.

γ) Alter ist mit Entwickelungsstufe nicht zu verwechseln: eine Krötenlarve im gleichen Stadium der Entwickelung, am einfachsten kenntlich an Ausbildung der Hinterbeine, kann wenige Monate oder (besonders bei Pelobates und Alytes) mehrere Jahre alt sein. Eine „Jugendform" (d. h. ein primitiver, embryonaler oder larvaler Zustand) kann so lange beibehalten werden, daß die Geschlechtsorgane sich vorher zur Reife entwickelt haben (Neotenie, Infantilismus), und umgekehrt können sich die Keimdrüsen so vorzeitig entwickeln, daß sie den Organismus noch im Zustande der Unreife antreffen (Progenese, Pubertas praecox). Auch sonstige Verschiebungen im gegenseitigen, sonst synchronen Verhältnis der Organentwickelung kommen vor, beispielsweise Entfaltung von Flügeln bei Seidenspinnerraupen und Mehlkäferlarven usw. Daraus allein ergibt sich eine Fülle von Variationsmöglichkeiten, die freilich großenteils ektogen bedingt sind. Reinen Einfluß des Alters verzeichnet z. B. Braem bei den Statoblasten (inneren Knospen) des Moostierchens Pectinatella magnifica: je jünger der Stock, je lebensfrischer die Kolonie, um so kleiner die Dornenzahl an den Statoblasten. Das Alter jeder Kolonie ist zweifach bestimmt, durch das Knospungsalter der Kolonie selbst und durch das Lebensalter des ganzen Stockes: die ersten Tochterkolonien, die sich von den Primärkolonien des Stockes abschnüren, sind morphologisch den späteren gleich, unterscheiden sich aber vital dennoch wie Jugend und Alter. Aehnlich verhält es sich mit den Generationszyklen der Daphniden, Rotatorien und Phytophtiren: zugleich mit dem Alter des Einzeltieres altern die Familien, — ein Sprößling aus der n.ten Generation reagiert in bezug auf Morphe und Sexualität genau wie seine noch überlebende Mutter (Papanicolau, v. Scharfenberg, Wolterecks „Helmpotenz", „Aktivatoren" und „Paralysatoren", — vgl. den Artikel „Geschlechtsbestimmung").

δ) Geschlecht: Welches variiert mehr, das Männchen oder das Weibchen? In den Temperaturversuchen an Schmetterlingen waren stets zahlreichere Männchen als Weibchen, und jene stärker als diese, verändert,

desgleichen bei den nicht mehr eigens beeinflußten Nachkommen. Diesbezüglich kam es ferner aufs selbe heraus, ob Frost (Standfuß, Fischer) oder Hitze (Schröder) verwendet worden war. Analoges beobachtete ich an Wirbeltieren, und überhaupt ließen sich noch mehrere Beispiele übereinstimmender Beschaffenheit anreihen. Um ein Weibchen männchenähnlich zu machen, bedarf es künstlicher Steigerung seiner Vitalität zur metabolischen Energie des Männchens; erhöhte vitale Energie ist aber Grundbedingung zu erhöhter Reaktionsfähigkeit gegenüber äußeren Faktoren und daher auch gleichbedeutend mit erhöhter Variabilität. Wenn man eine experimentell bewirkte Konvergenz von Geschlechtsmerkmalen feststellt, muß man in Beurteilung gleichgerichteter Größen- und Farbdifferenzen recht vorsichtig sein, muß sie scharf von zufällig ähnlich beschaffenen echten Sexualcharakteren trennen. Beim Schwammspinner z. B. unterschieden sich Männchen und Weibchen unter anderem durch bedeutende Größe und hellere Grundfarbe des letzteren: wenn nun ein Männchen bei stickstoffreicher Esparsettenahrung größer wird, so ist es darum nicht in bezug auf seine Größe weiblich, sondern einfach ein Riesenmännchen geworden; und wenn das Weibchen unter denselben Umständen dunkler wird, so ist das lange nicht mit Annahme der spezifisch-männlichen Färbung identisch. Hier steckt ein ähnlicher Deutungsfehler, wie man ihn bei der Anschauung, daß männliche Kastraten unmittelbar weibchenähnlich werden, beging, beispielsweise, weil sie nun Fett statt Muskeln bekommen, weil das Becken infolge allgemein gesteigerten Längenwachstums der Knochen weiter wird und der Kehlkopf im Wachstum auf kindlicher Stufe stehen bleibt (vgl. den Artikel „Sekretion. Innere Sekretion").

Neben vereinzelten wirklichen Ausnahmen von der Regel, daß das Männchen variabler sei, gibt es eine ganze Anzahl scheinbarer. Ihre Aufklärung eignet sich übrigens wie kaum ein zweiter Fall zur Erklärung des eingangs definierten Unterschiedes zwischen Variation und Variabilität: der Umstand nämlich, daß bisweilen zu einer einzigen Männchenform mehrere, dem Männchen teils mehr, teils weniger ähnliche Weibchenformen gehören, wie besonders bei afrikanischen und malayischen Papilioniden (vgl. den Artikel „Deszendenztheorie", Fig. 15 S. 912), verleitet zur Ansicht, das Weibchen sei variabler. Ebenso die Tatsache, daß z. B. beim Eichenspinner und der Mauereidechse das Weibchen (wohlgemerkt in Richtung aufs Männchen) variiert werden kann, das Männchen aber, denselben Faktoren exponiert, unverändert bleibt: in Wahrheit wurde hier beim Weibchen zwar größere Variationsbreite erzielt, die Variation hat zugenommen, aber das Weibchen ist deswegen nicht variabler geworden. Und die Variationen des Weibchens bezeichnen hier nichts anderes als etappenweises Nachhinken auf einem Wege, den das Männchen lange zuvor dank seiner größeren Variabilität schon gegangen ist, — daher die nach zunehmender Männchenähnlichkeit abgestuften Polymorphismen solcher Weibchen. Das Männchen kann in diesen Fällen (notabene nur durch den gleichen Faktor) nicht mehr verändert werden, weil es in bezug auf das betreffende Merkmal längst an der Grenze seiner Modifikabilität (vgl. sub c, Schlußabsatz) angelangt war.

ε) Kreuzung: man sollte erwarten, daß die Mischung der Keimplasmen bei zweigeschlechtlicher Fortpflanzung die Variabilität erhöhen müsse: herrschende Vererbungstheorien beruhen ja darauf, indem sie in der Amphimixis die vorwaltende oder einzige Quelle der Variation und Deszendenz erblicken. Wir wissen ja, daß bei den Reduktionsteilungen der Sexualzellen durch Auseinandertreten und bei Vereinigung der Gameten zur Zygote durch Zusammentreten von Vererbungsträgern eine große Mannigfaltigkeit von Spaltungen und Neukombinationen garantiert wird, da die Verteilung der Kernbestandteile auf die Tochterzellen und ihre Verbindung im befruchteten Keim fast nur der Wahrscheinlichkeit gehorcht (vgl. den Artikel „Bastardierung"). In der Tat ist die größere Variabilität von Mischlingen eine jedem Systematiker und Züchter geläufige Sache, und Peters durch Kreuzbefruchtung erzielte Phallusiakulturen waren variabler als selbstbefruchtete. Aber laut Pearl nimmt die Variabilität bei Infusorien nach der Konjugation eher ab; andererseits hatten jungfräulich erzeugte Wespen laut Pearson und Lee dieselbe Variationsbreite wie aus befruchteten Eiern hervorgegangene, und ebenso fand Castle usw., daß durch Inzucht der Fliege Drosophila während 6 Generationen die Variabilität nicht geringer wurde. Dies führt uns sofort zur Betrachtung der Inzucht.

ζ) Inzucht: Hierbei wäre also Verringerung der Variabilität theoretisch zu erwarten. In der Tat fand Pearson für den Menschen, daß dessen Variabilität mit größerer Aehnlichkeit seiner Vorfahren geringer wird; ebenso ergaben Pearls und Dunbars Inzuchtversuche am Pantoffeltierchen Verringerung der Variabilität. Daß reingezogene Rassen nicht so stark abändern können wie gemischte, ist wiederum eine jedem Züchter und Stammbaumforscher altbekannte, unerschütterte Tatsache.

In bestimmter anderer Beziehung wirkt

aber freilich die Inzucht entschieden erhöhend auf die Variabilität: nämlich was die zunehmende Häufigkeit von Albinos, Nigrinos Rufinos, Xanthorinos, und Schecken daraus anbelangt, die wir im Gegensatz zu den Deckung in der Umgebung gewährenden „Wildfarben" auch als „Domestikationsfarben" auftreten sehen, indem Domestikation oft mit teilweiser oder strenger Inzucht Hand in Hand geht. Mag man es als Folge der Schwächung bei Inzucht hinstellen, wenn es zum Verlust jeweils eines oder mehrerer Bestandteile des normalen Wildfarbenkleides kommt, oder mag man mit **Przibram** die größere Wahrscheinlichkeit des Zusammentreffens von Heterozygoten und infolgedessen von rezessiven Anlagen (vgl. nochmals den Artikel „**Bastardierung**") dafür verantwortlich machen, die Tatsache selbst steht jedenfalls fest. Und Gleiches dürfte für die sonstigen Begleiterscheinungen der Inzucht, wie pathologische Variation, Größenabnahme und verminderte Fruchtbarkeit, zu gelten haben.

η) **Andere ererbte Konstitutionen**: hier soll nicht der Einfluß der Veränderungen auf die Vererbung untersucht werden, wie ich mich denn auch fast durchweg dessen enthalten habe, die verschiedenen Variationsarten auf ihre Erblichkeit hin zu prüfen und danach gegeneinander abzuwägen, — eine Aufgabe, die dem Artikel „**Vererbung**" überlassen bleibe; sondern umgekehrt soll der Einfluß der Erblichkeit auf die Variation besprochen werden. Die Zähigkeit der Vererbung ist natürlich dem Variieren aus äußeren Ursachen hinderlich, und in diesem Sinne können wir mit **Goldscheid** sagen: „Hundertprozentige Vererbung heißt Invariabilität; Schrankenlosigkeit der Variabilität ist gleichbedeutend mit Ohnmacht der Vererbung". Daraus geht unmittelbar die (übrigens jedem Systematiker bekannte) Tatsache hervor, daß es **labile** und **stabile** Arten, Phasen, Perioden, Geschlechter und Charaktere geben muß, d. h. solche Species, Formen, Lebenszeiten und Organe, die besonders leicht, andere, die besonders schwer auf verändernde Faktoren mit Veränderungen reagieren. Wenn sie relativ invariabel sind, wem sollten sie die Konstanz verdanken wenn nicht einer besonders lange andauernden oder intensiv wirkenden erblichen Befestigung? So ist Leptinotarsa decemlineata, wie wiederholt belegt, außerordentlich variabel; Leptinotarsa signaticollis in identisch angelegten Versuchen **Towers** fast gar nicht. In **Vernons** Temperaturversuchen variiert die Körperlänge von Strongylocentrotus und Echinus sehr stark, diejenige von Sphaerechinus sehr schwach. Und innerhalb von Sphaerechinus selbst ist zwar, wie gesagt, nicht die Körper-, wohl aber die Armlänge je nach der Temperatur sehr variabel. Wir sprachen von der künstlich leicht modifizierbaren Variabilität der Staubblätter bei Sedum spectabile; hingegen sind die Fruchtblätter nach **Klebs** normalerweise gar nicht variabel, können aber allerdings durch ganz starke experimentelle Einwirkungen, die ihre Starrheit besiegen, schließlich ebenfalls zum Variieren gebracht werden. Man hat versucht, in der Variabilität der Organe und Species eine Gesetzmäßigkeit zu finden parallel der vorhin bezüglich des Entwickelungsstadiums aufgestellten: gleichwie die Individuen desto weniger variieren, je vorgeschrittener ihre Entwickelung und ihr Alter; so sollte auch mit Zunahme der Stammesentwickelung eine Abnahme der Variabilität verknüpft sein. Anders ausgedrückt, sei die allgemeine Organisationshöhe der Plastizität des Organismus verkehrt porportional. Indessen die in Versuchen der letzten Jahre erfahrene starke Veränderlichkeit selbst bei Amnioten widerspricht vorläufig dieser biogenetischen Aufstellung, und hinsichtlich der einzelnen Organe gibt es ebenfalls eine umgekehrte Auslegung, wonach ihre Variabilität mit der Spezialisation gleichgerichtet sei.

Wie sich sagen läßt, labile Eigenschaften sind es deshalb, weil sie nicht genügend erblich fixiert sind, so ist auch die Vermutung zulässig: Variationen an labilen Charakteren haben geringeren erblichen Bestand als solche an schwer veränderlichen Teilen. Erstere fluktuieren eben bei jeder geringsten Schwankung der Lebenslage, ergeben nach positiver und negativer Richtung, je nach äußerem Erfordernis, starke Ausschläge, dringen aber deswegen nicht in die Tiefe, bringen keine genotypische Veränderung hervor oder doch erst dann, wenn die äußeren Bedingungen durch sehr viele Generationen in gleichem Sinne fortgewirkt haben. Dann kann endlich die Reaktionsfähigkeit nach der jeweils anderen Richtung erschwert werden, ja verloren gehen, — dann sind aber auch aus den labilen Charakteren stabile geworden. Stabile Charaktere haben aus diesem Grunde, wie oft verkannt wird, größeren Wert für die Stammesentwickelung und daher für experimentell-phylogenetische Untersuchungen; sehr variable Arten (z. B. Zea Mays, Lacerta serpa) oder Organe (Blätter amphibischer Pflanzen, Kiemen amphibischer Tiere) eignen sich nicht hervorragend dafür, weil sie wegen mangelnder Fixierbarkeit nicht gestatten, den Wert der individuellen Variation für den Ablauf der Generationsfolge richtig einzuschätzen. Ein großer Teil des künstlich konstruierten Unterschiedes zwischen „Modifikationen" und „Mutationen" beruht wahrscheinlich

darauf, daß erstere mehr die labilen, letztere die stabilen Charaktere und Formen betreffen, oder ein und dieselbe Form, dasselbe Organ einmal in der labilen (sensiblen, kritischen), das andere Mal in der stabilen Phase oder Periode antreffen. Im übrigen hängt es von Stärke und Dauer der Einwirkung ab, ob bestimmte Veränderungen schon im Laufe einer Keimesentwickelung oder erst durch allmähliche Akkumulation im Laufe einer Stammesentwickelung zuwege gebracht werden, — auch von dieser Wirkungsstärke und -dauer muß es abhängen, ob sofort eine diskontinuierliche Mutation oder zunächst nur eine fluktuierende Modifikation herauskommt. Andere als Gradunterschiede bestehen aber wohl in keinem Sinne und bei keinerlei Betrachtungsweise.

4c) Allgemeine Schlußbetrachtungen über die Kausalität der Variation: Ein Versuch, die Wirkungen der Variationsfaktoren allgemein zu systemisieren, stößt heute noch auf schier unüberwindliche Schwierigkeiten. Fragen wir nach Richtlinien, die es gestatten, die zahllosen Ergebnisse über den Einfluß äußerer Faktoren in ein System zu bringen, so wird ein derartiges Unterfangen einmal dadurch erschwert, daß die verschiedenen Lebewesen, und zwar oft schon nahe Verwandte, auf gleiche Einflüsse ungleich reagieren (siehe oben unter 4bη, „Ererbte Konstitutionen"), dann durch das sub 3eγ aufgezählte Ineinanderwirken der Faktoren. In letzterer Beziehung ist namentlich ein Punkt noch an dieser Stelle besonders herauszugreifen: nämlich die von De Vries und anderen vertretene Ansicht, daß alle äußeren Einflüsse sich schließlich auf solche der Ernährung zurückführen lassen, auf temporäre Schwankungen und Intensitätsverschiedenheiten im Chemismus des Stoffwechsels. So wird bei Temperaturerhöhung die Assimilationstätigkeit intensiver, und so kommt es, daß viele Resultate, die in der Variations- und ebenso in der Geschlechtsbestimmungslehre beispielsweise der Wärme zugeschrieben werden, ganz ebenso auch durch Mast erzielt werden können. Außer den sub 3eγ angeführten Regelmäßigkeiten, die sich auf die allgemeine Wirksamkeit der Umweltsenergien bezogen, läßt sich daher jetzt, nach Kenntnisnahme einiger ihrer speziellen Wirkungen im Abschnitt 4a, kaum mehr als folgendes hinzufügen: alle Einflüsse, die den Metabolismus in günstiger Weise verschieben, erzeugen kräftigere, meist dunklere oder glänzende Farben, zuweilen bis zu totalem Nigrinismus, bedeutendere Körpergröße, reichere strukturelle und architektonische Differenzierung, lassen das Weibchen sekundäre Sexualattribute des Männchens hinzugewinnen; alle Einflüsse, die den Metabolismus herabsetzen, erzeugen mattere oder blassere Farben, zuweilen bis zu albino-ähnlichen Bleichungsformen, Zwergwuchs (Nanismus), Einschmelzung morphologischer Differenzierungen, lassen das Männchen eines Teiles seine Sexualattribute verlustig gehen und so zum infantilen oder weiblichen Typus degradiert werden. Wärme und geringe Dichte des Mediums wirken besonders mit Vergrößerung der peripheren, unter genannten Bedingungen ungehinderter wachsenden Flächen (Hautanhänge, Schalen, Borsten, Haare, Stacheln); doch ist damit nur größere Wachstumsgeschwindigkeit, nicht auch absolut stärkere Größenzunahme des Gesamtkörpers verknüpft, indem spezielle Hitzeformen im Gegenteile oft kleiner bleiben. Eindringen von Feuchtigkeit in die dadurch turgeszenter werdenden Gewebe (oft nur eine Gefolgserscheinung bei Abnahme des Salzgehaltes im Wasser) verursacht hingegen durch fortgeführtes Teilungswachstum der Zellen außerdem auch erhöhte Endgrößen. Schwerkraft, mechanische oder molare Agentien (Druck, Zug, Stoß, Schnitt), sowie Magnetismus oder Elektrizität haben gewöhnlich nur einen geringen, teilweise rasch vorübergehenden, nicht dauernd fixierbaren Einfluß auf die Variabilität, die sich hier mehr in Schädigung oder Förderung, nicht aber im Zustandekommen echter organischer Varianten äußert.

Jede Schwankung in den Lebensumständen hat Erhöhung, jeder Ausgleich, Konstanz in der Lebenslage hat Verminderung der Variabilität zur Folge.

Wesentlich mit inneren, konstitutionellen Bedingungen hängt es zusammen, ob eine Species oder Eigenschaft bloß nach einer, nach wenigen Richtungen variieren kann (Orthogenese — Eimer, Zielstrebigkeit — K. E. v. Baer) oder ob sie richtungslos variiert. Völlige Richtungslosigkeit ist nun zwar ein Unding, gibt es ebensowenig, wie es ungerichtete Kräfte gibt; sie kann höchstens vorgetäuscht werden, entweder durch Reversibilität oder wenn man den Gesamthabitus, also viele Merkmale zusammen betrachtet, von denen Farbe, Größe, Struktur, Gestalt, Instinkt nach diskrepanten Richtungen tendieren können, — statt daß man nach modernem Prinzip einzelne Merkmale herausgreift. Vermag aber eine Eigenschaft nur nach wenig Richtungen zu variieren (gewöhnlich nach mindestens zweien: positiv und negativ), so ist erklärlich, daß die variierenden Faktoren (auch die determinierenden, nicht bloß die realisierenden, die ja immer unspezifisch sind) häufig in einer scheinbar unbestimmten Art wirken, — daß z.B. wie wir es S. 179 sub 3cγ erörterten, Schwärzung durch intensive Bestrahlung,

Erwärmung, Ernährung, Benetzung und außerdem durch schwarzen Boden, ja in fast gleicher Weise durch entgegengesetzte Extreme all dieser Energien, also unter Umständen (falls nämlich die betreffenden Extreme nicht die Lebensgrenzen der Art überschreiten) auch durch Dunkelheit, Kälte, Hunger, Trockenheit und weißen Boden (letzterer identisch mit intensiver Bestrahlung, Trockenheit teilweise identisch mit stärkerer Erwärmung) hervorgerufen werden kann. Schwarzer Farbstoff kann nämlich nicht gut anders, als zu- oder abnehmen: jeder Faktor, der ihn überhaupt beeinflußt (und irgend reagieren muß er wohl, richtige Dosierung vorausgesetzt, auf jeden), ist genötigt, dies oder jenes zu bewirken. Ich verglich diese Reaktionsweise mit der eines Stahlpendels, das nur in einer Ebene schwingen kann und es in unterschiedsloser Weise tut, ob mechanische, elektrische oder magnetische Energie es in Bewegung setzt. Warum dann aber nicht wenigstens die Reaktionswirkungen eines Merkmals parallel gehen mit den Gradschwankungen des bewirkenden Faktors, sondern an beiden Extremen der Skala mehr als einmal ins jeweilige Gegenteil umschlagen, so daß sich die Extreme wiederum berühren, erklärt sich aus den Vitalitätsgrenzen jeder plasmatischen Substanz: das schwarze Pigment z. B. kann dadurch zur Vorherrschaft gelangen, daß die Bedingungen ihm hervorragend günstig sind, so daß es alle anderen Pigmente verdrängt (Nässe-Melanismus); aber auch dadurch, daß sie ihm nur minder ungünstig sind als anderen Pigmenten, deren bisher okkupierten Raum es ausfüllt, indem es bei deren Zugrundegehen dank seiner größeren Resistenz an ihre Stelle tritt (Dürre-Melanismus).

Eine letzte Frage, mit der wir uns im gegebenen Rahmen beschäftigen, ist die nach den Grenzen der Variabilität. Neuerdings, besonders durch Baur, ist die Ansicht ausgesprochen worden, jedes Merkmal sei nur in begrenztem Grade um einen Mittelwert variabel, und wenn auch eine Generation nicht immer ausreiche, den Grenzwert zu erreichen, so werde doch von jeder Generation stets nur die gesamte Variationsfähigkeit des Merkmals in Gestalt seiner genotypischen Erbeinheit übernommen. Theoretisch besteht natürlich nur die Alternative, entweder die grenzenlose Variabilität zuzugeben oder die Deszendenz im Sinne einer Transmutation der Arten, Klassen und Stämme zu leugnen; praktisch scheint für Begrenztheit der Variabilität zu sprechen, daß die Veränderung eines Merkmals tatsächlich um so langsamer wird, je weiter sie schon vorgeschritten war. Wir dürfen dieses Moment jetzt unserer früheren Erörterung über labile und stabile Merkmale hinzufügen: die Labilität wird nicht bloß durch Stärke und Dauer der Einwirkung sowie erbliche Fortwirkung in Stabilität verwandelt, sondern auch (was freilich nur den Effekt für die Ursache einsetzen heißt) durch die Stärke der bereits erzielten Veränderung. Um nur ein einziges Beispiel aus eigener Experimentierpraxis anzuführen: es ist ungeheuer viel leichter, eine festländische Lacerta serpa mit grüner Grundfarbe so schwarz zu machen, daß sie einer melanotischen Inselform gleicht, als eine inselbewohnende Lacerta, die mit brauner Grundfarbe den halben Weg zu jener Endform bereits zurückgelegt hat, zum Vollenden auch der restlichen Weghälfte zu bringen. Uebrigens scheinen sich die Merkmale diesbezüglich verschieden zu verhalten; es gibt solche, denen jeder Schritt vorwärts den folgenden erschwert, und andere, die eine durchführbare Transmutation mit fortlaufender Beschleunigung zurücklegen. Letzteres mag darauf beruhen, daß es sich um einen von früher her mnemisch fixierten Weg handelt, nur um ein Wiederbetreten seither verlassener, latent gewordener Bahnen; dennoch möchte man von ferne auch den Vergleich mit Immunität und Anaphylaxie wagen, — im ersten Fall bei Steigerung der Dosen Abstumpfung, im letzteren trotz Abminderung der Dosen erhöhte Empfänglichkeit gegenüber dem verändernden Medium.

Aus der Konstatierung beschleunigt ablaufender Variationsprozesse, sowie daraus, daß auch bei den verzögert ablaufenden die Verlangsamung, ja der Stillstand schließlich durch noch stärkere Intensität des bewirkenden Faktors überwunden wird, folgt die endgültige Antwort auf unsere zuletzt gestellte Frage: nicht bloß theoretisch, sondern auch empirisch ist die Variabilität unbegrenzt. Die wenigen, in Anbetracht der uns zur Verfügung stehenden kurzen Versuchszeit gewiß auch seltenen Fälle, in denen eine Transmutation bis zum äußersten Ziele durchgeführt werden konnte, beweisen die faktische Unbegrenztheit aufs schlagendste. Um auch dafür nur ein Beispiel zu geben, sei an die früher sub 2cγ und im Artikel „Entwickelungsmechanik" S. 598 besprochenen Farbveränderungen des Feuersalamanders erinnert: diese sind erst dann am Ziele, wenn die gesamte Haut des Tieres in der einen Richtung nur mehr mit gelbem, in der anderen nur mit schwarzem Pigment durchsetzt ist. Hier endlich liegt dann allerdings eine unüberwindbare Grenze der Variabilität: nämlich bei vollständiger Besetzung des zur Verfügung stehenden Organs oder Gewebes, bei restloser Eroberung aller erreichbaren Körperflächen. Aber man lasse nur mehrere Merkmale in solch „begrenzter" Weise variieren, und es wird mehr daraus als bloß eine neue Art.

Literatur. *a) Bücher:* ***W. Bateson,*** *Materials for the study of Variaton. London 1894.* — ***E. Baur,*** *Einführung in die exp. Vererbungslehre. (Vorlesung I bis III, XI.) Berlin 1911.* — ***Ch. Darwin,*** *Entstehung der Arten, besonders Kapitel I, II; Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation. Deutsch von J. V. Carus, 1876 bezw. 1878.* — ***C. B. Davenport,*** *Statistical Methods with Special Reference to Biol. Variation. 2nd edition. New York and London 1904.* — ***F. Galton,*** *Natural Inheritance. London 1889 (vgl. auch Proc. Roy. Soc. London,* LXI*, 1897 und Nature,* LVII*, 1898).* — ***Rud. Goldscheid,*** *Höherentwickelung und Menschenökonomie,* I, *Kapitel III Variabilität. Leipzig 1911.* — ***R. Goldschmidt,*** *Einführung in die Vererbungswissenschaft, 2. bis 6. Vorlesung. Leipzig 1911 (auch kürzer und gemeinverständlich in „Die Abstammungslehre", II. und III. Vortrag. Jena 1911).* — ***M. v. Gruber und E. Rüdin,*** *Fortpflanzung, Vererbung, Rassenhygiene, besonders Kapitel 2. München 1911.* — ***W. Johannsen,*** *Elemente der exakten Erblichkeitslehre. Jena 1909.* — ***Kronacher,*** *Grundzüge der Züchtungsbiologie. (Zweiter Abschnitt, B, I. Kapitel.) Berlin 1912.* — ***R. H. Lock,*** *Recent progress in the study of Variation, Heredity und Evolution, 2nd éd. London 1909.* — ***F. E. Lutz,*** *The variation and correlation of the taxonomic characters of Gryllus. Carnegie Inst. Publ., No. 101. Washington 1908.* — ***K. Pearson,*** *The Grammar of Science, 1900.* — ***L. Plate,*** *Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung. 4. vermehrte Auflage. Leipzig 1913.* — ***H. Pringsheim,*** *Die Variabilität niederer Organismen. Berlin 1910.* — ***H. Przibram,*** *Anwendung elementarer Mathematik auf biologische Probleme. Aufsätze und Vorträge über Entwickelungsmechanik, Heft III. (Kapitel VIII, Variation und Selektion.) Leipzig 1908.* — ***Derselbe,*** *Experimentalzoologie,* III. *Phylogenese. (Kapitel VI bis IX) Wien-Leipzig 1910.* — ***Quetelet,*** *Anthropométrie. Paris 1871.* — ***P. und F. Sarasin,*** *Die Landmollusken von Celebes. Wiesbaden 1899.* — ***W. Schallmayer,*** *Vererbung und Auslese. Kapitel I (auch Zeitschr. f. Sozialwissensch.,* IV, *3/4, 1913). Jena 1903.* — ***G. A. Schwalbe,*** *Mißbildung und Variationslehre. Samml. anat.-physiol. Vortr., Heft 9. Jena 1910.* — ***W. L. Tower,*** *An Investigation of Evolution in Chryoomelid Beetles of the Genus Leptinotarsa. Carnegie Inst. Publ., No. 48. Washington 1906.* — ***R. Semon,*** *Das Problem der Vererbung „erworbener Eigenschaften", besonders Kapitel X, XI. Leipzig 1912.* — ***H. de Vries,*** *Species and Varieties, their Origin by Mutation, 1905 (sowie: Die Mutationstheorie, 1901/3).*

b) Abhandlungen: ***F. Braem,*** *Die Variation bei den Statoblasten von Pectinatella. Arch. f. Entwickelungsmech.,* XXXII, *1911 und* XXXV, *1912.* — ***H. C. Bumpus,*** *The variations and mutations of the Introduced Sparrow. Biol. Lect. Woods Hole, 1897.* — ***Derselbe,*** *The v. a. m. of the Introduced Litorina. Zool. Bull.,* I, *1898.* — ***H. E. Crampton jun.,*** *Experim. and statist. Studies upon Lepidoptera, I. Biometrica,* III, *1904.* — ***C. B. Davenport,*** *Variability of Land snails (Cerion). Acad. Sc. Sect. Biol. New York 1910.* — ***A. Delcourt,*** *Recherches sur la variabilité du Genre Notonecta. Bull. scient. France et Belgique,* XLIII, *1909.* — ***G. Duncker,*** *Die Methode der Variationsstatistik. Arch. f. Entwickelungsmech.,* VIII, *1899,* XVII, *1904.* — ***Derselbe,*** *Syngnathidenstudien. Mitt. Naturhist. Mus. Hamburg,* XXV, *1908.* — ***W. Field,*** *A contribution to the Study of Indiv. Var. in the wings of Lepidoptera. Proc. Am. Ac. Arts and Science,* XXXIII, *1898.* — ***F. Galton,*** *Pedigree Moth Breeding. Transact. Entomol. Soc. London 1887.* — ***A. Giard,*** *Sur certains cas de dédoublement des courbes de Galton. C. R.,* CXVIII. *Paris 1894.* — ***J. Gross,*** *Ueber einige Beziehungen zwischen Vererbung und Variation. Biol. Centralbl., 1906.* — ***E. Hanel,*** *Vererbung bei ungeschlechtlicher Fortpflanzung von Hydra grisea. Jenaische Ztschr. f. Naturw.,* XLIII, *1907.* — ***J. A. Harris,*** *Variation in the Number of Seeds per Pod in the Broom, Cytisus scoparius. Amer. Nat.,* XLII, *1909.* — ***A. Hase,*** *Ueber die deutschen Süßwasserpolypen. Arch. f. Rassen- und Gesellschaftsbiol.,* VI, *1909.* — ***M. Hefferan,*** *Variation in the teeth of Nereis. Biol. Bull.,* II, *1900.* — ***F. Heincke,*** *Naturgeschichte des Herings. Abh. Deutsch. Seefisch.-Ver., 1897/98.* — ***S. J. Holmes,*** *The Categories of Variation. American Naturalist,* XLIII, *1909.* — ***H. S. Jennings,*** *Heredity, Variation and Evolution in Protozoa. Proc. Amer. Phil. Soc.,* XLVII, *1908 (ferner Journ. Exp. Zool.,* V, *1908, Amer. Naturalist,* XLIII, *1909,* XLIV, *1910, Journ. of Morph.,* V, *1911).* — ***P. Kammerer,*** *Die Wirkung äußerer Lebensbedingungen auf die organische Variation. Arch. f. Entwickelungsmech.,* XXX, *1910.* — ***G. Klebs,*** *Studien über Variationen. Arch. f. Entwickelungsmech.,* XXIV, *1907.* — ***F. Kryž,*** *Variation der Frucht von Trapa natans L. Oest. bot. Zeitschr. Nr. 5, 1907 (auch ebenda Nr. 6, 1910).* — ***A. Lang,*** *Ueber die Mendelschen Gesetze, Art- und Varietätenbildung usw. Verh. Schweiz. Naturf. Ges. Luzern 1906.* — ***Derselbe,*** *Ueber Vererbungsversuche (ein Einleitungsabschnitt über Variation). Verh. Deutsch. Zool. Ges., 1909.* — ***V. H. Langhans,*** *Experimentelle Untersuchungen in Fragen der Fortpflanzung, Variation und Vererbung bei Daphniden. Verh. Deutsch. Zool. Ges., 1909.* — ***F. Ludwig,*** *Variationsstatistische Probleme und Materialien. Biometrica,* I, *1901/02.* — ***Th. Montgomery jun.,*** *Organic variation as a criterion of development. Journ. Morph.,* XII, *1886.* — ***Nilsson Ehle,*** *On lifstyper och individuell variation. Botan. Notiser, 1907.* — ***H. F. Osborn,*** *Alte und neue Probleme der Phylogenese. Ergebn. d. Anat.,* III, *1894.* — ***R. Pearl,*** *Biometrical Studies etc. Biometrica,* IV, *1906,* V, *1906/07. Ann. Rep. Michigan Acad. Sc.,* VII, *1905. Carnegie Inst. Publ. No. 58. Washington 1907.* — ***R. Pearl and F. M. Surface,*** *A biometrical Study etc. M. S. Departm. Agriculture, Bureau of Animal Industry, 1909. Zeitschr. f. induktive Abst. u. Vererbungslehre,* II, *1909.* — ***K. Pearson,*** *Mathematical contributions to the Theory of Evolution. Proc. R. Soc. London,* LXII, *1898 (auch Biometrica,* II, *1902/03,* V, *1907 und* VII, *1910, sowie Proc. Roy. Soc. London,* LXXXI, *1909).* — ***K. Peter,*** *Experimentelle Untersuchungen über individuelle Variation in der tierischen Entwickelung. Arch. f. Entwickelungsmech.,* XXVII, *1909 und* XXXI, *1911.* — ***L. Plate,*** *Variabilität und Artbildung*

nach dem Prinzip geographischer Formenketten bei den Cerionlandschnecken der Bahamainseln. Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiol., **IV**, *1907.* — **H. Przibram**, *Intraindividuelle Variabilität der Carapaxdimensionen. Arch. f. Entwickelungsmech.*, **XIII**, *1902.* — **Derselbe**, *Albinismus bei Inzucht. Verh. Naturf. Ver. Brünn*, **XLIV**, *1911.* — **Samter und Heymons**, *Variationen bei Artemia salina. Abh. preuß. Akad. d. Wiss., Anhang 1902 (vgl. auch* **Schmankewitsch** *in Ztschr. wiss. Zool.*, **XXV**, *1875*, **XXVI**, *1877, und* **Steuer** *in Verh. Zool. bot. Ges. Wien 1903).* — **Chr. Schröder**, *Variabilität von Adalia bipunctata. Allgem. Zeitschr. f. Entom.*, **VI**, *1901 (von Abraxas grossulariata, ebenda*, **VIII**, *1903).* — **W. B. Scott**, *On Variations and Mutations. Amer. Journ. of Science*, **XLIII**, *1894.* — **H. M. Vernon**, *Variations in Animals and Plants. Internat. Scient. Ser.*, **LXXXVIII**, *1903.* — **J. H. Voris**, *Material for the Study of Variation of Pimapheles notatus. Proc. Indiana Ac. Sc., 1899.* — **H. de Vries**, *Ueber halbe Galton kurven als Zeichen diskontin. Variation. Ber. Deutsch. bot. Ges.*, **XII**, *1894.* — **Derselbe**, *Eine zweigipflige Variationskurve. Arch. f. Entwmech.*, **II**, *1895.* — **Derselbe**, *Die Svalöfer Methode usw. Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiol.*, **III**, *1906.* — **W. F. R. Weldon**, *On certain Correlated Variations in Carcinus maenas. Proc. Roy. Soc. London 1894.* — **L. L. Woodruff**, *Two thousand generations of Paramecium. Arch f. Protistenk.*, **XXI**, *1911.* — **R. Woltereck**, *Ueber natürliche und künstliche Varietätenbildung bei Daphniden. Verh. Deutsch. Zool. Ges., 1908, 1909, 1911.* — **G. U. Yule**, *Mendels Laws and their probable relations to intra-racial Heredity. New Phytologist, 1902.* — **E. Zederbauer**, *Variationsrichtungen der Nadelhölzer. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien*, **I**, *1907.*

c) Zeitschriften: Archiv für Entwickelungsmechanik der Organismen (Roux). Leipzig. — Biometrica. A Journal for the Statistical Study of Biological Problems (Pearson). Cambridge. — Journal of Experimental Zoology (Harrison). Philadelphia. — Journal of Genetics (Bateson and Punnett). Cambridge. — Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre (Baur). Berlin.

Vergleiche auch die Literaturverzeichnisse der Artikel „Bastardierung", „Deszendenztheorie", „Entwickelungsmechanik", „Geschlechtsbestimmung" und „Vererbung".

P. Kammerer.

Variolit.

Ein Gestein der Diabasfamilie mit eigentümlicher an Pockennarben erinnernder (daher der Name) Oberfläche. Vgl. den Artikel „Gesteine".

Variscisch

oder varistisch heißt ein Teil des in Mitteldeutschland gelegenen paläozoischen Faltengebirges (vgl. den Artikel „Gebirge der Erde").

Verbreitungsmittel der Pflanzen.

1. Begriff. 2. Morphologie der Verbreitungseinheiten. 3. Verbreitungsagentien. 4. Verbreitungseinrichtungen. a) Ausstreuvorrichtungen. b) Verbreitungsausrüstungen. α) autochore. β) anemochore. γ) hydrochore. δ) zoochore. ε) mehrseitige.

1. Begriff. Als Verbreitungsmittel der Pflanzen fassen wir alle am Pflanzenkörper selbst und in seiner Umgebung vorhandenen Einrichtungen und Kräfte zusammen, welche geeignet sind, die ungeschlechtlich oder geschlechtlich entstandenen Vermehrungsorgane der Pflanzen und damit die in ihnen angelegte Nachkommenschaft auf eine größere oder geringere Entfernung von der Mutterpflanze fortzubewegen, der Nachkommenschaft dadurch die Gewinnung neuer Standorte zu ermöglichen und somit die Individuen einer Art über ein möglichst großes Gebiet auszubreiten. Wir fassen damit den Begriff der Verbreitungsmittel weiter, als es häufig geschieht, wenn er nur auf Samen und Früchte angewendet wird, indem wir auch die Verhältnisse der Kryptogamen, die vegetative Vermehrung und die Verbreitungsagentien mit berücksichtigen. Vgl. insbesondere die Artikel „Frucht und Same" und „Vegetative Vermehrung", auf deren Abbildungen verwiesen sei. Der von der Mutterpflanze sich abgliedernde, die Anlage zu einem neuen Individuum in sich schließende Teil, welcher der Verbreitung übergeben wird, ist die Verbreitungseinheit; auch diesen Begriff verstehen wir in einem weiteren Sinne, als er ursprünglich (von Vogler) gefaßt worden ist. Die an der Mutterpflanze sich ausbildenden Einrichtungen zur Abgliederung und Entfernung der Verbreitungseinheit werden Ausstreuvorrichtungen genannt, die an der Verbreitungseinheit vorhandenen Einrichtungen, welche ihren Transport erleichtern, Verbreitungsausrüstungen, und die Mittel und Kräfte, welche den Transport vollziehen, Verbreitungsagentien.

2. Morphologie der Verbreitungseinheiten. Auf den verschiedenen Stufen der pflanzlichen Organisation zeigen auch die Verbreitungseinheiten große Unterschiede, die alle Schritte der Differenzierung von einzelnen Zellen bis zu hochkomplizierten Sprossen und Sproßsystemen erkennen lassen, und

zwar sowohl bei den Verbreitungseinheiten ungeschlechtlicher wie geschlechtlicher Entstehung. Sie lassen sich in folgende Uebersicht bringen.

I. Einzelne Zellen.
  1. Vegetative Zellen, die bei den einzelligen Algen und Pilzen nach der Teilung der Mutterzelle sich voneinander trennen.
  2. Dauerzellen der Thallophyten, durch ihre Struktur von den vegetativen Zellen verschieden und zum Ueberdauern eines Ruhezustandes ausgerüstet.
  3. Unbewegliche Sporen der Kryptogamen.
  4. Durch Geißeln zu eigner Bewegung befähigte Schwärmsporen der Algen und einiger Pilze.

II. Zellgruppen und Zellverbände.
  5. Mehrzellige (zusammengesetzte) Sporen, z. B. der Rost- und Schlauchpilze.
  6. Hormogonien der Schizophyceen, Zellfamilien von Algen.
  7. Soredien der Flechten.
  8. Brutkörperchen der Leber- und Laubmoose.

III. Ganze Sprosse und Sproßteile.
  a) Vegetative Sprosse ohne besondere Anpassung an die Verbreitung.
    9. Mechanisch abgelöste Sprosse von Flechten und Moosen; zufällig abgerissene oder absichtlich abgelöste Zweige und Knospen von Blütenpflanzen.
    10. Freiwerden von Verzweigungen oberirdischer Sprosse durch allmähliches Absterben des Sproßsystemes von der Basis her, z. B. Stämmchen der Laubmoose.
    11. Freiwerden von Verzweigungen unterirdischer Sprosse (Grundachsen) durch Absterben von der Basis her.
    12. Bildung von Adventivknospen auf Wurzeln und Blättern.
    13. Unechte Viviparie, d. h. Ersatz einer Blüte oder eines Blütenstandes durch ein vegetatives Vermehrungsorgan.
  b) Vegetative Sprosse mit Anpassungen an Transport und Verbreitung.
    14. Ober- und unterirdische Brutknollen.
    15. Ober- und unterirdische Brutzwiebeln.
    16. Stauchlinge (Turiones, Hibernacula) von Wasserpflanzen.
  c) Reproduktive Sprosse.
    17. Samen.
    18. Samenstände.
    19. Einzelfrüchte.
    20. Zusammengesetzte Früchte (Scheinfrüchte).

Da die Verbreitungseinheiten häufig erst längere Zeit nach ihrer Trennung von der Mutterpflanze die Bedingungen zu ihrer Weiterentwickelung antreffen, so ergibt sich für sie die Notwendigkeit eines Schutzes gegen zu großen Wasserverlust, extreme Temperaturen und gegen tierische und pflanzliche Feinde; näheres vgl. den Artikel „Schutzmittel der Pflanzen". Die höher differenzierten Verbreitungseinheiten führen in ihren Geweben Reservestoffe für die erste Entwickelung der aus ihnen hervorgehenden jungen Pflanzen (Speichergewebe der Knollen und Zwiebeln, Nährgewebe der Samen u. ä.).

3. Verbreitungsagentien. So werden diejenigen Kräfte genannt, welche den Transport der von der Mutterpflanze losgelösten Verbreitungseinheiten besorgen. Sie entwickeln sich zum Teil in oder an den Verbreitungseinheiten oder der Mutterpflanze selbst, zum größeren Teil sind es aber außerhalb der Pflanze vorhandene Agentien, die dem Transport und der Verbreitung jener dienstbar gemacht werden. Die der Pflanze innewohnenden Agentien sind: Ortsbewegungen, die, durch Geißeln vermittelt, sich im Wasser vollziehen; Kriechbewegungen, die auf Volumenveränderungen hygroskopischer Gewebe zurückzuführen sind; Schleuderbewegungen, auf plötzlichem Ausgleich elastisch gegeneinander gespannter Gewebe beruhend; Wachstumsbewegungen, durch welche die Verbreitungseinheit von der Mutterpflanze fortgeschoben wird; endlich durch das Eigengewicht der Verbreitungseinheiten nach ihrer Ablösung veranlaßte Fallbewegungen. Unter den außerhalb der Pflanze liegenden Verbreitungsagentien spielen die Strömungen der Luft die wichtigste Rolle; die infolge ungleichmäßiger Erwärmung der über dem Erdboden lagernden Luftschichten entstehenden aufsteigenden Luftströme sind geeignet, sehr kleine und leichte Verbreitungseinheiten mit sich zu führen; größere und schwerere werden je nach Gewicht und Gestalt von Luftzügen, Winden und Stürmen auf größere oder geringere Entfernungen von der Mutterpflanze fortgerissen. Das Wasser kommt als Transportmittel für Verbreitungseinheiten in verschiedenen Beziehungen in Betracht: sie werden, wenn ihr spezifisches Gewicht geringer als das des Wassers ist, von den Wellen der Bäche, Flüsse und Seen, von den Wogen des Meeres fortgetragen, können aber, auch wenn sie kein Schwimmvermögen besitzen, streckenweise mitgerissen werden, um in beiden Fällen schließlich auf den Grund der Gewässer zu sinken, nachdem sie ihre Schwimmfähigkeit verloren haben, oder an den Ufern ausgeworfen zu werden. Auf- und absteigende Strömungen führen auch im stehen-

den Wasser niedere Pflanzen und deren Vermehrungsorgane mit sich (Plankton). Endlich bewirkt die Benetzung von Verbreitungseinheiten mit Wasser auch deren Anhaften an Fremdkörpern lebloser oder lebendiger Natur, mit denen sie entweder im Wasser treiben, oder von denen sie sonstwie mitgenommen werden. In Form von Niederschlägen spült das Wasser die Verbreitungseinheiten gewisser Pflanzen von der Mutterpflanze herunter, transportiert sie auf geneigtem Boden abwärts (Wildbäche) oder reißt sie nebst Schlamm oder Felsschutt mit sich (Muren). Eis und Schnee unterstützen die Wirkung des Windes, indem sie Verbreitungseinheiten an ihrer glatten Oberfläche leicht gleiten lassen, die Gletscher nehmen auf sie gefallene Verbreitungseinheiten mit ihrer eigenen Bewegung auf dem Rücken talabwärts mit sich. Endlich sind T i e r e verschiedenster Art als Verbreitungsagentien tätig, indem sie Verbreitungseinheiten entweder als Nahrung in sich aufnehmen, teilweise aber unbeschädigt mit den Exkrementen oder durch Ausspeien (im Gewölle) wieder von sich geben, oder an der Außenseite ihres Körpers angeheftet mitführen, um sie später zu verlieren oder zu entfernen, nachdem das Tier eine Ortsveränderung vorgenommen hat; auch suchen verschiedene Tiere Samen und Früchte, die ihnen zur Nahrung dienen, in Sicherheit zu bringen, um sie in Ruhe zu verzehren oder sich Vorräte anzulegen, verlieren oder verschleppen sie dabei aber nicht selten. Unter den Tierklassen, die bei der Verbreitung der Pflanzen Dienste leisten, sind zunächst die Ameisen zu nennen. Sie sammeln Samen und Früchte oder sonstige Verbreitungseinheiten, welche fettes Oel enthaltende Anhängsel (Elaiosomen) besitzen, verwenden diese Anhängsel als Nahrung und verschleppen die im übrigen unversehrten Verbreitungseinheiten; in den Tropen gibt es außerdem Ameisen, die Pflanzensamen auf Zweiggabelungen von Bäumen oder in ihre dort angelegten Erdnester verschleppen, durch Hinzutragen von Boden deren Wachstum befördern und die Samen in neu angelegte Nester verpflanzen. Ameisen und auch andere Insekten, wie Fliegen und Käfer, sind als Verbreiter von Pilzsporen tätig, dasselbe gilt von Schnecken, die Pilze verzehren und von Kröten, die solche Schnecken fressen. Für die Sämereien von Wasserpflanzen oder vom Winde ins Wasser getragene Verbreitungseinheiten kommt die Tätigkeit von Fischen in Betracht, welche Pflanzenstoffe verschlingen und Samen im unverdauten Zustand mit den Exkrementen von sich geben; das ist u. a. für Barsche, Weißfische, Karpfen und Rotaugen festgestellt worden, die verschluckte Samen sogar in einem besser keimfähigen Zustand wieder von sich geben. Wichtig und sehr bekannt ist die Rolle von Vögeln beim Transport von Verbreitungseinheiten; diese gelangen entweder mit den Nahrungsmitteln in die Verdauungswege der Tiere, oder sie heften sich ihrem Körper (Gefieder, Füßen, Schnabel) äußerlich an und können bei der raschen Ortsveränderung der Vögel von diesen in kurzer Zeit auf weite Strecken mitgenommen werden. Nicht alle Vogelarten erweisen sich als nützlich für den Transport solcher Verbreitungseinheiten, die von ihnen zum Zweck der Ernährung gefressen werden, da nicht wenige die verschluckten Samen und Früchte völlig verdauen. So verhält es sich mit den Hühnervögeln, Enten, Kreuzschnabel, Gimpel, Fink, Stieglitz, Zeisig, Girlitz, Meisen und Tannenhäher. Bei einer zweiten Gruppe von Vögeln, nämlich den Krähen, Dohlen und Elstern, werden durch die Verdauung nur hartschalige Samen nicht beschädigt, empfindlichere dagegen zerstört. In der dritten Vogelgruppe finden sich solche Arten, welche die aufgenommenen Sämereien unbeschädigt mit den Exkrementen, die auch noch als Dünger wirken, wieder von sich geben; es sind Drossel, Nachtigall, Rotkehlchen, Amsel, Steinrötel, Bartmeise, Pirol und Wachtel, von tropischen Vögeln Papageien, Turakos und Taubenarten. Endlich können Säugetiere verschiedenster Art dem Transport von Verbreitungseinheiten dienstbar gemacht werden, wenn diese sich leicht an der haarigen Außenseite der Tiere festsetzen, vielleicht sogar in die Haut einbohren, oder von den Tieren beim Bergen und Einsammeln verschleppt werden; so sind als Verbreiter von Samen und Früchten u. a. Hasen, Kaninchen, Hamster, Mäuse, Füchse und Eichhörnchen nachgewiesen worden. Manche verhalten sich auch ähnlich wie Vögel, indem sie die unverdauten und keimfähigen Samen mit ihren Exkrementen absetzen, wie das z. B. bei in den Tropen lebenden Fledermäusen (besonders Pteropus) und Affen beobachtet wird. In diese Gruppe der Verbreitungsagentien gehört endlich der Mensch, der durch Steinschalen geschützte Samen unverdaut absetzt, an seiner Kleidung haften gebliebene Verbreitungseinheiten mit sich nimmt, mit seinen Transportmitteln Sämereien und Früchte an Ballast, Verpackungsmaterial oder als zufällige Beimischung an Waren aller Art auf weite Entfernungen transportiert, und vorbedacht die Aussaat seiner Kulturpflanzen unternimmt.

4. Verbreitungseinrichtungen. Sie bilden sich z. T. an der Mutterpflanze in einer solchen Weise aus, daß die Verbreitungseinheit von ihr in einer geeigneten Art der Wirkung eines Verbreitungsagens ausgesetzt wird (Ausstreuvorrichtungen), z. T.

an der Verbreitungseinheit selbst, so daß sie für den Transport durch das Verbreitungsagens geschickt wird.

4a) Ausstreuvorrichtungen. Sie werden häufig dadurch vorbereitet und unterstützt, daß die Sprosse der Mutterpflanze eine für die Ausstreuung der Verbreitungseinheiten günstige Beschaffenheit oder Lage einnehmen: Verlängerung der Blüten- oder Fruchtstände über die niedrigere Umgebung, karpotropische Bewegungen, Festhalten der Früchte bis nach der Entlaubung oder über den Winter (Wintersteher), Produktion vegetativer Vermehrungsorgane am Ende langer und dünner Internodien, die kurzlebig sind (Ausläufer). Die Loslösung der Verbreitungseinheiten von der Mutterpflanze kann bewerkstelligt werden durch:

Oeffnen der Mutterzellen von Schwärmsporen,

Abgliederung von Sporen, Samen und ähnlichen Organen durch Spaltung von Zellhäuten oder Auflösung von Zwischenstücken,

Zerfall von Fruchtkörpern bei Pilzen, wodurch die darin enthaltenen Sporen frei werden,

Selbständigwerden von Sprossen durch Absterben ihrer Verbindungsstücke mit der Mutterpflanze,

Lostrennung von Früchten von ihren Tragsprossen durch Bildung einer Trennungsschicht an ihrer Basis,

Abheben von Schlauchfrüchten der Erysiphaceen von ihrer Unterlage infolge von Schrumpfung der Perithecienwand oder der Anhängsel,

Bildung einer Oeffnung in der Wand der Moossporogonien und der kapselartigen Früchte, wobei die Oeffnung eine solche Lage zu haben pflegt, daß das Ausfallen der Sporen und Samen in einer für die Verbreitung günstigen Weise erfolgt. Gewöhnlich sind die Oeffnungen am Gipfel der Kapseln vorhanden, so daß die Sporen oder Samen erst bei Bewegungen des Behältnisses im Winde in einzelnen Portionen ausgestreut werden, oder das gleichzeitige Ausfallen der Sporen wird dadurch verhindert, daß sich zwischen ihnen Fasern, wie z. B. die sogenannten Elateren, ausbilden, die die Sporenmassen locker zusammenhalten. In der Regel klaffen die Oeffnungen solcher kapselartigen Behältnisse nur bei trockner, windiger, für das Auswerfen der Verbreitungseinheiten günstiger Witterung, schließen sich aber bei Regenwetter und schützen ihren Inhalt vor dem Verderben durch zu große Feuchtigkeit.

Schleudervorrichtungen als Folge von ungleichem Wachstum, von Turgeszenz- und Austrocknungserscheinungen. Hierher gehören die Spritzmechanismen, durch welche die Sporen vieler Basidiomyceten von ihren Sterigmen, die Sporangien von Pilobolus von ihrer Trägerzelle (bis zu 105 cm weit), die Sporenballen von Sphaerobolus stellatus aus ihrem Receptaculum fortgeschleudert und die Schlauchsporen vieler Ascomyceten aus den Schläuchen herausgespritzt werden. Bei den Blütenpflanzen beruhen die Ausschleuderungsvorrichtungen saftiger Springfrüchte auf Spannungen, die sich durch einen hohen Turgor in gewissen Schwellgeweben ausbilden. Es sind das explodierende Früchte, deren Wand sich plötzlich in Stücken konkav nach außen umrollt (Cyclanthera, Momordica, Thladiantha), oder Quetschschleuderer, bei denen die Samen durch einen auf sie geübten Druck der umgebenden Gewebe aus der Frucht herausgeschleudert werden (Dorstenia, Oxalis), oder Rollschleuderer, wenn die voneinander sich trennenden Fruchtblätter sich plötzlich einrollen (Impatiens, Cardamine impatiens), oder endlich Spritzschleuderer, wenn die in einer breiigen Masse in der Frucht eingebetteten Samen aus einer durch Ablösung vom Fruchtstiel entstandenen Oeffnung herausgespritzt werden (Ecballium). Austrocknungserscheinungen, die Spannungen zwischen benachbarten Zellwandungen oder Geweben zur Folge haben und sich durch plötzliches Zerreißen der antagonistischen Partien ausgleichen, bewirken häufig das Ausschleudern von Sporen oder Samen aus kapselartigen Behältnissen. So öffnen sich die Sporangien der meisten Farne durch Vermittelung eines an einer Stelle unterbrochenen Ringes von Zellen mit stark verdickten Seiten- und Innenwänden, deren zarte Außenwände sich bei Austrocknung stark verkürzen und auf den Ring einen solchen Zug ausüben, daß die dünnen Zellen an seiner Unterbrechung zerreißen, der Ring konkav zurückschnellt und dabei die Sporen aus dem Sporangium ausgeschleudert werden. Auf der Ausbildung hygroskopischer Spannungen beim Austrocknen zwischen Geweben verschiedener Struktur in der Wand von Trockenfrüchten beruht das elastische Aufspringen kapselartiger Früchte unter Umbiegung oder spiraliger Drehung der Fruchtklappen und gleichzeitiger Ausschleuderung der Samen. Es wird häufig an den Hülsen der Papilionaceen, Mimosaceen und Caesalpiniaceen, an den Kapseln von Acanthaceen, Sterculiaceen, Violaceen und Euphorbiaceen usw. beobachtet und verursacht, bisweilen unter knisterndem oder knallendem Geräusch der aufspringenden Früchte, das Hinauswerfen der Samen auf ansehnliche, selbst mehrere Meter (Maximum bei Nesaea brasiliensis: 31 m) erreichende Entfernungen. Bei einigen Umbelliferen erfolgt ein Abschnellen der beiden Teilfrüchte vom Karpellträger, bei einigen Labiaten drückt

der zusammentrocknende Fruchtkelch so auf die Früchtchen, daß sie plötzlich herausgequetscht werden, und bei Collomia übt der Fruchtkelch eine ähnliche Wirkung auf die aufgesprungene Frucht mit ihren Samen aus (Ballisten).

4b) Verbreitungsausrüstungen kommen an den Verbreitungseinheiten zur Ausbildung und gelangen oft durch Kombination mit gewissen Ausstreuvorrichtungen zu voller Wirksamkeit. Sie befähigen die Verbreitungseinheiten entweder zum passiven Transport durch äußere Verbreitungsagentien, nämlich Wind, Wasser und Tiere, oder sie vermitteln eine Eigenbewegung jener.

α) Autochor nennt man alle Verbreitungseinrichtungen, welche die Pflanze selbst ohne fremde Mitwirkung besorgt; z. T. sind es Ausstreuvorrichtungen (vgl. vorher), z. T. Verbreitungsausrüstungen.

1. Ortsbewegungen durch Vermittelung von Geißeln an Schwärmsporen und ähnlich organisierten Zellen, Kriechbewegungen der Bacillariaceen, Oscillatorien u. ä. Sie gehen nur im Wasser vor sich.

2. Ortsveränderungen infolge von Bewegungen hygroskopischer Organe: Grannen vieler Gräser.

3. Fallbewegung abgegliederter oder ausgeworfener Samen, Früchte, Knöllchen, Zwiebelchen u. ä. Solche Verbreitungseinheiten besitzen meist ein ansehnliches Gewicht und eine rundliche Gestalt, wodurch sie zum Fortrollen auf geneigtem Boden befähigt sind. Sehr eigenartig unter diesen Fallfrüchten sind die der Rhizophoraceen ausgebildet, deren Samen auf dem Baume keimen, wobei namentlich das Hypokotyl weit (bis zu 1 m) aus der Frucht herauswächst, am Grunde oft keulig anschwillt und sich beim Herunterfallen vom Baume in den schlammigen Meeresgrund einbohrt.

4. Wachstumsbewegungen sorgen besonders bei der Bildung von ober- und unterirdischen Ausläufern, Knollen usw. dafür, daß die Verbreitungseinheit in eine für ihre Entwickelung günstige Entfernung von der Mutterpflanze verbracht wird. Wachstumsbewegungen der Stiele von Blüten oder Blütenständen befördern ferner die Blüten einiger Pflanzen in den Erdboden, wo sie Früchte und Samen ausbilden (Geokarpie); so z. B. bei Arachis hypogaea, Trifolium subterraneum, Morisia monantha, Cyclaminus europaeus, Plantago cretica.

5. Umfallen überreifer Stiele von Fruchtkörpern bei Pilzen und von Früchten oder Fruchtständen bei Blütenpflanzen infolge von Welken und Absterben.

β) Anemochore Verbreitungsausrüstungen, d. h. solche, bei denen die Verbreitungseinheiten Anpassungen an den Transport durch die Strömungen der Luft, durch den Wind zeigen, sind an Früchten, Samen und Sporen, sehr häufig; man spricht wegen des „Flugvermögens" solcher Verbreitungseinheiten von Flugfrüchten und Flugsamen. Die Eignung für den Windtransport wird allgemein durch Oberflächenvergrößerung bei möglichst geringer Steigerung des Gewichtes erreicht, in den einfachsten Fällen durch Kleinheit, sonst durch Verminderung des spezifischen Gewichtes, blasige Ausbildung, wobei die auftretenden blasigen Hüllen von höchst mannigfacher morphologischer Bedeutung sein können, endlich durch federige, haarige oder häutige Anhangsgebilde. Aus diesen Strukturen, insbesondere aus der Ausbildung von „Fluggeweben" ergibt sich eine Verlangsamung der Fallgeschwindigkeit in ruhender Luft, wobei die Verbreitungseinheiten senkrecht oder in einer Raumkurve zur Erde niederfallen, unter Beibehaltung ihrer Lage oder unter Ausführung von Drehungen; während ihres verlangsamten Fallens können diese Körper von aufsteigenden oder horizontalen Luftströmungen erfaßt und fortgeführt, auch auf dem Boden fortgewälzt werden. Für die Art der Fortbewegung wichtig ist ihre Gestalt und die Lage des Schwerpunktes. Die Winde und Stürme sind imstande, selbst Verbreitungseinheiten von ansehnlichem Gewicht auf große Strecken fortzubewegen; so erfolgte die Neubesiedelung der Vulkaninsel Krakatau auf dem Wege der Anemochorie von benachbarten Küsten aus, deren nächste sich in Entfernungen von 18,5, 37,1 und 40,8 km befinden, und in den Alpen ließ sich Windtransport (von Blättern) auf Entfernungen bis zu 20 km und über Bergpässe hinweg feststellen. Auf die Art, wie sich anemochore Verbreitungseinheiten beim Fall in ruhender Luft verhalten, lassen sich (nach Dingler) folgende Typen begründen.

1. Staubflieger. Sie sind von größter Kleinheit, übrigens von verschiedenem Umriß, und infolge ihrer geringen Größe verursacht die an ihrer Oberfläche verdichtete Lufthülle eine höchst bedeutende Fallverzögerung, so daß z. B. die Fallgeschwindigkeit der (0,000 000 037 128 mg wiegenden) Sporen von Lycoperdon caelatum 4,45 mm in der Sekunde beträgt. Zu diesem Typus gehören die Zellen von Spaltpilzen, die Sporen von Pilzen, Moosen und Gefäßkryptogamen, die Soredien der Flechten.

2. Körnchenflieger, ebenfalls sehr klein und von verschiedener Gestalt, aber doch von einer solchen (für das bloße Auge sichtbaren) Größe, daß die Lufthülle keinen wesentlichen Einfluß mehr auf ihre Fallgeschwindigkeit ausübt, die deshalb auch verhältnismäßig bedeutend ist; die Bewegung des Schwerpunktes in ruhiger Luft ist, wie bei den Typen 3 bis 6, eine geradlinig senk-

rechte. Hierher gehören die kleinsten und leichtesten Samen, wie sie bei den Orobanchaceen, Pirolaceen, Saxifragaceen, Caryophyllaceen, Papaveraceen usw. vorkommen. Beispiele sehr geringer Gewichte von Samen: Monotropa hypopitys 0,003 mg, Pirola uniflora 0,004 mg, Umbilicus erectus 0,006 mg, Saxifraga aspera 0,01 mg, Sempervivum acuminatum 0,02 mg, Parnassia palustris 0,03 mg, Saxifraga aizoides 0,04 mg, Saxifraga aizoon 0,06 mg, Alsine verna 0,07 mg, Papaver rhoeas 0,083 mg, Silene alpestris 0,1 mg. Die Fallgeschwindigkeit eines Samens von Papaver somniferum beträgt bei einem Gewicht von 0,344 bis 0,554 mg 3,8 bis 5 m in 1 Sekunde.

3. Blasenflieger besitzen einen annähernd kugeligen Umriß und enthalten innerhalb ihrer äußeren geschlossenen oder durchbrochenen Umgrenzungsfläche kleinere oder größere lufterfüllte Hohlräume, so daß ihr spezifisches Gewicht gering ist. Ihre Vergrößerung wird erzielt durch blasige oder schwammige Auftreibung oder durch Umhüllungen verschiedener Art, wie Blüten- und Fruchthüllen oder Haarbildungen. Beispiele: die in eine dünne Hülle eingeschlossenen Samen der Orchideen, schwammige Samen von Aristolochia, in den aufgeblasenen Kelch gehüllte Früchte vieler Papilionaceen, Kompositenfrüchte mit allseitig strahlenden Pappushaaren, in Wolle eingepackte Samen von Gossypium, in Spelzen eingeschlossene Grasfrüchte. Die Fallgeschwindigkeit einer mit Pappus versehenen Frucht von Cynara scolymus beträgt bei einem Gewicht von 44,3 mg 83,3 cm in 1 Sekunde.

Zu diesem Typus rechnet man auch die Roller oder Windroller, bei denen Sprosse, wie Thallusstücke von sogenannten Wanderflechten, Fruchtkörper von Gasteromyceten, Stengelchen von Moosen oder Fruchtstände (Rhus cotinus) und Sprosse mit Früchten und Samen im abgerissenen Zustande auf dem Boden fortbewegt werden, oder wo mit Früchten besetzte Stauden, die sich im abgestorbenen und vertrockneten Zustand vom Boden lösen und als zusammengeballte Massen besonders in Steppen vom Winde fortgerollt werden (Alhagi camelorum, Centaurea diffusa, Phlomis herba venti, Lepidium ruderale, Rapistrum perenne, Salsola kali, Diapensia lapponica). Man nennt sie auch Bodenläufer, einige von ihnen Steppenläufer, Steppenhexen, Windhexen, Windläufer, Schneeläufer. Ihre Mechanik ist die der rollenden Kugel.

4. Haarflieger stellen ein durch ein körnchenförmiges Gewicht in der Mitte belastetes Haar dar, bei dem die an der Oberfläche verdichtete Luft eine bedeutende Fallverzögerung hervorruft. Beispiele bieten die Samen von Bromeliaceen und von Aeschynanthus spinosus. Die Fallgeschwindigkeit der durchschnittlich 0,027 mg wiegenden Samen von Pitcairnia imbricata beträgt 30 cm in 1 Sekunde.

5. Napfflieger sind runde, abgeflacht konkav-konvexe oder bikonvexe Körper mit in der Mitte liegendem Samen und ringsum gehendem häutigen oder haarigen Flügel; ihre Fallbewegung ist häufig mit Drehungen um die Vertikalachse verbunden. Beispiele: Früchte von Paliurus aculeata, Terminalia diptera, Ptelea trifoliata, Samen von Eccremocarpus scaber, Dianthus glacialis, Cochlospermum orinocense (dessen Fallgeschwindigkeit bei einem Gewicht von 35,8 mg 1,37 m in 1 Sekunde beträgt).

6. Schirmflieger sind mit einem fallschirmartigen Apparat versehen, der meist die Gestalt eines umgestülpten Schirmes besitzt und entweder dünnhäutig ist oder aus dichtgestellten Haaren besteht. Sie finden sich in den Familien der Dipsacaceen und Plumbaginaceen, sowie bei denjenigen Kompositen, deren Pappus eine geschlossene Fläche bildet, und sehr zahlreiche Formen von Früchten mit haarigem Schwanz, kleine Papilionaceenfrüchte mit bleibenden vertrockneten Kronen, die Fruchtstände der Linden mit ihrem stehenbleibenden Hochblatt, die Samen von Myricaria und mancher Apocynaceen nähern sich diesem Typus. Die Frucht von Asterocephalus wiegt 20,5 mg und hat eine Fallgeschwindigkeit von 3,8 m in 1 Sekunde.

7. Segelflieger stellen sehr dünne längliche Platten mit in der Richtung der Querachse stark verschobenem Schwerpunkte dar; sie bestehen aus einem flach zusammengedrückten Samen, der von einem großen dünnhäutigen, ebenen oder gebogenen Flügel so umzogen ist, daß der Same sich in der Mitte der einen Längskante dicht an ihrem Rande befindet. Die Bahn ihres Schwerpunktes stellt eine nach unten sich verengende spiralige Raumkurve dar, die Fallbewegung verläuft unter kaum beschleunigten Einstellungsdrehungen. Es gehören hierher die Samen vieler Bignoniaceen, einiger Ternstroemiaceen und von Zanonia javanica. Bei einem der letzteren betrug die größte Länge 101 mm, die größte Breite 57 mm, das Gewicht 177 mg, die Fallgeschwindigkeit 319 bis 395 mm in 1 Sekunde.

8. Scheibendrehflieger haben eine ganz flache Gestalt von kreisrundem Umriß mit oder ohne Flügelrand und einen medianen Schwerpunkt. Sie führen unter wenig beschleunigten Drehungen eine Fallbewegung aus, die im ganzen eine nach oben konkave, schließlich der Geraden sich nähernde, aus nach oben konkaven Wellenlinien zusammengesetzte Kurve darstellt. Beispiele: die

Früchte von Alnus, Betula, Ulmus, Peltaria, die Samen von Iridaceen, Liliaceen, Aspidosperma (deren Fallgeschwindigkeit 666 mm in 1 Sekunde).

9. Walzendrehflieger sind von walzenförmiger Gestalt mit 3 oder mehr Längsflügeln und stellen im Querschnitt regelmäßige 3- bis mehrstrahlige Sterne dar. Ihre Fallbahn, die sie unter beschleunigter senkrechter Rotation durchlaufen, ist eine meist ziemlich steil verlaufende Raumkurve. Hierher sind zu rechnen die dreiflügligen Früchte von Rheum, Polygonum, Thalictrum aquilegiifolium, die 4flügeligen von Halesia, Spathelia, Roepera, Tetrapterygium, die 5flügeligen von Pentaptera, Chuncoa, die 6flügeligen von Hexaptera, die vielflügeligen vieler Malpighiaceen. Eine 338,5 mg wiegende Frucht von Halesia tetraptera hat eine Fallgeschwindigkeit von 3,3 m in 1 Sekunde.

10. Plattendrehflieger stellen dünne ebene Platten von länglichem Umriß mit medianem Schwerpunkt dar, die flügellos oder ringsum von einem ebenen Flügel umzogen sein können, der nach zwei Seiten besonders verlängert oder nach zwei Seiten unterbrochen ist. Die Fallbewegung findet unter sehr beschleunigter Rotation um die Längsachse statt und verläuft in einer aus kleinen Sekundärkurven zusammengesetzten spiraligen Raumkurve von äußerster Komplikation. Beispiele: die Früchte von Ailanthus glandulosa (Gewicht 22,5 mg, Fallgeschwindigkeit 91 cm in 1 Sekunde), Martia parvifolia, Dalbergia, Hymenolobium, die Samen von Entada-Arten und zahlreichen Bignoniaceen.

11. Schraubenflieger sind dünne ebene Platten von länglichem Umriß, deren Schwerpunkt in der Querrichtung und noch mehr in der Längsrichtung bedeutend verschoben ist. Der Same besitzt auf einer Seite einen länglichen steifen, häutigen, unsymmetrischen und längs des einen Randes stark verdickten Flügel, der von verschiedener Gestalt und ganz eben oder in der Fläche etwas gekrümmt ist. Die Fallbewegung findet unter sehr beschleunigter horizontaler Drehung um eine vertikale Raumachse statt. Die Fallbahn des Schwerpunktes ist senkrecht geradlinig, die Bewegung beruht auf der Verschiebung des Schwerpunktes nach zwei Richtungen der Platten, wodurch Gleichgewichtslage unmöglich gemacht wird; durch die entstehenden Schiefstellungen der Fläche bei sehr ungleicher Flächengröße beiderseits der Querachse entstehen starke, horizontal drehende Kräfte, welche ihrerseits wieder horizontal stellende Drehkräfte erzeugen. Die Fallgeschwindigkeit wird infolge fortwährender Oszillationen um die Körperlängsachse, welche ein zeitweiliges Sich-in-die-Höhe-Schrauben bedingen, bedeutend verlangsamt; sie beträgt z. B. bei den geflügelten Samen der Kiefer, die 7,5 mg wiegen, 83 cm in 1 Sekunde. Diesem Typus gehören sehr zahlreiche Samen und Früchte, besonders Teilfrüchte an, so die Früchte von Acer, vieler Malpighiaceen, Sapindaceen, mancher Leguminosen und von Carpinus, die Samen von Koniferen, Casuarinaceen, Proteaceen, Büttneriaceen, Sterculiaceen u. a.

12. Schraubendrehflieger stellen dünne ebene Platten von länglichem Umriß mit einer belasteten Kurzkante dar. Die Fallbewegung verläuft in einer geradlinigen senkrechten Bahn des Schwerpunktes bei beschleunigter horizontaler Rotation um eine im Raum vertikale Schwerpunktsachse und eben solcher senkrechter Rotation um die Körperlängsachse; durch letztere entstehen beständig wiederholte schiefe Flächenstellungen, welche starke, horizontal drehende Kräfte erzeugen. Von den nicht zahlreichen, diesem Typus angehörigen Früchten sind die von Fraxinus, Plenckia und Liriodendron zu nennen (letztere mit einer Fallgeschwindigkeit von 1,25 m in 1 Sekunde).

Diesen Typen, die teilweise durch Zwischenstufen sich einander nähern, sind noch die Windflotteure anzufügen, bei denen der Transport von Verbreitungseinheiten mannigfacher Art dadurch erfolgt, daß diese sich zeitweise an andere vom Winde auf dem Boden oder auf dem Eis umhergetriebene Gegenstände anheften, unter denen abgeworfenes welkes Laub die Hauptrolle spielt. Windflotteure und die unter 3 besprochenen Windroller, alles also was von Verbreitungseinheiten durch den Wind am Boden umhergetrieben wird, kann man als Winddrift bezeichnen.

γ) Hydrochor werden Verbreitungsausrüstungen genannt, bei denen das Wasser als Verbreitungsagens benützt wird und seine Strömungen dem Transport dienen.

Vielfach geraten Verbreitungseinheiten zufällig in die verschiedenen Wasseransammlungen und Wasserläufe, ohne daß besondere Anpassungen an den Wassertransport an ihnen zu erkennen wären. Vom Winde fortgeführte Verbreitungseinheiten, solche die von Pflanzen der Ufer herrühren, bei Regengüssen und Ueberschwemmungen fortgerissen werden, können längere oder kürzere Zeit im Wasser oder an seiner Oberfläche umhergetrieben, endlich auch wieder am Grunde oder am Ufer abgesetzt werden. Für die Besiedelung von Ufern spielen in dieser Weise transportierte Verbreitungseinheiten immerhin eine Rolle, und damit oft auch für die Ausbreitung der Pflanzen selbst.

Zahlreiche untergetaucht im Wasser lebende niedere und höhere Pflanzen sind

lediglich auf die Strömungen des Wassers bei der Fortbewgung ihrer Verbreitungseinheiten angewiesen, denn auch bei den Schwärmsporen der Algen u. ä. ist der Erfolg ihrer Eigenbewegung weit geringfügiger als der durch die Strömungen vermittelte passive Transport. Die ersten erkennbaren Anpassungen an diese Form der Hydrochorie treten bei vielen Planktonalgen auf, deren Schwebefähigkeit z. T. dadurch erreicht wird, daß ihr spezifisches Gewicht dem des Wassers gleich ist, z. T. durch Vergrößerung der Oberfläche bei nadelförmiger, scheiben- oder bandförmiger Gestalt, bisweilen verbunden mit der Ausbildung langer und dünner Fortsätze.

Bei den Verbreitungseinheiten der höheren Pflanzen drückt sich die Anpassung an den Wassertransport durch einen Bau aus, der das Schwimmen an der Oberfläche des Wassers ermöglicht, und dies wiederum wird in der Regel durch die Ausbildung von lufthaltigen Geweben oder Anhängseln, bisweilen auch durch Unbenetzbarkeit der Oberfläche erreicht. Das Schwimmvermögen kann verschieden lange Zeit anhalten, bis die schwimmfähigen Verbreitungseinheiten schließlich zu Boden sinken, ans Land ausgeworfen werden oder auch schwimmend sich weiter entwickeln, was bei der Vereinsklasse der Hydrochariten der Fall ist. Sowohl vegetative Vermehrungsorgane wie auch Früchte und Samen können ein Schwimmvermögen besitzen (Schwimmfrüchte und Schwimmsamen). Deren lufthaltige Gewebe, „Schwimmgewebe", können ihren Sitz im Samen selbst, in Arillus-artigen Bildungen, in der Fruchtwand oder in der Frucht nicht mehr angehörigen Hüllen haben, deren Verhalten im Wasser die Dauer der Schwimmfähigkeit bedingt; je größer diese ist, auf desto weitere Entfernungen kann der hydrochore Transport stattfinden: die weitesten Strecken legen tropische Früchte zurück, die aus ihrer Heimat durch den Golfstrom bis an die Küsten von Norwegen gebracht werden (Treibfrüchte). Immer kann durch derartige Ausrüstungen nur die Verbreitung innerhalb zusammenhängender Wasserläufe vermittelt werden.

Das Wasser kommt auch in der Form des Regens als Verbreitungsagens zur Geltung, da dieser manche Verbreitungseinheiten von den Mutterpflanzen herabspült und fortschwemmt; so die Brutkörperchen von Moosen, die Knöllchen von Ficaria, und auch manche in Kapseln gebildete Samen werden aus diesen herausgewaschen, da sie sich im Gegensatz zu den meisten anderen, die infolge von Austrocknung aufspringen (Xerochasie), erst bei Durchfeuchtung vollständig öffnen, während andere ihre Verbreitungseinheiten durch Auseinanderspreizen von vertrockneten Blütenständen oder noch umfangreicheren Sproßsystemen infolge von Benetzung der Ausstreuung darbieten (Anastatica, Odontospermum, Selaginella lepidophylla, Lepidium spinosum, Ammi visnaga, Kapseln von Caltha, Sedum- und Veronica-Arten). Solche Erscheinungen faßt man als Hygrochasie zusammen.

Unter Wasserflotteuren endlich versteht man Verbreitungseinheiten, die sich an vom Wasser getragene Gegenstände verschiedener Art zeitweise anheften und von ihnen bei den Strömungen des Wassers mitgeführt werden; dadurch können auch Verbreitungseinheiten von höherem spezifischen Gewicht am Wassertransport teilnehmen. Als Transporteure dienen z. B. leichte Stengelstücke von Scirpus lacustris und Phragmites communis, größere Meeresalgen mit klebriger Oberfläche, dicht gepackte schwimmende Wasserpflanzen, Baumäste, Teile der Mutterpflanzen, Phryganidengehäuse und besonders schwimmende Eismassen.

Alle pflanzlichen Teile und Organe, die, ins Wasser gelangt, dort an dessen Oberfläche passiv umhergetrieben werden, bezeichnet Sernander als Drift und unterscheidet Süßwasser- und Meeresdrift.

δ) Zoochor sind solche Ausrüstungen an den Verbreitungseinheiten, welche diese zum Transport durch Tiere geeignet machen; sie sind verschieden, je nach der Art und Weise, wie die Tiere die Verbreitung bewirken: ob nämlich die Verbreitungseinheiten äußerlich an den Körper der Tiere angeheftet und von diesen unabsichtlich verschleppt werden, ob sie von pflanzenfressenden Tieren verschlungen und in unbeschädigtem Zustande wieder ausgeschieden werden, oder endlich ob sie von Tieren absichtlich eingesammelt und dabei ausgesät werden. Danach kann man die zoochoren Verbreitungsausrüstungen in 3 Gruppen bringen.

1. Epizoische Verbreitungsweise. Die Verbreitungseinheiten werden an die Außenseite des Körpers von Tieren, am häufigsten an das Gefieder von Vögeln oder an das behaarte Fell von Säugetieren angeheftet, um nach einiger Zeit von selbst abzufallen oder von den Tieren entfernt und so verbreitet zu werden. Für die Anheftung am Tierkörper sind bisweilen keine besonderen Einrichtungen an den Verbreitungseinheiten notwendig, sondern sie erfolgt durch Wasser, Schlamm oder nassen Boden, wie sie sich an den Standorten der Mutterpflanze vorfinden, wenn die Verbreitungseinheiten abgefallen und mit Füßen, Schnäbeln oder anderen Körperteilen von Wasser- und Sumpfvögeln u. ä. in Berührung gekommen sind. Durch Schleimumhüllung sind die Sporen vieler

Pilze zur Anheftung an Tiere geeignet, z. B. die von Phallus und die Konidien von Claviceps purpurea, die von Fliegen verbreitet werden, auch die abgeschleuderten Sporenmassen von Pilobolus. Schleimige und klebrige Ueberzüge sind an Samen, Früchten und deren Anhangsorganen nicht selten. Besonders häufig finden sich aber an ihnen, wie auch bisweilen an Sporen, borsten-, haken- und stachelförmige Anhänge, die sehr wirksam die Befestigung der Verbreitungseinheiten an einem haarigen oder gefiederten Tierkörper herbeiführen. Man faßt sie zusammen als Klettvorrichtungen. Zahlreich sind Früchte und Samen, weniger häufig vegetative Vermehrungsorgane mit widerhakigen, grannenförmigen oder krallenartigen Fortsätzen, die vorzüglich zur Befestigung an wolligen Tierkörpern, auch an der menschlichen Kleidung geeignet und deshalb Wollkletten genannt worden sind. Unter Schleuder- oder Schüttelkletten versteht man Klettvorrichtungen an Früchten, wodurch diese, solange sie noch an der Mutterpflanze befestigt sind, sich an vorüberstreichende Tiere anhängen, aber nicht abreißen, sondern so heftig zurückschnellen, daß dabei die in ihnen enthaltenen Samen herausgeworfen werden (Lappa, Martynia). Als Trampelkletten bezeichnet man Klettfrüchte, die sich mit hakigen Anhängen in die Hufe von Tieren festsetzen, die sie unter heftigen Schmerzen zertreten. Bohrkletten stellen Gramineenfrüchte (Andropogon, Stipa, Aristida u. a.) dar, die sich mit Hilfe hygroskopischer Drehungen ihrer Granne in den Erdboden, aber auch ins Fell und in die Haut von Tieren einbohren.

2. Endozoische Verbreitungsweise. Die Verbreitungseinheiten werden von pflanzenfressenden Tieren zu ihrer Ernährung verschlungen, aber nur so weit verdaut, daß die in ihnen enthaltenen Keime oder Samen dadurch in ihrer Entwickelungsfähigkeit nicht geschädigt, sondern in keimfähigem Zustande entweder mit den Exkrementen oder durch Ausspeien (im sogenannten Gewölle) wieder ausgeschieden werden. Ausrüstungen endozoischer Art treten namentlich an Früchten, doch auch an Samen auf und geben sich im allgemeinen darin zu erkennen, daß den Tieren Teile der Verbreitungseinheiten als Nahrungsmittel dargeboten werden, wozu noch die Ausbildung lebhafter Farben, die vornehmlich Vögeln gegenüber wirksam sind, sowie angenehmer Geschmack und Wohlgeruch kommt. Die Samen pflegen in solchen Fällen durch harte und dicke Samenschalen oder Fruchtwände geschützt zu sein, wie es bei beerenartigen Früchten und Steinfrüchten die Regel ist. Von pflanzenfressenden Vögeln und anderen Tieren werden vielfach auch solche Samen und Früchte verzehrt, die keine zoochoren Anpassungen besitzen, und von ihnen kann ein Teil wenigstens von gewissen Vogelarten (z. B. Wachteln) in keimfähigem Zustande wieder abgesetzt werden. Mit dem Futter werden von den verschiedensten Tieren die Sporen zahlreicher Pilze aufgenommen, und unter diesen kennt man einige, namentlich Mist bewohnende, deren Sporen durch die Einwirkung des tierischen Magensaftes eine Förderung ihrer Keimfähigkeit erfahren.

3. Synzoische Verbreitungsweise. Zahlreiche Tierarten sammeln Verbreitungseinheiten, vornehmlich Nährstoffe enthaltende Samen und Früchte ein, um sie entweder in Schlupfwinkeln ungestört zu verzehren oder sich Vorräte anzulegen; dabei gehen nicht wenige verloren, die somit zur Keimung ausgestreut werden. Anpassungen an diese Verbreitungsart lassen die großen, nährstoffreichen nußartigen Früchte u. ä. erkennen, wie Eicheln, Haselnüsse, Bucheckern, Zirbelnüsse, die von Hähern, Eichhörnchen, Hamstern u. a. verschleppt werden. Ferner sind die Samen oder Früchte und auch Brutknospen namentlich niedriger, in unseren Waldformationen wachsender Pflanzen auf den Transport durch Ameisen eingerichtet (myrmekochor). Sie locken die Ameisen dadurch an, daß sie ihnen als Nahrungsmittel ein fettes Oel darbieten, welches in drüsenartigen Organen, sogenannten Elaiosomen, enthalten ist; solche finden sich in der Samenschale, in Samenschwielen, an der Basalpartie von Früchten, als Teile von Blütenhüllblättern, Blütenachsen oder Hochblättern. Die Ameisen verzehren nur diese Anhangsgebilde, lassen die Samen selbst aber, die sie mit großem Eifer über weite Strecken forttragen, unversehrt. Höchst merkwürdig und zu einem wirklichen Symbioseverhältnis ausgebildet ist die absichtliche Kultur gewisser Pilze (sogenannter Ambrosiapilze) durch Ameisen, Termiten, Borkenkäfer und Gallmücken (Asphondylia); dabei ist der Pilz, der den Insekten als Nahrungsmittel dient, und von ihnen in neue Wohn- und Brutstätten übertragen wird, von seinen Züchtern vollständig abhängig geworden und entwickelt keine Fruchtkörper mehr. Dieser Tätigkeit ist die Anlage von Blumengärten auf Bäumen vergleichbar, die im tropischen Brasilien von Ameisen (Azteca, Camponotus) ausgeführt wird, um sich einen gegen Benetzung geschützten Zufluchtsort anzulegen, indem sie einen von Gängen durchzogenen Erdballen zusammenbringen und diesen mit den Samen bestimmter Pflanzenarten besäen, die sich darauf entwickeln. So bieten diese Insekten eine Vorstufe der synzoischen Arbeit des Menschen dar, der bei seinen Kulturpflanzen die Sorge für ihre Verbreitung

selbst übernommen hat, mit den beiden Begleiterscheinungen, daß viele von ihm kultivierten Arten ihre natürlichen Verbreitungsmittel verloren haben (Weizen, Mais, Obstarten usw.) und daß er unabsichtlich auch die Aussaat von Pflanzen besorgt, die ihre Verbreitungseinheiten unter diejenigen der Kulturpflanzen mischen und an den Vorteilen der Bearbeitung und Düngung des Ackerbodens teilnehmen (Anthropochoren).

ε) Mehrseitige Verbreitungsausrüstungen sind solche, welche nicht nur der Verbreitung durch ein einziges Agens dienen, sondern für zwei oder mehrere Agentien Verwendung finden können. Sie beruhen entweder darauf, daß die Struktur der Verbreitungseinheit sie für verschiedenartigen Transport geeignet macht, oder daß dieselbe Pflanzenart homologe Verbreitungsorgane verschiedener Struktur mit Anpassung an verschiedene Verbreitungsagentien entwickelt.

Die erstgenannte Erscheinung ist sehr häufig; so sind z. B. viele Gramineenfrüchte durch ihre Umhüllung mit losen und lufthaltigen Spelzen dem anemochoren und dem hydrochoren Transport angepaßt, außerdem aber durch Ausstattung mit Grannen auch noch für epizoische Verbreitung geeignet; der Pappus vieler Kompositen, Dipsacaceen u. a. ist ein vortreffliches Flugorgan und kann auch eine Zeitlang als Schwimmapparat dienen; fleischige Früchte, die zunächst zu endozoischer Verbreitung bestimmt sind, besitzen häufig ein gutes Schwimmvermögen; autochor fortgeschleuderte Sporen und Samen können durch klebrige Oberfläche sich zu epizoischer Verbreitung an Tiere befestigen.

Der zweite obengenannte Fall beruht darauf, daß eine Art zweierlei Früchte (Heterokarpie) oder zweierlei Samen (Heterospermie) mit verschiedenartigen Verbreitungsausrüstungen hervorbringt. Die Heterokarpie ist bei Kompositen (Diplocarpus, Dimorphotheca, Calendula u. a.) in der Weise ausgebildet, daß in demselben Blütenkopf anemochore, zoochore und autochore Früchtchen in verschiedenen Kombinationen vorhanden sind; in einer etwas abweichenden Form tritt sie als Heteromerikarpie bei einigen Umbelliferen auf, deren Teilfrüchte innerhalb derselben Dolde glatt und autochor, daneben aber geflügelt und anemochor oder auch hakig und zoochor sein können, ist aber auch bei den Cruciferen und anderen Familien vertreten. Eine weitere Form der Heterokarpie, bei der neben Früchten an den oberirdischen Verzweigungen mit verschiedenartigen Verbreitungsausrüstungen noch solche gebildet werden, die an unterirdischen Organen entstehen oder durch Bewegungen ihrer Stiele in den Erdboden befördert werden, wird als Amphikarpie bezeichnet (Vicia amphicarpa, Cardamine chenopodiifolia, Linaria- und Viola-Arten). Seltener ist die Heterospermie: es finden sich z. B. bei einigen Cruciferen, Caryophyllaceen und Scrophulariaceen an derselben Pflanze neben glatten auch rauhe oder geflügelte Samen.

Literatur. ***F. Hildebrand,*** *Die Verbreitungsmittel der Pflanzen. Leipzig 1873.* — ***Ebeling,*** *Ueber die Verbreitung der Pflanzen durch die Vogelwelt. 8. Jahresber. Naturw. Ver. Magdeburg, 1878.* — ***A. Kerner von Marilaun,*** *Pflanzenleben, Bd.* 2, *2. Aufl., S. 538 bis 629. Leipzig und Wien 1898.* — ***E. Huth,*** *Die Anpassungen der Pflanzen an die Verbreitung durch Tiere. Kosmos, Bd.* 25, *S. 273 bis 288, 1881.* — ***Derselbe,*** *Die Klettpflanzen mit besonderer Berücksichtigung ihrer Verbreitung durch Tiere. Bibliotheca Botanica, Nr. 9, Cassel 1887.* — ***Derselbe,*** *Die Hakenklimmer. Berlin 1888.* — ***Derselbe,*** *Die Verbreitung der Pflanzen durch die Exkremente der Tiere. Berlin 1889.* — ***Derselbe,*** *Systematische Uebersicht der Pflanzen mit Schleuderfrüchten. Berlin 1890.* — ***Derselbe,*** *Ueber geokarpe, amphikarpe und heterokarpe Pflanzen. Berlin 1890.* — ***Derselbe,*** *Heteromerikarpie und ähnliche Erscheinungen der Fruchtbildung. Berlin 1895.* — ***H. Dingler,*** *Die Bewegung der pflanzlichen Flugorgane. München 1889.* — ***F. Ludwig,*** *Lehrbuch der Biologie der Pflanzen, S. 288 bis 420. Stuttgart 1895.* — ***P. Vogler,*** *Ueber die Verbreitungsmittel der schweizerischen Alpenpflanzen. Flora, Bd.* 89, *S. 1 bis 137, 1901.* — ***R. Sernander,*** *Den skandinaviska vegetationens spridningsbiologi. Berlin und Upsala 1901.* — ***Derselbe,*** *Entwurf einer Monographie der europäischen Myrmekochoren. Upsala und Stockholm 1906.* — ***E. Kempski,*** *Ueber endozoische Samenverbreitung und speziell die Verbreitung von Unkräutern durch Tiere auf dem Wege des Darmkanals. Inaug.-Diss. v. Rostock. Bonn 1906.* — ***F. W. Neger,*** *Biologie der Pflanzen auf experimenteller Grundlage (Bionomie), S. 679 bis 724. Stuttgart 1913.*

O. Kirchner.

Verbrennung.

1. Begriff der Verbrennung. Rasche und langsame Verbrennung. Unter Verbrennung im engeren Sinne versteht man die Vereinigung beliebiger Stoffe mit gasförmigem, molekularem Sauerstoff, wobei als Verbrennungsprodukte Oxyde der verbrennen-

den Stoffe entstehen. Als charakteristische Begleiterscheinungen pflegt man Erglühen der Stoffe und Flammenbildung zu erwarten. In der Tat werden diese auch bei allen sich sehr schnell abspielenden Oxydationen durch Sauerstoff eintreten (rasche Verbrennung) Aber auch langsame, ohne wesentliche Temperatursteigerung, verlaufende Oxydationen mit gasförmigem Sauerstoff bezeichnet man als Verbrennung, und zwar im Gegensatz zur raschen, als langsame Verbrennung. Der Begriff der Verbrennungsvorgänge ist aber in verschiedener Richtung noch zu erweitern. Zunächst müssen solche chemischen Prozesse eingeschlossen werden, bei denen der Sauerstoff nicht als molekularer gasförmiger an der Reaktion teilnimmt, sondern bei denen er durch sauerstoffhaltige Verbindungen geliefert wird. Es findet in solchen Fällen also lediglich ein Uebergang des Sauerstoffs von einem Stoff auf einen anderen statt. Auch hier unterscheidet man wieder, je nachdem die Geschwindigkeit des Vorganges hohe Temperatur, Erglühen und Leuchterscheinung mit sich bringt oder nicht, zwischen rascher und langsamer Verbrennung. Schließlich sind Verbrennungsvorgänge im weiteren Sinne nicht an die Teilnahme von Sauerstoff gebunden, sondern dieser kann auch vertreten werden durch andere Stoffe, wie etwa das Chlor oder den Bromdampf; allerdings wird hier die Bezeichnung Verbrennung meist nur in den Fällen gewählt werden, in denen der rasche Verlauf die charakteristischen Leucht- und Flammenerscheinungen veranlaßt.

Für die verschiedenen Arten der Verbrennungsvorgänge seien einige Beispiele gegeben. Verbrennung im engeren Sinne kann eintreten, wenn Wasserstoff oder Kohlenoxyd mit Luft resp. Sauerstoff gemischt werden. Wird ein solches Gasgemisch angezündet, so verbrennt es ungeheuer rasch unter Flammenerscheinung. Wird es hingegen nur auf etwa 200 bis 300° erwärmt, so findet eine langsame Vereinigung der Gase unter Bildung von Wasser und Kohlensäure statt. Weiter, wird etwa Steinkohle an der Luft entzündet, so brennt sie mit Flamme unter Erglühen, läßt man sie ruhig an der Luft liegen, so nimmt sie Sauerstoff auf und oxydiert sich langsam.

Rasche Verbrennung durch gebundenen Sauerstoff haben wir, wenn, wie beim Thermitverfahren, Eisenoxyd mit Aluminiumpulver gemischt und angezündet wird; die ganze Mischung brennt unter lebhafter Feuererscheinung ab, wobei Aluminiumoxyd und metallisches Eisen entstehen. In ähnlicher Weise wird bei der Entzündung des Schießpulvers Kohle durch den Sauerstoff des Salpeters verbrannt. Schließlich sei hier noch in dem Stickoxyd ein Gas als sauerstoffliefernder Körper genannt. Bringt man stark glühende Holzkohle oder brennenden Phosphor in eine Atmosphäre reinen Stickoxyds, so erlischt die Flamme nicht, sondern die Verbrennung setzt sich unter intensiver Leuchterscheinung fort, indem das Stickoxyd den nötigen Sauerstoff hergibt. Auch Schwefelkohlenstoff läßt sich in Stickoxyd auf diese Weise verbrennen.

Als Beispiel für Verbrennungen ohne Sauerstoff seien einige Reaktionen mit Chlor genannt. Legt man ein Stückchen trockenen Phosphors auf einen Eisenlöffel und hält diesen in eine mit Chlor gefüllte Flasche, so entzündet er sich und brennt mit schwach leuchtender Flamme. Es entsteht dabei Phosphorpentachlorid. Auch feines Pulver von Arsen oder Antimon brennt in einer Chloratmosphäre unter Erglühen. An der Luft angezündetes Leuchtgas brennt in Chlor unter starker Rußabscheidung.

2. Umkehrung der Verbrennung. Zündet man einen Gasstrom an der Luft an, so ist die Menge des Brennstoffes eine geringe gegenüber dem Riesenvorrat der Atmosphäre an Sauerstoff. Daraus ist aber keineswegs zu schließen, daß die Menge des Brennstoffes stets klein sein muß gegenüber derjenigen des Sauerstoffs oder etwa des Chlors, wenn man in Chlor verbrennt. Da es sich bei Verbrennungen um die Vereinigung von Stoffen in chemischer Reaktion handelt, so müssen sich solche genau so gut in der Weise ausführen lassen, daß die Atmosphäre aus dem Brennstoff gebildet wird, in den man den Sauerstoff oder das Chlor usw. langsam einleitet. Solche umgekehrte Verbrennung wird durch einen bekannten Vorlesungsversuch demonstriert. Ein unten offener Glaszylinder wird mit Wasserstoff gefüllt, der Wasserstoff wird unten angezündet. Führt man nun ein Rohr, aus dem man reinen Sauerstoff ausströmen läßt, von unten in den Zylinder mit Wasserstoff ein, so entzündet sich der ausströmende Sauerstoff beim Einführen an der Wasserstoffflamme und brennt im Zylinder in der Wasserstoffatmosphäre fort. Wir haben also gleichzeitig zwei Flammen; in der einen am Ende des Zylinders brennt der Wasserstoff mit dem Sauerstoff der Atmosphäre, während in der anderen im Innern der zuströmende Sauerstoff mit dem Wasserstoff im Zylinder verbrennt. In ähnlicher Weise läßt sich zeigen, daß man ebensogut Chlor in einer Atmosphäre von Wasserstoff wie auch Wasserstoff in einer Atmosphäre von Chlor verbrennen kann.

3. Die Entzündungstemperatur. Bei

Reaktionen, die, wie die Verbrennungsvorgänge, mit einer Entwickelung von Wärme verbunden sind, wird diese Wärme, solange die Reaktionen bei genügend tiefen Temperaturen, also sehr langsam verlaufen, durch Leitung und Strahlung an die Umgebung abfließen, so daß die Reaktionsmasse eine Temperatur annimmt, die nur sehr wenig über der der Umgebung liegt und die dadurch definiert ist, daß die in der Zeiteinheit von der Reaktion gelieferte Wärme gleich ist der an die Umgebung abgegebenen. Bringt man das System aber durch Erhitzung von außen allmählich auf höhere Temperaturen, bei denen infolge der mit der Temperatur rasch ansteigenden Reaktionsgeschwindigkeit auch die in der Zeiteinheit sich entwickelnde Wärmemenge immer größer und größer wird, so kommt man zu einer Temperaturgrenze, bei der die entstehende Wärme nicht mehr vollkommen an die Umgebung abgegeben wird. Das System erhitzt sich infolgedessen von selbst weiter, damit steigt aber wiederum die Reaktionsgeschwindigkeit, und diese Einflüsse steigern sich gegenseitig, bis schließlich die ganze Masse sich entzündet und in kürzester Zeit abbrennt. Diese Grenztemperatur, also die niedrigste Temperatur, auf die ein brennbares Gemenge erhitzt werden muß, damit schnelles Abbrennen der ganzen Masse eintritt, bezeichnet man als Entzündungstemperatur oder Entflammungstemperatur. Dabei ist es, um die Entzündung eines Gemisches hervorzurufen, nicht notwendig, daß die ganze Masse von außen auf die Entzündungstemperatur erwärmt wird, sondern es genügt, wenn ein kleiner Teil der Masse so weit erhitzt wird, da dann die an diesem einen Punkte entstehende Reaktionswärme sich auf die Umgebung überträgt, diese auf die Entzündungstemperatur erhitzt, so daß damit die Entzündung durch die ganze Masse fortschreitet. Es handelt sich bei dem Begriff der Entzündungstemperatur nicht um einen scharf gekennzeichneten Temperaturpunkt, da der Wert von einer Reihe von Faktoren, namentlich von der Art und Weise, in der das reagierende System durch Leitung und Strahlung die Wärme nach außen an die Gefäßwände usw. abgibt, abhängig sein muß. Immerhin wird diese Abhängigkeit bei verbrennbaren Gasgemischen eine recht geringe sein. Sehr viel weniger scharf ist der Begriff der Entzündungstemperatur, sobald es sich um Flüssigkeiten oder gar um feste Stoffe handelt, denn hier wird die Entzündungstemperatur in großen Grenzen variiert werden können, da durch die Art der Luftzufuhr und die Art der Verteilung des Stoffes die Geschwindigkeit der Reaktion bei einer bestimmten Temperatur und damit die entwickelte Wärmemenge in sehr weiten Grenzen verändert werden kann (s. den folgenden Abschnitt 4).

4. Selbstentzündung. Selbstentzündliche Stoffe sind solche, die, an die Luft gebracht, ohne daß sie von außen erhitzt werden müssen, unter Feuererscheinung verbrennen. Bei solchen Stoffen muß also die Entzündungstemperatur bei oder unterhalb der Zimmertemperatur liegen, denn nur dann kann sich ein Stoff an der Luft infolge der zunächst langsam einsetzenden Reaktion mehr und mehr freiwillig erwärmen, bis rasche Verbrennung der ganzen Masse eintritt. Die meisten selbstentzündlichen Substanzen sind feste Stoffe. Wollen wir bei diesen überhaupt den Begriff der Entzündungstemperatur festhalten, so finden wir, daß bei den meisten festen Stoffen, wenn wir sie in größeren Stücken erhitzen, ihre Entzündungstemperatur sehr hoch liegt. Wir haben dann aber zwei Mittel, die Entzündungstemperatur herabzudrücken. Das eine besteht darin, die Ableitung der Reaktionswärme möglichst zu verhindern, das andere darin, die Stoffe in einen Zustand äußerst feiner Verteilung zu bringen und dadurch ihre Oberfläche bedeutend zu vergrößern. Wenn solch fein verteilte Stoffe dann bei Zimmertemperatur sich langsam zu oxydieren beginnen, so wird die in der Zeiteinheit pro Gewichtseinheit des Stoffes entwickelte Wärmemenge, da die Reaktion an der ganzen Oberfläche stattfindet, eine viel größere sein, als wenn der Stoff aus großen Stücken besteht. Die Wärme wird dann nicht mehr völlig an die Umgebung abfließen können, der Stoff wird sich weiter erhitzen bis zur raschen Verbrennung. Ein auch in größeren Stücken schon wenig über Zimmertemperatur selbstentzündlicher Stoff ist der Phosphor. In eine Luftatmosphäre von wenig über 30° gebracht, steigert er seine Temperatur durch die Oxydation und verbrennt mit Flamme. Ein Beispiel für die Begünstigung der Selbstentzündung durch Einschränkung der Wärmeableitung bieten manche Sorten der Steinkohle. Diese entzünden sich, wenn sie in große Massen aufgestapelt lange lagern. So können in den Kohlenvorräten von Schiffen freiwillig Brände entstehen, auch können große Kohlenlager in den Bergwerken selbst in Brand übergehen, wodurch namentlich, auch durch das entstehende Kohlenoxyd, die Arbeiter gefährdet werden. Auf zweierlei Weise läßt sich solchen durch Selbstentzündung entstehenden Kohlenbränden begegnen. Bei aufgestapelten Kohlenvorräten wird man durch Anbringung von Luftkanälen und Zufuhr kalter Luft die durch die langsame Verbrennung entstehende Wärme ableiten, während man in Bergwerken die warmwerdenden Schichten,

wenn man sie nicht schnell abbauen will, gegen Luft möglichst abschließt und dadurch die Weiteroxydation verhindert. Als Beispiele der Selbstentzündung bei feiner Verteilung sei das pyrophore Eisen genannt, das man durch Reduktion von Eisenhydroxyd oder Eisenoxalat mit Wasserstoff gewinnt und das sich, an die Luft gebracht, sofort entzündet, während Eisen in größeren Stücken wenigstens auf Weißglut erhitzt werden muß, um zu verbrennen. Auch pyrophores Kobalt und Nickel lassen sich in ähnlicher Weise wie das pyrophore Eisen herstellen.

5. **Die Flamme.** Flammen sind glühende Gase und Dämpfe. Sie treten auf, wenn Gase oder Dämpfe schnell verbrennen, so daß die Reaktionswärme die reagierenden Gase und die Reaktionsprodukte auf sehr hohe Temperatur erhitzt. Auch Flüssigkeiten oder feste Stoffe verbrennen häufig mit Flamme, aber diese entsteht dann dadurch, daß die Reaktionswärme aus dem Brennstoffe durch Zersetzung Gase frei macht, deren Verbrennung erst die Flamme erzeugt.

Lassen wir ein brennbares Gas aus einer Brennermündung in die Luft ausströmen und entzünden dasselbe, so besteht die Flamme aus einer dünnen Schicht in Reaktion befindlicher Gase, dem Flammenmantel, der auf der Brennermündung aufsitzt und das zuströmende unverbrannte Gas umhüllt. Die Form desselben hängt von der Form und Weite der Brennermündung und der Geschwindigkeit des Gasstromes ab. Die Lage dieses Flammenmantels ist genau definiert, denn es muß die Bedingung erfüllt sein, daß von außen aus der Atmosphäre gerade so viel Luft bezw. Sauerstoff an den Flammenmantel heranströmt und herandiffundiert, daß dadurch das dem Flammenmantel von innen zuströmende unverbrannte Gas vollständig verbrannt wird. Steigere ich die Gasgeschwindigkeit, so muß die Flamme größer werden, weil dann in der gleichen Zeit mehr Gas verbrennen muß und die hierzu nötige größere Luftmenge in dieser Zeit nur an einer größeren Fläche heranströmen kann. Das vom Flammenmantel umhüllte unverbrannte Gas enthält keinen Sauerstoff und hat viel tiefere Temperatur, als der Flammenmantel. Es wird nur durch Strahlung von diesem aus erwärmt.

Ein anderes Bild zeigen Flammen, bei denen wir dem brennbaren Gas, bevor dasselbe aus der Brennermündung austritt, Luft, sogenannte Primärluft, zufügen. Wir erzeugen solche Flammen im Bunsenbrenner oder im Teclubrenner, bei denen das durch das Brennerrohr strömende Gas sich die Primärluft selbst durch Oeffnungen, die sich im unteren Teil des Brennerrohrs befinden, ansaugt. Betrachten wir die Leuchtgasbunsenflamme; solange keine Primärluft zugelassen wird, haben wir die gewöhnliche leuchtende Gasflamme. Geben wir allmählich mehr und mehr Primärluft zu, so wird das Leuchten schwächer, hört bald völlig auf und neben dem äußeren Flammenkegel tritt zunächst unscharf, dann immer deutlicher eine zweite Flammenzone, ein scharfer Innenkegel auf, der sehr intensiv grün leuchtet und auch auf der Brennermündung aufsitzt. Beim gewöhnlichen Teclubrenner zittert der Innenkegel unter starkem Rauschen hin und her. Verlängert man das Brennerrohr, so daß sich Gas und Primärluft besser mischen können, so wird der Innenkegel ruhig und stabil. Der Verlauf der Verbrennung in einer solchen Bunsenflamme ist der folgende: Das der Brennermündung entströmende Gas besteht aus Luft in einem Ueberschuß von Leuchtgas. Im Innenkegel verbrennt nun diese ganze Luft in Leuchtgas, und die Produkte dieser infolge des Gasüberschusses unvollständigen Verbrennung sind es, die sich völlig frei von Sauerstoff zwischen dem Innenkegel und dem Außenkegel befinden und die dann im Außenkegel durch die aus der Atmosphäre zuströmende Luft verbrennen. Das Gas zwischen Innenkegel und Außenkegel besteht aus Kohlenoxyd, Wasserstoff, Kohlensäure und Wasserdampf.

Die Lage des Innenkegels ist genau bestimmt. Das aus dem Brennerrohr ausströmende Gasgemisch ist explosibel. Würde dasselbe sich ruhend in einer langen Röhre befinden und würden wir es an einem Ende anzünden, so würde die Flamme sich mit der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Explosion durch die Röhre fortpflanzen. Wenn wir dann aber das Gas in der Röhre der Explosion entgegen mit der Explosionsgeschwindigkeit strömen ließen, so müßte die Explosionsflamme an einem Punkte stehen bleiben. Eine solche stehende Explosion stellt der Innenkugel vor. Seine Lage ist dadurch bestimmt, daß das an dem Innenkegel heranströmende Gas sich gerade so schnell bewegt, als die Entzündung sich in entgegengesetzter Richtung bei ruhendem Gas fortpflanzen würde. Die Lage des Außenkegels ist ähnlich wie bei der Flamme ohne Primärluft daduich bestimmt, daß die zur vollständigen Verbrennung der Produkte des Innenkegels nötige Luftmenge dem Außenkegel zuströmen muß. Einer genauen Untersuchung wird die Bunsenflamme dadurch zugänglich gemacht, daß man sich der von Teclu und auch von Smithells und Ingle angegebenen Flammenspaltung bedient, bei der durch einen geeignet angebrachten Glaszylinder Innenkegel und Außenkegel

voneinander getrennt werden. An derart gespaltenen Flammen haben Haber und seine Schüler ausgedehnte Untersuchungen angestellt, die bei einer Reihe von Flammen die Kenntnis der Zusammensetzung des Zwischengases die Temperaturen der verschiedenen Flammenteile, die elektrische Leitfähigkeit der Flammen usw. vermittelt haben, und bei denen sich weiter ergeben hat, daß wir es bei dem Leuchten der elektrisch stark leitenden Gase im Innenkegel offenbar mit einer Reaktionsstrahlung zu tun haben, unter deren Wirkung im Innenkegel eine beschleunigte Einstellung des chemischen Gleichgewichts stattfindet.

Man kann leuchtende und nichtleuchtende Flammen voneinander unterscheiden. Bei den letzteren, wie der Wasserstoffflamme, der entleuchteten Bunsenflamme usw., sind es ausschließlich stark erhitzte Gase und Dämpfe, welche Licht aussenden. Bei den leuchtenden Flammen, wie der ohne Primärluft brennenden Leuchtgasflamme oder den Flammen verbrennender Kohlenwasserstoffe, findet in den Flammen Zersetzung der Kohlenwasserstoffe unter Abscheidung von festem Kohlenstoff statt, der durch die Verbrennung stark erhitzt zum Glühen kommt und dann selbst verbrennt. In solche Flammen hineingehaltene kalte Gegenstände beschlagen sich mit Ruß. Verbrennt man sehr kohlenstoffreiche Substanzen, so erhält man stark rußende Flammen, da hier Ausscheidung so großer Mengen von Kohlenstoff stattfindet, daß nicht genügend Luft zutreten kann, um diesen völlig zu verbrennen. Die Flammen, auch die stark leuchtenden, sind mehr oder weniger durchsichtig, also für Strahlung durchlässig; man erkennt dies daran, daß die von einer Flamme ausgehende Strahlung verstärkt wird, wenn man eine zweite Flamme dahinterstellt.

Die Temperatur einer Flamme hängt in erster Linie von der Wärme der Verbrennungsreaktion und der spezifischen Wärme der in der Flamme erhitzten Stoffe ab.

Die Temperaturen von Flammen sind auf verschiedenen Wegen bestimmt worden. Bei leuchtenden Flammen können direkt optische Methoden verwendet werden; nichtleuchtende Flammen müssen hierzu durch eingeblasene Salzdämpfe leuchtend gemacht werden. Bei nichtleuchtenden Flammen ist Temperaturmessung mittels Thermoelementen vorzuziehen doch sind hier besondere Vorsichtsmaßregeln anzuwenden. Für den Innenkegel der Bunsenflamme fanden Haber und Richardt die Temperatur von rund 1550° durch thermoelektrische Messung, eine Temperatur, die sie noch dadurch kontrollieren konnten, daß sie die Gase des Innenkegels absaugten und aus deren Zusammensetzung und den bekannten Verbrennungswärmen die Temperatur berechneten. Im Außenkegel der Bunsenflamme wird eine Temperatur von etwa 1800° erreicht.

6. Oberflächenverbrennung. In Gasmischungen, in denen ein Verbrennungsvorgang stattfinden kann, ist die Geschwindigkeit dieses Vorganges bei gewöhnlicher Temperatur eine äußerst geringe. Erst bei Annäherung an die Entzündungstemperatur wächst die Geschwindigkeit mehr und mehr. So läßt sich z. B. in einem explosiblen Gemisch von Sauerstoff und Wasserstoff bei Zimmertemperatur auch nach Jahren keine Veränderung nachweisen. Bei etwa 200° findet deutliche Reaktion statt, doch bedarf es auch hier mehrerer Monate, bis sich ein größerer Teil des Gemisches umgesetzt hat. Bei 450° konnte Van't Hoff feststellen, daß sich schon nach 120 Stunden, 20% einer Knallgasmischung vereinigt hatten. Unter dem Namen der Oberflächenverbrennung faßt man nun alle Erscheinungen zusammen, welche darauf beruhen, daß die Geschwindigkeit solcher Gasverbrennungen an der Oberfläche fester Stoffe eine größere ist als im freien Gasraum.

Die ersten hierher gehörigen Beobachtungen wurden von Davy angestellt, der als der Erste nachwies, daß in einem brennbaren Gasgemisch unterhalb der Entzündungstemperatur überhaupt eine Vereinigung stattfindet und der fand, daß ein warmer Platindraht, den man in eine nichtexplosible Mischung von Leuchtgas und Luft hineinhält, sich darin nicht abkühlt, sondern rotglühend wird und so lange weiterglüht, bis der ganze Sauerstoff der Mischung durch die Reaktion mit dem Leuchtgas verbraucht ist.

Aus zahlreichen weiteren Untersuchungen hat sich dann die Erkenntnis entwickelt, daß die Verbrennung von Gasgemischen unterhalb ihrer Entzündungstemperatur durch alle festen Körper, wenn deren Temperatur eine genügend hohe ist, mehr oder weniger beschleunigt wird. Der Grad dieser Wirkung ist zunächst abhängig von der chemischen Art des festen Stoffes und dann von der Art seiner Oberfläche und der Feinheit seiner Verteilung.

So vereinigen sich Wasserstoff und Sauerstoff in Gegenwart von Platinschwamm schon bei Zimmertemperatur, eine Erscheinung, auf der das von Döbereiner konstruierte Feuerzeug beruht. Feinverteiltes Gold oder Silber müssen schon auf 150 bis 250°, nichtmetallische Substanzen, wie Holzkohle, Porzellan, Bimstein usw. auf etwa 350° erhitzt werden, um die gleiche Reaktion nennenswert zu beschleunigen. Die Unterschiede zwischen dem Wirkungsgrad verschiedener Substanzen werden bei höheren Temperaturen geringer. So wirken

z. B. bei 850° Porzellanscherben und Platinstücke in ganz ähnlicher Weise beschleunigend auf die Vereinigung von Schwefeldioxyd und Sauerstoff, während bei tieferen Temperaturen das Platin das bedeutend wirksamere ist.

Die Oberflächenverbrennung ist charakteristisch verschieden von der gewöhnlichen Verbrennung eines Gasgemisches. Während die letztere als homogene Reaktion entweder unterhalb der Entzündungstemperatur mit geringer Geschwindigkeit in der ganzen Gasmasse abläuft oder oberhalb des Entzündungspunktes sehr schnell unter Flammenbildung sich abspielt, liegt bei der Oberflächenverbrennung eine heterogene, nur in den der Oberfläche unmittelbar benachbarten Schichten und ohne Flammenbildung verlaufende Reaktion vor.

Diejenigen Faktoren, die bei der Oberflächenverbrennung als heterogener Reaktion maßgeblich sind, sind die tatsächliche Reaktionsgeschwindigkeit in der unmittelbar an der Oberfläche befindlichen Gasschicht, die Diffusionsgeschwindigkeit nach und von der Oberfläche, die Geschwindigkeit, mit der die reagierenden Gase oder eines derselben durch die Oberfläche in einen reaktionsfähigeren aktiven Zustand versetzt werden und schließlich eventuelle allmähliche Aenderung der physikalischen Beschaffenheit der Oberfläche. Von den genannten Vorgängen scheint meist derjenige der Gasaktivierung der langsamste zu sein, so daß der Verlauf der ganzen Oberflächenverbrennung durch das Tempo dieser Aktivierung bestimmt wird.

Die Wirksamkeit einer neuen Oberfläche steigt mit dem Gebrauch und erreicht nach einiger Zeit ein Maximum.

Zwischen gewöhnlicher Flammenverbrennung und Oberflächenverbrennung bestehen wesentliche Unterschiede. So findet z. B. Bone beim Verbrennen eines Gemisches von Methan, Wasserstoff und Sauerstoff von der Zusammensetzung $CH_4 + 2 H_2 + O_2$ daß bei der Flammenverbrennung nach Verbrauch des Sauerstoffes relativ sehr viel mehr Methan als Wasserstoff verbrannt ist, während bei der Oberflächenverbrennung an heißer Chamotte sich die Verhältnisse zugunsten des Wasserstoffs umkehren. Offenbar liegt hier eine spezifische Wirkung der Oberfläche auf den Wasserstoff vor. Weiter beobachtet man, daß bei der Oberflächenverbrennung an Chamotte die Verbrennung von Kohlenoxyd mit Sauerstoff durch Ausschluß von Wasserdampf beschleunigt wird, während bei der Flammenverbrennung für diese Reaktion von Dixon festgestellt wurde, daß die Gegenwart von Wasserdampf gerade fördernd, wenn nicht sogar notwendig ist.

Durch Bone ist die Ueberlegung, daß beim Durchleiten eines explosiblen Gasgemisches durch die feinsten Poren eines heißen porösen Körpers in den Poren sehr heftige flammenlose Verbrennung stattfinden müsse, und daß auf diese Weise eine besonders vorteilhafte technische Ausnutzung der Heizwirkung des Verbrennungsvorganges erzielt werden könne, auch in die Praxis umgesetzt worden.

Bei einem der Verfahren von Bone wird ein aus Chamottestücken zusammengesetztes Diaphragma als Deckel auf einem größeren Behälter angebracht. In den Behälter werden die Gase eingeleitet, mischen sich in diesem und werden durch geringen Ueberdruck durch das Diaphragma hindurchgeblasen. Zu Beginn wird nur das brennbare Gas eingeleitet und an der Oberfläche des Diaphragmas entzündet, wo es mit Flamme brennt. Wird jetzt dem Gas im Kessel Luft zugemischt, so wird die Flamme kleiner, die Oberfläche des Diaphragmas wird nach 1 bis 2 Minuten rotglühend und bei genügend Luftzufuhr verschwindet die Flamme völlig. Die Verbrennung ist vollständig. Unverbranntes Gas läßt sich außerhalb des Diaphragmas nicht nachweisen. Die Temperatur kann sehr bequem reguliert werden durch Aenderung der Gaszufuhr. Es lassen sich bei dem Verfahren die verschiedensten brennbaren Gase verwenden. Auch brennen solche Diaphragmenheizplatten nicht nur in Luft, sondern ebensogut etwa in einer Kohlensäure-Atmosphäre.

Bei einem zweiten Verfahren wird der zu erhitzende Körper mit einer Schicht körnigen Materials umgeben. So wird z. B. bei einem Schmelzofen der Raum zwischen Außenwand und Tiegeln mit gekörnten, porösen Chamottestückchen ausgefüllt. In die körnige Schicht wird die explosible Gasmischung eingeleitet und kann dort an der Oberfläche ohne Flamme verbrennen. Man erreicht auf diese Weise in Schmelzöfen leicht Temperaturen von etwa 1880°, Temperaturen, wie sie mit gewöhnlicher Flammenheizung ohne Wärmeregeneration sich nicht erzielen lassen. Besondere Erfolge erreicht man auch bei Anwendung der Oberflächenverbrennung zum Zwecke der Dampfentwickelung in Röhrenkesseln.

7. Die Verbrennungswärme. Als Verbrennungswärme bezeichnet man die bei der vollständigen Verbrennung einer Grammolekel eines Stoffes entwickelte Wärmemenge. Man hat dabei zu unterscheiden zwischen der Wärme, die auftritt, wenn die Verbrennung bei konstantem Druck stattfindet und derjenigen bei konstantem Volumen. Die erstere ist etwas kleiner, der Unterschied ist meist sehr gering.

Bei technischen Brennstoffen spricht man vom Heizwert und versteht darunter die, meist in großen Kalorien ausgedrückte Wärmemenge, die sich bei der vollständigen Oxydation der Gewichtseinheit des Brennstoffs entwickelt. Bei wasserstoffhaltigen Brennstoffen unterscheidet man noch zwischen oberem und unterem Heizwert, je nachdem das gebildete Wasser nach der Verbrennung völlig kondensiert oder als Dampf vorhanden ist.

Zur experimentellen Bestimmung der Verbrennungswärme bedient man sich in den meisten Fällen der Berthelot-Mahlerschen Bombe. Eine etwa 650 ccm fassende innen sorgfältig emaillierte Stahlbombe trägt an dem aufschraubbaren Deckel ein an einem Platinhalter befestigtes Platinschiffchen, das die zu untersuchende Substanz (1 g des zerkleinerten Brennstoffes) aufnimmt. Dicht über der Substanz befindet sich eine kleine elektrisch zu heizende Eisenspirale. Die Bombe wird mit einer Sauerstoffflasche verbunden und mit reinem Sauerstoff von etwa 25 Atmosphären Druck gefüllt. Zum Versuch wird die ganze Bombe in ein Wasserkalorimeter eingesetzt; durch Heizung der Eisenspirale wird die Verbrennung der Substanz eingeleitet und die entwickelte Wärmemenge im Kalorimeter gemessen. Man erhält dabei die Verbrennungswärme bei konstantem Volumen. In Tabelle 1 sind die Verbrennungswärmen einiger wichtiger organischer Verbindungen und in Tabelle 2 diejenigen einiger brennbarer Gase zusammengestellt (große Kalorien bei Verbrennung von 1 g Molekül). Tabelle 3 enthält dann den Heizwert für eine Reihe technisch wichtiger Brennstoffe (große Kalorien bei Verbrennung von 1 kg).

Beziehungen zwischen der Verbrennungswärme organischer Substanzen und ihrer Konstitution sind namentlich durch die Untersuchungen von J. Thomsen aufgedeckt worden.

Tabelle 1.

Methylalkohol	182
Aethylalkohol	341
Benzol	800
Mannit	728
Zellulose	680
Rohrzucker	1356
Essigsäure	210
Propionsäure	368
Benzoesäure	772
Harnstoff	152

Tabelle 2.

Kohlenoxyd	68
Wasserstoff (entstehendes Wasser flüssig)	68
Methan (entstehendes Wasser flüssig)	212
Aethylen (entstehendes Wasser flüssig)	324
Acethylen	310

Tabelle 3.

Holz mit ca. 20% Wasser und 80% Brennbarem	3600
Braunkohle mit 20% Wasser, 5% Asche, 75% brennbarer Substanz	5000
Steinkohle:	
jüngere: Saarkohle mit 5% Wasser, 10% Asche, 85% brennbarer Substanz	6500
ältere: Ruhrkohle mit 90 bis 95% brennbarer Substanz	7500
Ruhrkohlenbriketts	7500—8000
Leuchtgas 1 cbm	5000
Gaskoks	6700—7300
Gasteer	8800
Erdöl (Massut)	10 000

Die Kenntnis der Verbrennungswärme eines Stoffes führt unmittelbar zu seiner Bildungswärme. Man hat nur die Verbrennungswärme abzuziehen von der Summe der Bildungswärmen der bei der Verbrennung entstehenden Stoffe.

8. Die wichtigsten Verbrennungsreaktionen. Da die Elemente Kohlenstoff und Wasserstoff neben mehr oder weniger großen Mengen unverbrennlicher Substanzen die Hauptbestandteile fast aller technisch wichtigen Brennstoffe bilden, so können wir die Reaktionen, nach denen diese Elemente mit Sauerstoff oder Luft zu Kohlensäure und Wasserdampf verbrennen, als die wesentlichsten Verbrennungsreaktionen bezeichnen.

Nehmen wir zur Vereinfachung an, daß die Luft genau aus 1 Volumen Sauerstoff auf 4 Volumina Stickstoff besteht, so werden bei der Verbrennung von Kohlenstoff mit Luft nach der Gleichung:

$$C + O_2 + 4N_2 = CO_2 + 4N_2$$

12 Gewichtsteile Kohlenstoff durch 144 Gewichtsteile Luft zu 44 Teilen Kohlensäure und 112 Teilen Stickstoff verbrannt. Eine Volumenänderung ist mit der Reaktion nicht verbunden.

Bei der Verbrennung des Wasserstoffs mit Luft nach:

$$2H_2 + O_2 + 4N_2 = 2H_2O + 4N_2$$

verbrennen 2 Gewichtsteile Wasserstoff mit 114 Gewichtsteilen Luft und liefern 36 Gewichtsteile Wasserdampf neben 112 Teilen Stickstoff. Das Volumen vermindert sich dabei um $^1/_7$ des Ausgangsvolumens.

Bei der Verbrennung von Acetylen nach der Gleichung:

$$2C_2H_2 + 5O_2 + 20N_2 = 4CO_2 + 2H_2O + 20N_2$$

findet eine Volumenkontraktion um $^1/_{27}$ des Anfangsvolumens statt, indem 52 Gewichtsteile Acethylen mit 720 Gewichtsteilen Luft bei der Verbrennung 176 Teile Kohlensäure, 36 Teile Wasserdampf neben 560 Teilen Stickstoff ergeben.

Weniger einfach liegen die Verhältnisse bei den meisten technischen Brennstoffen, da diese fast ausschließlich Mischungen verschiedener Stoffe sind.

Nehmen wir als Beispiel eine Steinkohle mit folgender Zusammensetzung:

Kohlenstoff	802 g =	66,83 g	Moleküle
Wasserstoff	50 g =	25 g	,,
Sauerstoff	85 g =	2,66 g	,,
Wasser	7 g =	0,39 g	,,
Asche	56 g		
Summe:	1000 g		

Um 1000 g dieser Kohle vollständig zu verbrennen, sind 66,83 + 12,5 — 2,66 = 76,67 g Moleküle Sauerstoff oder etwa 8555 l Luft von 0^0 notwendig, wobei man annähernd das gleiche Volumen aus Kohlensäure, Wasserdampf und Stickstoff bestehender Rauchgase erhält. Berücksichtigt man noch, daß man zur wirklich vollständigen Verbrennung einen gewissen Ueberschuß von Luft nötig hat, so verbraucht also 1 kg Steinkohle zur Verbrennung rund 10 cbm Luft.

Wenn Verbrennungsvorgänge nicht bis zur vollständigen Oxydation der brennbaren Stoffe führen, so können für solche unvollständige Verbrennung zweierlei Gründe maßgebend sein. In den meisten Fällen wird die Ursache in einem Mangel an Sauerstoff zu suchen sein. Von der Menge des Sauerstoffes hängt es dann ab, bis zu welchem Endprodukte die Verbrennung führt. So verbrennt z. B. Azethylen bei Zufuhr von genügend Sauerstoff vollständig zu Kohlensäure und Wasser; bei weniger Sauerstoff bestehen die Verbrennungsgase aus einem Gemisch von Kohlendioxyd, Kohlenoxyd, Wasserstoff und Wasser dampf, deren Mengenverhältnis von der Temperatur abhängt und durch die Lage des Gleichgewichts der Reaktion:

$$CO + H_2O = CO_2 + H_2$$

bestimmt ist. Steht dem verbrennenden Azethylen noch weniger Sauerstoff zur Verfügung, so findet teilweise Ausscheidung von festem Kohlenstoff statt.

In zweiter Linie werden wir unvollständige Verbrennungen stets dann haben, wenn Temperaturen erreicht werden, bei denen die Produkte der vollständigen Verbrennung schon mehr oder weniger gespalten sind. Bei technischen Prozessen tritt aus diesem Grunde eine unvollständige Verbrennung nur in seltenen Fällen ein, da die Dissoziation von Kohlensäure und Wasserdampf erst bei sehr hohen Temperaturen eine erhebliche wird, Temperaturen, wie sie höchstens in den heißesten Teilen der Hochöfen oder bei Feuerungen, die mit reinem Sauerstoff betrieben werden, erreicht werden können.

Verbrennungsvorgänge zeigen charakteristische Unterschiede, je nachdem gasförmige, flüssige oder feste Brennstoffe zur Verwendung kommen. Am leichtesten lassen sich Gase verbrennen. Ihre Verbrennung kann auf zweierlei Weise erfolgen. Zunächst kann man sie mit der nötigen Menge Sauerstoff und Luft vor der Verbrennung mischen und dann die Masse entzünden. Dabei entsteht momentane heftige Verbrennung. Befindet sich das Gemisch in geschlossenem Gefäße, so erfolgt Explosion. Man kann die Mischung auch aus einer Oeffnung schnell austreten lassen und entzünden. Sie verbrennt dann mit heißer Flamme. Der zweite Weg der Gasverbrennung besteht darin, daß man das reine brennbare Gas aus einer Oeffnung in die Luft ausströmen läßt und anzündet. Es verbrennt dann mit weniger heißer Flamme, indem der notwendige Sauerstoff von der umgebenden Luft geliefert wird. Ein großer Vorteil bei der Verwendung gasförmiger Brennstoffe liegt darin, daß sich die Zufuhr des Brennstoffes durch Aenderung des Gasdruckes oder der Weite der Ausströmungsöffnung äußerst leicht regulieren läßt. Den gleichen Vorteil leichter Regulierbarkeit finden wir auch bei den flüssigen Brennstoffen. Ein wesentlicher Nachteil ist bei diesen darin zu sehen, daß die meisten flüssigen billigen Brennstoffe aus hohen Kohlenwasserstoffen bestehen, bei deren Verbrennung sich zunächst leicht große Rußmengen abscheiden, die zur Verstopfung der Oefen führen können. Man kann diesem Nachteil dadurch begegnen, daß man so große Verbrennungskammern wählt, daß der abgeschiedene Kohlenstoff Zeit hat, vollkommen zu verbrennen oder daß man die Flüssigkeit durch Zerspritzen äußerst fein verteilt, so daß überall der zur vollständigen Verbrennung notwendige Sauerstoff vorhanden ist.

9. Die wichtigsten technischen Brennstoffe. Die Brennstoffe teilt man ein in feste, flüssige und gasförmige, wobei man in jeder dieser Gruppen wieder zwischen natürlichen und künstlichen Brennstoffen unterscheidet. Die folgende Tabelle enthält die technisch wichtigsten Brennmaterialien:

Tabelle 4.

Brennstoffe	natürlich	künstlich
fest	Holz, Torf, Braunkohle, Steinkohle, Anthrazit,	Holzkohle, Koks
flüssig	Petroleum	Teer, Teeröle, Alkohol usw.
gasförmig	Naturgas	Leuchtgas, Generatorgas, Wassergas, Hochofengase, Azetylen usw.

Die natürlichen festen Brennstoffe enthalten neben Kohlenstoff größere Mengen Wasserstoff und Sauerstoff, etwas Stickstoff und außerdem anorganische Substanzen. Die letzteren bleiben beim Verbrennen als Asche zurück. Der Aschengehalt kann bis zu 15% betragen.

Das Holz. Das Holz hat in Europa als Brennstoff keine große technische Bedeutung. Es besteht aus dem Holzskelett, in der Hauptsache Zellulose und aus einer wässerigen Lösung verschiedener anorganischer und organischer Stoffe, dem Holzsaft. Getrocknetes Holz hat etwa die Zusammensetzung: 50% Kohlenstoff, 6% Wasserstoff, 43% Sauerstoff, 1% Stickstoff. Die Holzasche enthält Kali, Kieselsäure, Kalk, Phosphorsäure, Kohlensäure, Alkalisulfate usw.; sie ist schwer schmelzbar und reagiert alkalisch. Der Aschengehalt des Holzes beträgt etwa 1%, der der Rinde bis 3% und mehr, der der Blätter bis zu 7%. Holzsaft sowohl wie Holzskelett enthalten Harze, deren Menge für Brennbarkeit und Heizeffekt maßgeblich ist.

Der Torf. Der Torf ist die jüngste Form der durch Vermoderung von vegetabilischen Substanzen in der Erde (Verkohlung) entstehenden fossilen Brennstoffe. Er entsteht in Sumpfboden aus niederen Pflanzenformen. Der wasserfreie Torf setzt sich zusammen aus etwa 50% Kohlenstoff, 35% Sauerstoff, 6% Wasserstoff, 1% Stickstoff und 8% Asche. Der Aschengehalt kann auch bedeutend höher sein. In den Torfmooren wird der Torf abgestochen, so oft die Schichten eine Dicke von 0,5 bis 1 m erreicht haben. Er findet Verwendung als minderwertiges Brennmaterial.

Mineralische Brennstoffe. Als mineralische Brennstoffe bezeichnet man Braunkohle, Steinkohle und Anthrazit. Es sind vor vielen tausend Jahren gewachsene und durch Vermoderung unter Abspaltung von Kohlensäure, Wasser und Methan veränderte Pflanzen. Die Braunkohle ist die jüngste, Anthrazit die älteste Form. Mit dem Alter steigt der Kohlenstoffgehalt, während der Sauerstoffgehalt abnimmt. Die folgende Tabelle (Le Chatelier: Vom Kohlenstoff, S. 72) gibt für eine Reihe von Kohlensorten Zusammensetzung und Heizwert.

Tabelle 5.

	C %	H %	O + N %	Heizwert Cal.	Flüchtige Bestandteile %
Lignit	70—75	5,5	15—25	6000	50
Magerkohle mit langer Flamme (Kesselkohle)	80—84	5,5	12—10	8200	35—40
Fettkohle mit langer Flamme (Gaskohle)	84—88	5	9—10	8600	30—35
Fettkohle mit kurzer Flamme (Kokskohle)	86—90	5—4,5	7—5,5	8700	16—23
Magerkohle mit kurzer Flamme (Hausbrandkohle)	90—93	4,5—3,5	5,5—4,5	8600	6—14
Anthrazit	95	2	3	8200	3

Ebenso wie Holz und Torf geben auch die Kohlen beim Erhitzen ihre flüchtigen Bestandteile ab. Je mehr von diesen eine Kohle enthält, um so länger sind die beim Verbrennen entstehenden Flammen. Die Erzielung langer Flammen ist bei vielen Feuerungen von besonderem Wert.

Braunkohle. Braunkohle ist meist aus harzreichen Pflanzen entstanden. Frisch gefördert enthält sie 30 bis 40% Wasser. Man findet in der Braunkohle etwa 3% Schwefel in Form organischer Schwefelverbindungen, aus denen bei der Verbrennung Schwefelsäure entsteht. Diese ist für die Feuerungsanlagen äußerst schädlich.

Steinkohle. Die Steinkohle ist der technisch wichtigste Brennstoff, sie ist in Stücken glänzend schwarz, in Pulverform dunkelbraun. Ihre Qualität hängt ab von ihrem Gehalt an flüchtigen Bestandteilen, von ihrer Fähigkeit, beim Erhitzen zusammenzubacken, eine Eigenschaft, die besonders bei der Kokesfabrikation von Wert ist, und schließlich von ihrem Aschengehalt und der Größe ihrer Stücke. Steinkohle oxydiert sich an der Luft meist schon, wenn auch sehr langsam, bei gewöhnlicher Temperatur. Je geringer der Gehalt einer Kohle an flüchtigen Bestandteilen, um so langsamer verläuft diese Oxydation; so oxydiert sich reiner Anthrazit bei gewöhnlicher Temperatur noch kaum. Solche langsame Verbrennung tritt in der Weise in Erscheinung, daß an der Luft liegende Kohle zunächst Sauerstoff aus der Luft absorbiert und infolgedessen an Gewicht zunimmt; das Gewicht erreicht ein Maximum und beginnt dann abzunehmen, da der absorbierte Sauerstoff die Kohle unter Kohlensäureentwickelung oxydiert. Bedeutend schneller verläuft der Prozeß, wenn man die Kohle etwa auf 100° bis 200° erwärmt. Auch ist er in hohem Grade von der Feinheit der Verteilung, d. h. von der Größe der Oberfläche abhängig (s. den Artikel „Selbstentzündung"). Diese freiwillige Oxyda-

tion der Kohle bei Zimmertemperatur ist äußerst unerwünscht. Die Kohle verändert sich dabei, so daß sie dann bei der Leuchtgasfabrikation ein Gas von geringerer Leuchtkraft gibt und auch für die Fabrikation von Kokes ihre Eigenschaft, in großen Stücken zusammenzubacken, teilweise einbüßt.

Bei der Verbrennung der Kohle in Oefen und Feuerungen kann neben Kohlensäure und Wasserdampf auch Kohlenoxyd entstehen. Denken wir uns eine Schicht glühender Kohlen, in die von unten Luft eingeblasen wird. Verfolgen wir den aufsteigenden Luftstrom, so finden wir, daß da, wo die Luft eintritt, Verbrennung der Kohle zu Kohlensäure stattfindet, die sich dem Luftstrom beimischt. Je höher wir kommen, um so mehr wächst der Kohlensäuregehalt des Gasstromes, während gleichzeitig sein Sauerstoffgehalt infolge der fortschreitenden Verbrennung mehr und mehr abnimmt. Gleichzeitig wächst mit der Höhe infolge der Reaktionswärme auch die Temperatur. Wir erreichen schließlich eine Höhe, in der der ganze Sauerstoffgehalt des Luftstromes zu Kohlensäure verbrannt ist. Steigen wir nun höher, so beginnt jetzt die Kohlensäure mit der Kohle unter Bildung von Kohlenoxyd nach der Gleichung

$$CO_2 + C = 2CO$$

zu reagieren, so daß wir bei weiterem Aufsteigen Abnahme des Kohlensäure- und Zunahme des Kohlenoxydgehaltes beobachten, bis der Gasstrom keine Kohlensäure mehr enthält. Weiter hinauf findet dann keine Reaktion mehr statt. Da die Einwirkung der Kohlensäure auf die Kohle unter Kohlenoxydbildung mit einem Wärmeverbrauch verbunden ist, so muß die Temperatur der Kohlenschicht von der Höhe an, in der der Sauerstoff verschwunden war, mehr und mehr sinken, je höher wir aufsteigen. Aus dem Voranstehenden ist also ersichtlich, daß wir in einer hohen Kohlenschicht zwei charakteristisch verschiedene Verbrennungszonen zu unterscheiden haben. In der ersten Zone erfolgt Verbrennung der Kohlensäure, die Temperatur steigt mit der Höhe, die Atmosphäre ist oxydierend, da noch freier Sauerstoff vorhanden ist. In der zweiten Zone verbrennt die Kohlensäure zu Kohlenoxyd, die Temperatur sinkt mit der Höhe und das Kohlenoxyd macht den Gasstrom reduzierend. Die Grenze zwischen beiden Zonen hat die höchste Temperatur, die Gasatmosphäre ist hier neutral. Für die Feuerungstechnik ist die Kenntnis der Lage dieser Neutralzone von hohem Werte, da eine volle Ausnutzung der Verbrennungswärme der Kohle nur dann stattfindet, wenn die Kohlenoxydbildung überhaupt vermieden wird. Die Lage der neutralen Zone hängt im wesentlichen, wenn die Ofentemperatur hoch genug ist, daß alle Reaktionen praktisch momentan verlaufen, von der Größe der Kohlenstücke, d. h. von der Größe der Oberfläche, an der die Verbrennung stattfindet, ab. Nach Le Chatelier liegt sie bei Kohlenstücken von etwa 1 cm Seitenlänge 5 bis 10 cm, bei solchen von 10 cm Seitenlänge 50 bis 100 cm oberhalb des Lufteintritts. Diese Höhe und die Größe der Kohlenstücke sind also einander nahezu proportional. Will man also bei einer Kohlenfeuerung die Verbrennungswärme der Kohle voll ausnützen, so darf die Höhe der Kohlenschicht jene Grenzhöhe nicht überschreiten. In der Praxis liegen die Verhältnisse aus verschiedenen Gründen insofern schwieriger, da die Punkte der Maximaltemperatur bei einer großen Feuerung durchaus nicht an allen Stellen genau in gleicher Höhe liegen werden.

Die natürlichen flüssigen Brennstoffe. Der wichtigste natürliche flüssige Brennstoff ist das Erdöl. Dasselbe ist vermutlich aus tierischen Fetten entstanden. Auf künstlichem Wege konnte Engler aus Tierfetten durch Druckdestillation ein Oel herstellen, welches dieselben Kohlenwasserstoffe wie das pennsylvanische Erdöl enthielt. Das Erdöl wird hauptsächlich in den Vereinigten Staaten von Amerika, in Südrußland, in Galizien und Rumänien, in geringer Menge auch in Deutschland aus Bohrlöchern gewonnen. Rohes Erdöl ist eine mit Wasser nicht mischbare Flüssigkeit vom spezifischen Gewicht 0,79 bis etwa 0,94. Es ist eine Mischung einer großen Anzahl verschiedener, meist gesättigter Kohlenwasserstoffe. Die Verarbeitung des Rohöles besteht in der Hauptsache in einer fraktionierten Destillation, durch die das Oel in Leichtbenzin, Schwerbenzin, Leuchtöl (Petroleum), Schmieröle usw. gespalten wird. Die Zusammensetzung einiger Petroleumsorten ist aus folgender Tabelle ersichtlich.

Tabelle 6.

	Kohlenstoff	Wasserstoff	Sauerstoff	Asche
Rohpetroleum aus Amerika	83	14	3	—
Rohpetroleum vom Kaukasus	85	11,5	3,5	–
Raffiniertes amerikanisches Petroleum	85,5	14,2	0,3	—
Schweröl aus amerikanischem Petroleum	87,0	13,0	—	—
Schweröl aus Petroleum von Baku	86,7	13,0	—	0,3

Die Verbrennung des Petroleums wird zu verschiedenen Zwecken und zwar zur Beleuchtung, zur Heizung in Oefen und

Feuerungen und zur Erzeugung motorischer Kraft nutzbar gemacht. Die Verbrennung zur Erzeugung motorischer Kraft wird unter Benutzung der leichtsiedenden Anteile des Erdöls im Benzinmotor derart ausgeführt, daß vom Kolben ein Gemisch von Luft und Benzindampf angesaugt und durch den elektrischen Funken gezündet wird. Die Benutzung von Schwerölen zu dem gleichen Zwecke gestattet der Dieselmotor. Bei diesem wird zunächst durch den Kolben reine Luft stark komprimiert. In diese durch die Kompression sehr stark und zwar über die Entzündungstemperatur des Oels erhitzte Luft wird das Oel fein verteilt eingespritzt, wobei sich die Mischung von selbst entzündet.

Ein natürlicher, gasförmiger Brennstoff ist das sogenannte Naturgas, das an verschiedenen Stellen der Erde, hauptsächlich in Amerika, in Gasquellen dem Boden entspringt. Dasselbe besteht im wesentlichen aus Methan, daneben Aethan und Wasserstoff. Die ungefähre Zusammensetzung des pennsylvanischen Naturgases ist folgende:

	%
Methan	67
Wasserstoff	22
Stickstoff	3
Aethan	5
Aethylen	1
Kohlensäure	0,6
Kohlenoxyd	0,6

Die Verwendungsmöglichkeit dieses natürlichen Brennstoffes ist eine sehr beschränkte, da seine Fortleitung oder sein Transport mit großen Kosten verknüpft ist. Man ist deshalb darauf angewiesen, das Gas in der Nähe seiner Quellen zu verwerten.

Künstliche Brennstoffe. Für viele Zwecke ist es von Vorteil, die natürlichen Brennstoffe durch bestimmte Behandlung zu verändern, um neue künstliche Brennmaterialien mit anderen Eigenschaften zu gewinnen. Der wichtigste derartige Prozeß besteht in der trockenen Destillation der festen natürlichen Brennstoffe, bei der neben einem festen kohlenstoffreichen Rückstand Gase, Teer und Teerwasser entstehen.

Als feste künstliche Brennstoffe seien der Rückstand bei der Holzdestillation, die Holzkohle und derjenige bei der Destillation der Kohlen, der Koks erwähnt. Der Vorteil solcher Umwandlung liegt darin, daß die neuen festen Brennstoffe kohlenstoffreicher sind als die Ausgangsstoffe und daß sie nur noch geringe Mengen flüchtiger Bestandteile enthalten. Damit wird die Verbrennungswärme eine größere, da die flüchtigen Bestandteile, sind sie auch selbst zum Teil brennbar, zu ihrer Verdampfung beträchtliche Wärmemengen verbrauchen. Weiter liefern die neuen Brennstoffe keinen Rauch bei ihrer Verbrennung, auch ist ihr Schwefelgehalt ein geringer. Schließlich stellen die abdestillierten Stoffe wertvolle Nebenprodukte dar. Diesen Vorteilen stehen entgegen die für die Destillation aufzuwendenden Kosten, die Vermehrung des Aschengehaltes, die Unmöglichkeit mit den neuen Brennstoffen lange Flammen zu erzielen usw.

Die Eigenschaften einer Holzkohle hängen davon ab, wie lange und bis zu welchen Temperaturen das Holz bei der trockenen Destillation erhitzt wurde. Bis 200° finden keine wesentlichen Veränderungen statt. Zwischen 200 und 300° werden mehr und mehr flüchtige Bestandteile abgegeben, so daß ein auf 300° erhitztes Holz etwa 50% an Gewicht verloren hat und einen Kohlenstoffgehalt von etwa 73% besitzt (Rotkohle). Bei 400° wird das Holz schwarz und enthält jetzt bereits etwa 80% Kohlenstoff (Schwarzkohle). Um alle flüchtigen Stoffe zu entfernen, ist Erhitzung auf 1000° nötig. Das Produkt enthält dann 95% Kohlenstoff und 5% Asche. Die Entzündungstemperatur einer unterhalb oder bei 400° hergestellten Holzkohle liegt etwa bei 350°, während sich eine bei hohen Temperaturen gewonnene Holzkohle erst etwa bei 700° entzündet. Die Herstellung der Holzkohle erfolgt meist in den Kohlenmeilern.

Das Ergebnis der trockenen Destillation der Kohlen, also Menge und Art der entstehenden Produkte hängt von einer Reihe von Faktoren ab, in erster Linie von der verwendeten Kohlensorte und der Temperatur der Erhitzung. Dient Steinkohle als Ausgangsmaterial so beobachtet man gegen 350° ein Zusammenbacken der weich werdenden Kohlen zu einer kompakten Masse. Wird höher erhitzt, so entweicht zunächst Wasser, dann flüchtige Kohlenwasserstoffe, oberhalb 900° fast reiner Wasserstoff. Die Destillation kann unterhalb 900° abgebrochen werden, so daß man einen noch wasserstoffhaltigen Koks gewinnt, der sich zum Heizen von Oefen eignet. Soll der Koks im Hochofen verwendet werden, so erhitzt man bis 1000° und treibt auch den Wasserstoff aus. Koks hat eine ungefähre Zusammensetzung von 80 bis 82% Kohlenstoff, 2 bis 3% flüchtige Bestandteile, 10 bis 12% Asche, 4 bis 5% Wasser.

Die leichte und vielseitige Verwendbarkeit gasförmiger Brennstoffe zur Beleuchtung, Heizung und Krafterzeugung macht es zur wichtigen Aufgabe, aus den leicht transportierbaren festen, natürlichen Brennstoffen brennbare Gase herzustellen. Als Beispiele seien Leuchtgas, Wassergas und Generatorgas kurz behandelt.

Leuchtgas. Die bei der trockenen

Destillation der Kohle, namentlich der jüngeren Steinkohle, der sogenannten Gaskohle, abdestillierenden Gase bilden das Leuchtgas. Steinkohlenleuchtgas besteht etwa aus 50% Wasserstoff, 34% Methan, 3% Aethylen, 1% Benzol, 8% Kohlenoxyd, 2% Kohlensäure und 2% Stickstoff. Menge und Zusammensetzung des Gases hängen von der Destillationstemperatur ab. Bestimmungen an westfälischen Kohlen ergaben aus 100 kg Kohle eine Ausbeute von 30,3 cbm. Leuchtgas bei einer Ofentemperatur von etwa 1370°. Daneben entstanden 71,4 kg Koks, 4,09 kg Teer, 4,4 kg Gaswasser; der Verlust betrug 3,12 kg. Das Leuchtgas brennt mit leuchtender Flamme. Die Leuchtkraft ist im wesentlichen bedingt durch den Gehalt an Aethylen und Benzol. Sie kann deshalb auch noch künstlich durch Zusatz von Benzol (Karburation) gesteigert werden. Wird das Leuchtgas zur Heizung verwertet, so verbrennt man es unter Luftzufuhr in Gasöfen oder Gaskochern. Zur Beleuchtung wird es verwendet, indem man es direkt mit leuchtender Flamme brennt, oder indem man beim Gasglühlicht die Gasflamme durch Zuführung von viel Primärluft heiß macht und entleuchtet und mit dieser den Glühstrumpf auf hohe Temperaturen und zum Leuchten bringt. Zur Krafterzeugung verwendet man das Leuchtgas in den Gasmotoren.

Wassergas. Bläst man Wasserdampf durch eine Schicht stark erhitzter Kohlen (Koks), so erfolgt, wenn die Temperatur eine genügend hohe ist, die Reaktion:

$$C + H_2O \text{ (Dampf)} = CO + H_2$$

d. h. der Kohlenstoff verbrennt zu einem Gasgemisch, dem Wassergas, das aus gleichen Teilen Kohlenoxyd und Wasserstoff besteht. Ist die Temperatur eine tiefere, so erfolgt die Einwirkung des Wasserdampfs nach der Reaktion:

$$C + 2H_2O = CO_2 + 2H_2.$$

Die erste der beiden Reaktionen, die zum Wassergas führt, ist mit einer Wärmeabsorption verbunden, so daß sich die Kohlenschicht bei dem Prozeß selbst abkühlt. In der Technik erzeugt man Wassergas in der Weise, daß man eine Koks- oder Kohlenschicht anzündet und unter Einblasen von Luft zum Glühen bringt. Sobald die Temperatur hoch genug ist, wird der Luftstrom durch einen solchen aus Wasserdampf ersetzt, der das Wassergas liefert. Die Wassergasbildung hört auf, sobald infolge des Prozesses die Temperatur unter eine bestimmte Grenze gesunken ist. Durch erneutes Lufteinblasen müssen dann die Kohlen wieder auf höhere Temperatur gebracht werden. In dieser Weise wird mit Einblasen von Luft und Wasserdampf dauernd abgewechselt. Bei Verwendung von Kohlen mit 10% Aschegehalt und 5% Wassergehalt gewinnt man auf diese Weise aus Wasserdampf und 1 kg Kohle 2,56 cbm Wassergas. Dasselbe setzt sich zusammen (vom Gehalt an Wasserdampf abgesehen) aus 50% Wasserstoff, 40% Kohlenoxyd, 5% Kohlensäure und 5% Stickstoff. Das Wassergas wird hauptsächlich in den Gasanstalten aus Gaskoks erzeugt und als Zusatz zum Leuchtgas verwendet.

Generatorgas. Die Betrachtung der Vorgänge beim Einblasen von Luft in hohe Kohlenschichten hatte gelehrt, daß als Endprodukt neben dem Stickstoff der Luft lediglich Kohlenoxyd auftritt. Dieser Prozeß der unvollständigen Verbrennung der Kohle wird im großen ausgeführt. Das entstehende Gas nennt man Generatorgas. Neben dem Kohlenoxyd und Stickstoff enthält dasselbe auch noch, wenn auch geringe Mengen, Kohlensäure. Deren Quantität ist bestimmt durch das Gleichgewicht der Reaktion

$$2CO = CO_2 + C,$$

das um so mehr auf der Seite des Kohlenoxyds liegt, je höher die Temperatur ist. Arbeitet man bei etwa 1000°, so ist die theroretisch entstehende Kohlensäuremenge noch nicht 1% des Kohlenoxydgehaltes.

Wenn man in einem Gasgenerator ein Brennmaterial, wie Torf oder Braunkohle usw., also ein nicht verkoktes Material, unvollständig verbrennt, so gehen in verschiedenen Teilen des Ofens Destillation und unvollständige Verbrennung nebeneinander vor sich, das entstehende Gas wird also aus einer Mischung von Destillationsgasen mit Kohlenoxyd und Stickstoff den Produkten der unvollständigen Verbrennung durch Luft bestehen.

10. Feuerwerk. Die in der Feuerwerkerei oder Pyrotechnik verwendeten chemischen Prozesse sind durchweg schnell verlaufende Verbrennungsprozesse. Man unterscheidet in der Pyrotechnik drei Zweige: die Kriegspyrotechnik, die sich mit den zum Schießen sowie zur Beschickung von Minen dienenden Explosionsstoffen beschäftigt, ferner die Sprengtechnik, die bestimmte Explosivstoffe zum Beseitigen von Felsmassen, etwa beim Tunnelbau usw. verwendet und schließlich die Pyrotechnik im engeren Sinne, die sich bestimmter Verbrennungsprozesse zur Erzielung der verschiedenartigsten Lichteffekte bedient.

Die meisten der in der Pyrotechnik eine Rolle spielenden chemischen Vorgänge gehören zu denjenigen Verbrennungsprozessen, bei denen der zur Verbrennung notwendige Sauerstoff nicht aus der Luft geliefert wird, sondern bereits in den Explosivstoffen enthalten ist. Diese sind entweder mecha-

nische Mischungen von Brennstoffen mit solchen Substanzen, welche leicht Sauerstoff abgeben oder chemische Verbindungen, welche stark oxydierende Gruppen neben brennbaren Elementen enthalten. Als Beispiele seien das Schwarzpulver und das Nitroglcyerin genannt (weitere Einzelheiten siehe im Artikel „Explosionen").

In der Pyrotechnik im engeren Sinne verwendet man meist solche Mischungen (Feuerwerkssätze), bei denen die Geschwindigkeit des Abbrennens keine allzu große ist. Man reguliert die Geschwindigkeit durch Menge und Art der verbrennlichen und der sauerstoffabgebenden Stoffe. Ist ein Feuerwerkssatz zu heftig, so setzt man ihm langsam brennende oder auch unverbrennliche Substanzen, wie Glaspulver, Sand usw. zu. Der hauptsächlichste Bestandteil der meisten Feuerwerkssätze ist das Pulver. Je mehr Kohle man dem Pulver zusetzt, um so langsamer brennt der Satz ab. Um den Flammen bestimmte Färbungen zu erteilen, werden einem Satz die verschiedensten Stoffe zugefügt. Bläulich-weiße Flammen erhält man mittels Zink-, Arsen und Antimonverbindungen, Natriumverbindungen färben gelb, goldgelbe Färbungen erreicht man auch durch verbrennende Eisenfeilspäne, hellrote Farbe erzielt man durch Kalkverbindungen, Karminrot durch Lithium-, Rubidium und Strontiumverbindungen. Grüne Flammen liefern Bor- und Baryumverbindungen und einige Salze des Kupfers. Andere Kupfersalze sowie diejenigen des Indiums färben blau.

Literatur. ***Bone,*** *Oberflächenverbrennung. Vortrag Ber. chem. Ges. 1913.* — ***Bodländer,*** *Ueber langsame Verbrennung. 1899.* — ***Le Chatelier,*** *Vom Kohlenstoff. 1913.* — *Introduction à l'Étude de la Métallurgie. 1912.* — ***Bunte,*** *Zum Gaskursus. 1912.* — ***Eschenbacher,*** *Die Feuerwerkerei.* — ***Haber,*** *Thermodynamik technischer Gasreaktionen. 1905.* — ***Derselbe,*** *Ueber d. Bunsenflamme. Vortr. Z. f. Elektrochemie 1908.* — ***Heumann-Kühling,*** *Anleitung zum Experimentieren. 1904.* – ***van't Hoff,*** *Vorlesungen. 1901.* — ***Jüptner,*** *Lehrbuch der chemischen Technologie der Energien. 1905.* — ***Kayser,*** *Spektroskopie. 1900.* — ***Nernst,*** *Theoretische Chemie. 1913.*

G. Just.

Verdauung.

1. Begriff und Zweck. Die Verdauung hat die Aufgabe, die Bestandteile der Nahrung so umzuwandeln, daß sie vom tierischen Organismus aufgesaugt und verwertet werden können.

Hierzu müssen die löslichen Nährstoffe gelöst, die unlöslichen und schwer löslichen in lösliche Stoffe übergeführt und die nicht aufsaugbaren aufsaugbar gemacht werden. Dies ist nur möglich, wenn gleichzeitig eine weitgehende Aufspaltung derselben erfolgt, die durchweg eine hydrolytische ist. Es müssen die hochmolekularen Nährstoffe in niedrigmolekulare chemische Verbindungen übergeführt werden. Besonders nach den Untersuchungen Abderhaldens ist man berechtigt, anzunehmen, daß diese Aufspaltung bis zu den einfachsten hydrolytischen Spaltprodukten der Nährstoffe führt. Die Fette werden so durch die Verdauung in Glyzerin und Fettsäuren, die Kohlenhydrate in Monosaccharide, die Eiweißkörper in Aminosäuren übergeführt. Diese einfachsten Spaltprodukte „Bausteine" der Nährstoffe bilden erst das indifferente Material, welches resorbiert und von den tierischen Zellen weiter verarbeitet werden und zu arteigenem Material aufgebaut werden kann. Jedwede höheren Spaltprodukte sind wie die Nährstoffe selbst körper-, blut- und zellfremd und deshalb nicht verwertbar. Die mineralischen Bestandteile der Nahrung bedürfen als meist einfache Salze einer weitgehenden Veränderung nicht, sie unterliegen nur den durch den Gehalt des Inhalts des Verdauungstraktus an Salzen, Säuren, Alkalien usw. bedingten chemischen Umsetzungen.

Zur Erreichung dieses Zweckes bedarf es verschiedener Hilfsmittel, mit denen die Organismen je nach ihrer Entwickelungsstufe in mehr oder minder großer Mannigfaltigkeit ausgerüstet sind. Die Hilfsmittel sind durchweg mechanischer oder chemischer Art. Mechanische Hilfsmittel sind nötig, um die Nahrung aufzunehmen, zu zerkleinern und an die Orte im Körper zu transportieren,

wo sie chemisch verarbeitet werden sollen, endlich dazu, um die Ueberbleibsel dieser Vorgänge oder die in ihrem Gefolge entstehenden Abfallprodukte zu entfernen.

2. Mechanische Hilfsmittel. Zu den mechanischen Hilfsmitteln gehören die Kauwerkzeuge, Muskel- und Kaumägen, die Muskulatur des Verdauungstraktus usw. Ueber die Tätigkeit gibt die Lehre von der Mechanik der Verdauung Auskunft, die für die einzelnen Abschnitte des Verdauungsapparates in den betreffenden Kapiteln dieses Werkes behandelt worden ist.

3. Chemische Hilfsmittel. Die chemischen Hilfsmittel sind in den Verdauungssäften enthalten. Die wichtigsten unter ihnen sind die Verdauungsfermente, doch auch die in gewissen Verdauungssäften enthaltenen Säuren, sowie die in anderen enthaltenen Alkalikarbonate und sonstigen Salze sind zu ihnen zu rechnen, da sie bei der Aufschließung und Aufspaltung der Nahrung mitwirken.

3a) Verdauungsfermente. Die Verdauungsfermente sind durchweg hydrolytische Fermente, die auf die Nährstoffe (Kohlenhydrate, Eiweißkörper, Fette) eingestellt sind, diese in hydrolytische Spaltprodukte zerlegen und bei kombinierter Wirkung eine vollständige Aufspaltung der Nährstoffe in ihre einfachsten Bausteine zu bewirken vermögen.

Als wichtigste Verdauungsfermente kommen bei den Wirbeltieren in Frage:

A. Kohlenhydratspaltende Fermente.

a) Amylasen oder Diastasen, amylolytische Fermente (spalten Stärke über Dextrine zu Maltose auf).

1. Ptyalin des Speichels, Speicheldiastase.
2. Pankreasdiastase.
3. Amylase anderer Verdauungssäfte: des Darmsaftes, des Cardiadrüsensekretes, der Galle der Herbivoren.

b) Disaccharidspaltende Fermente (spalten Disaccharide zu Monosacchariden auf).

1. Maltasen des Speichels, Pankreas- und Darmsaftes (spalten Maltose).
2. Invertasen des Darm- und Pankreassaftes (spalten Rohrzucker).
3. Lactase des Darm- und ev. Pankreassaftes (spalten Milchzucker).

B. Eiweißspaltende (proteolytische) Fermente.

1. Pepsin des Magensaftes in saurer (HCl) Lösung wirkend (spaltet Eiweiß zu Pepton).
2. Trypsin des Pankreassaftes in alkalischer Lösung wirkend (spaltet Eiweiß und vornehmlich die peptischen Verdauungsprodukte zu Aminosäuren und Polypeptiden).
3. Erepsin des Darmsaftes (spaltet Peptone und Polypeptide zu Aminosäuren).

Hierzu sind noch zu rechnen:

1. Labfermente des Magensaftes und Pankreassaftes, die Casein in Paracasein überführen.
2. Nucleasen (in der Darmschleimhaut intrazellulär wirkend, spalten Nucleinsäuren).
3. Arginase (in der Darmschleimhaut intrazellulär wirkend, spaltet Arginin).

C. Fettspaltende (lipolytische) Fermente

spalten Fett in Glyzerin und Fettsäuren.

1. Magenlipase.
2. Pankreaslipase (Steapsin).
3. Lipase des Darmsaftes.

Als weitere Hilfsmittel, die sowohl chemisch als auch mechanisch die Verdauung unterstützen können, sind zu nennen:

3b) Mikroorganismen. Zu ihnen gehört die Bakterienflora des Magens und Darmes der höheren Tiere, die eine sich auf alle Nährstoffe erstreckende chemische Tätigkeit entfaltet. Die Nährstoffe werden hierbei über die auch bei der Spaltung durch die Fermente der Verdauungssekrete entstehenden Spaltprodukte zu Gärungs- und Fäulnisprodukten von noch geringerer Molekulargröße abgebaut, die teils für den Organismus verwertbar, teils unverwertbar sind.

Ferner gehören hierher die Infusorien, die in ungeheurer Anzahl die Vormägen gewisser Pflanzenfresser und die Enddärme ebensolcher Tiere bevölkern. Sie wirken teils mechanisch teils chemisch bei der Verdauung mit.

3c) Nahrungsmittelfermente (Ellenberger). Sie sind vor allem in rohen pflanzlichen Nahrungsmitteln enthalten und entfalten unter Bedingungen, wie sie in den einzelnen Abschnitten des Verdauungstraktus herrschen, ihre Wirkungen sowohl auf die Kohlenhydrate als auch auf die Eiweißkörper der betreffenden Nahrungsmittel. Sie spielen eine wichtige Rolle bei der Verdauung der Pflanzenfresser. Beim Menschen kommen sie nur in Frage, wenn seine Kost rohe pflanzliche Bestandteile enthält, z. B. bei jenen Vegetarianern, die sich durch rohe Früchte und Cerealien ernähren. In der üblichen zubereiteten Nahrung des Menschen sind sie nicht mehr wirksam, da sie durch die mit der Zubereitung verbundenen Erhitzung zerstört werden.

In der ganzen Tierreihe sind die chemischen Hilfsmittel, mit denen der Körper zur Bewerkstelligung der Verdauung ausgerüstet ist, also die Fermente, nahezu dieselben, wie sie oben auf die Wirbeltiere bezogen aufgezählt sind. Es muß aber hervorgehoben werden, daß zur Zeit keinerlei sicherer Anhalt dafür vorliegt, daß die

fraglichen Fermente durchweg bei allen Tierarten identisch seien. Wir wissen z. B., daß fast alle Wirbellosen in saurer und in alkalischer Lösung wirksame proteolytische Fermente besitzen, doch ist es sehr fraglich und auch nicht wahrscheinlich, daß diese mit den bekannten Verdauungsfermenten der höheren Tiere, also einerseits mit Pepsin, andererseits mit Trypsin identisch sind. Auch kommen bei einigen Arten besondere Fermente vor, die auf bestimmte Stoffe der naturgemäßen Nahrung eingestellt sind und die anderen Tierarten fehlen. Solche sind z. B.: Zellulase (Zellulose lösendes Ferment bei Helix (Biedermann), Inulase z. B. bei Arthropoden, Xylanase z. B. bei Helix, Raffinase z. B. bei Mollusken und Arthropoden usw.

4. Ablauf der Verdauung im allgemeinen. Während durchweg die Spaltung der Nährstoffe durch ähnliche Fermenttypen bewirkt wird, ist die Art und Weise, wie diese zur Wirkung gebracht werden, außerordentlich verschieden und vom Fehlen oder Vorhandensein eines mehr oder minder differenzierten und als solchen erkennbaren Verdauungsapparates abhängig.

Man unterscheidet dabei 2 Arten der Verdauung: die intrazelluläre und die extrazelluläre Verdauung.

Bei der intrazellulären Verdauung gelangen die Verdauungsfermente im Innern der Zelle (also der Endofermente) zur Wirkung, bei der extrazellulären Verdauung werden sie von den Zellen abgesondert und leisten ihre Arbeit außerhalb derselben (also als Exofermente).

Die früher von Krukenberg u. a. vertretene Annahme, daß zwischen diesen Verdauungstypen und speziell zwischen Endo- und Exoverdauungsfermenten ein durchgreifender Unterschied besteht, ist kaum mehr aufrecht zu erhalten. Er wäre nur dann vorhanden, wenn die endofermentative Wirkung innig und untrennbar mit dem Protoplasma der Zellen verbunden, also eine protoplasmatische Wirkung wäre. Das kann aber nach der Entdeckung der zellfreien Hefegärung und den zahlreichen in gleicher Richtung sich bewegenden Forschungsergebnissen der neueren Zeit nicht mehr angenommen werden. Der Unterschied zwischen intrazellulärer und extrazellulärer Verdauung dürfte vielmehr nur im Orte der Wirkung der Fermente zu erblicken sein, neben dem noch das Medium, in dem sie ihre Wirkung entfalten und an das sie vielleicht gebunden ist, von Bedeutung sein könnte.

4a) Intrazelluläre Verdauung besitzen die meisten einzelligen Lebewesen, die Protozoen, ferner die Spongien, Cnidarien und einige Turbellarien. Diese Organismen nehmen die Nahrung in ihren protoplasmatischen Körper auf und verdauen sie daselbst unter Vakuolenbildung oder sie bringen sie auf irgendeine Weise mit ihren Zellen in Berührung. Verdauungsfermente enthaltende Sekrete sind bisher bei ihnen noch nicht beobachtet worden, auch wenn sie ein Gastrovaskulärsystem besitzen, was sie durchzieht und in dem die Nahrung und wohl auch Verdauungsprodukte zu den verschiedenen Stellen des Körpers transportiert werden.

Intrazelluläre Verdauung ist nun nicht lediglich auf die genannten Lebewesen beschränkt. Sie findet sich wohl in der ganzen Tierreihe überall, nur daß sie in ihrer Bedeutung für den Verdauungsprozeß gegenüber der extrazellulären wesentlich zurücktritt. Man verlegt z. B. noch jetzt den Abbau der Nukleinsäure zum Teil in die Darmwand und die phagozytäre Tätigkeit der Leukozyten ist eine intrazelluläre Verdauung. Andererseits kann der intrazelluläre Abbau der Reservestoffe des Körpers oder des assimilierten Materials in den Zellen, der überall vor sich geht, nicht als zur Verdauung gehörig gerechnet werden.

4b) Extrazelluläre Verdauung findet sich bei den übrigen Tierarten, speziell allen höheren Tieren. Hand in Hand mit ihr geht die Ausbildung eines Verdauungsapparates, der je nach der Tierart mehr oder weniger ausgebildet sein kann und nur eine Höhle oder ein einfaches Rohr oder ein mit Blindsäcken und scharf unterschiedenen Abteilungen ausgestatteter Schlauch ist. Die verdauenden Enzyme werden in diesen durch das Epithel, durch drüsenführende Schleimhäute und auch durch Anhangsdrüsen (Speicheldrüsen, Mitteldarmdrüse, Pankreas usw.) abgesondert. Es ist dabei fast durchweg zu beobachten, daß im Anfangsteil des Verdauungstraktus saure, im Endteil alkalische Reaktion herrscht.

Eine besondere Art dieser Verdauungsdrüsen ist die Mitteldarmdrüse gewisser Wirbelloser, die, mit dem Darm in Kommunikation stehend auch noch resorbierende Funktionen und manchmal die eines Depots zu erfüllen hat.

Eine besonders charakteristische Art extrazellulärer Verdauung ist die Verdauung außerhalb des Körpers, die z. B. bei Echinodermen besteht. Diese Tiere stülpen ihren Magen aus und entleeren dessen Sekrete auf und in das zu verdauende Beutetier.

4c) Parasitierende Tiere. Eine besondere Stellung nehmen endlich parasitierende Tiere ein, die im Verdauungsschlauch der Wirtstiere lebend, keine eigene Verdauung mehr besitzen, sondern sich zu ihrer Ernährung der Verdauungsprodukte des Wirtstieres bedienen. Derartige parasitierende Tiere sind unter den Evertebraten weit verbreitet, an dieser Stelle sei besonders an die Eingeweidewürmer erinnert.

Ausführliche Angaben über die mannigfaltigen Formen der Verdauung in der Tierreihe finden sich in den einschlägigen Werken

und Artikeln, besonders von Biedermann, v. Fürth und Weinland, auf die hier verwiesen sei. Wir wenden uns im folgenden dem Ablauf der Verdauung beim Menschen und den höheren Wirbeltieren zu.

5. Die Mundverdauung. Die Verarbeitung der Nahrung im Munde ist eine durchweg vorbereitende. Die Nahrung wird daselbst durch den Kauakt zerkleinert und durch die gleichzeitig einsetzende Speichelsekretion mit dem schleimigen Speichel innig durchmischt und dadurch schlingbar gemacht.

Es werden dabei feste und grobe Bestandteile der Nahrung zertrümmert, bei pflanzlicher Nahrung Zellulosehüllen, die ihren Inhalt vor den Angriffen der Verdauungsfermente schützen, gesprengt, und die sämtlichen Partikel der Nahrung mit Speichel durchtränkt und dadurch erweicht. Hierbei kommt die Nahrung in ausgiebige und innige Berührung mit der Schleimhaut der Mundhöhle und lösliche Bestandteile werden zum Teil in Lösung gebracht. Dadurch wird eine Prüfung der Nahrung durch Geschmacks-, Geruchs-, Tast- und Temperatursinn ermöglicht. Zu kalte Nahrung wird vorgewärmt, zu heiße abgekühlt. Die Geruchs- und Geschmacksempfindungen, überhaupt die Gesamtheit der Sinnesempfindungen bei der Verarbeitung der Nahrung im Munde ist von größter Bedeutung für die Sekretion von Speichel und Magensaft, sowie auch mindestens mittelbar für die der übrigen Verdauungssäfte. Die psychische Speichel- und Magensaftabsonderung, die durch das Sehen usw. der Mahlzeit eingeleitet wird, wird durch die bei der Aufnahme der Nahrung bewirkten Sinnesempfindungen wesentlich beeinflußt (vgl. die die Absonderung betreffenden Abschnitte der Artikel „Speichel“, „Magen“, „Pankreas“ und „Darm“).

Ein chemischer Abbau der Nahrung im Munde findet im allgemeinen nicht oder nur geringgradig statt. Da eiweiß- und fettspaltende Fermente im Speichel nicht enthalten sind, könnte nur eine Verzuckerung der Stärke durch das Ptyalin des Speichels in Frage kommen. Eine solche ist beim Menschen möglich, der gekochte Nahrung, die verkleisterte Stärke enthalten kann, aufnimmt und gut kaut (1 Bissen bis ½ Min.). Das Ptyalin zeichnet sich durch eine sehr kräftige Wirkung aus, so daß Kleister schon in einigen Sekunden verzuckert wird.

Bei den Pflanzenfressern, die rohe vegetabilische Nahrung zu sich nehmen, geht die Verzuckerung nicht so rasch vor sich. Selbst wenn sie wie das Pferd einen Bissen ¾ Minuten lang gekaut haben, ist darin noch kein Zucker gebildet worden, erst nach 1 bis 3 Minuten ist dies der Fall.

Bei fetthaltiger Nahrung wird die Emulsionierung des Fettes durch den Speichel eingeleitet.

6. Die Magenverdauung. Nachdem die Säure des Magensaftes durch C. Schmidt als Salzsäure erkannt und festgestellt worden war, daß die Speicheldiastase schon durch sehr geringe Salzsäurekonzentrationen unwirksam gemacht wird, nahm man an, daß eine Stärkeverdauung im Magen nicht stattfinden könne. Hierin wurde man noch durch die bis in die Neuzeit herrschende Lehre bestärkt, nach der durch die Magenbewegungen in Kürze eine vollständige Durchmischung des Mageninhalts zustande kommen sollte.

Es ist das Verdienst von Ellenberger durch eine Reihe mit seinem Mitarbeiter V. Hofmeister ausgeführter Untersuchungen an verschiedenen Tierarten die Irrigkeit dieser Anschauungen dargetan zu haben. Sie stellten fest, daß eine Durchmischung des Mageninhaltes durch die Magenbewegungen nicht stattfindet, daß im Magen eine recht beträchtliche Stärkeverdauung abläuft, und daß im Mageninhalt regionäre und zeitliche Verschiedenheiten bezüglich des Gehaltes an Verdauungsprodukten, Säure usw. und bezüglich der an verschiedenen Stellen ablaufenden Vorgänge bestehen.

Während in einem Teile des Mageninhaltes salzsaure Reaktion herrscht, ist die Reaktion in anderen Teilen neutral, in anderen alkalisch. Während hier schon Eiweißabbau stattfindet, fehlt dieser dort und es wird Stärke gespalten. In einem Teil des Inhaltes finden sich viele Verdauungsprodukte des Eiweißes, in anderen wenig, der Wassergehalt variiert usw. Dabei verschieben sich diese Verhältnisse während des Ablaufes der Verdauung fortwährend.

Schon hierdurch wird die Magenverdauung als ein außerordentlich verwickelter Vorgang gekennzeichnet, der offenbar in einer Anzahl verschiedener Einzelvorgänge besteht, die nach- oder nebeneinander und zum Teil in gegenseitiger Abhängigkeit voneinander verlaufen.

Es findet dabei eine völlige Durchtränkung der Nahrungsmittel mit Magensaft, eine Auflösung löslicher Bestandteile und eine Erweichung, Quellung, Auflösung unlöslicher Bestandteile und ein Abbau der Nährstoffe durch Speichel und Magensaft und ihre Fermente statt. Endlich können unter Umständen Fermente, die in den Nahrungsmitteln enthalten sind und Bakterien zur Mitwirkung gelangen. Es kommen somit für die Mitwirkung bei der Magenverdauung in Frage:

1. Pepsin und Salzsäure des Magensaftes (Eiweißverdauung).
2. Diastase und Maltase des Speichels (Kohlenhydratverdauung).

3. Lipase des Magensaftes (Fettverdauung).

Ferner unter besonderen Verhältnissen und bei gewissen Tierarten:

4. Nahrungsmittelfermente (Kohlenhydrat- und Eiweißverdauung).

5. Bakterien (Kohlenhydrat- und Eiweißspaltung).

Die Mitwirkung aller dieser Faktoren oder nur einiger, ist von der naturgemäßen Nahrung und auch vom anatomischen Bau des Magens und damit von der Tierart abhängig.

6a) Eiweißverdauung. Am einfachsten läuft die Eiweißverdauung im Magen des mit Fleisch gefütterten Carnivoren ab. Von allen Seiten ergießt sich aus den Magendrüsen Magensaft auf den den Magen erfüllenden Fleischballen und durchdringt diesen von der Peripherie her nach der Mitte vorschreitend. Sofort beginnt auch die Verdauung auf Grund der Wirkung von Pepsin und Salzsäure, denn schon wenige Minuten nach Beendigung der Nahrungsaufnahme beginnt der Magen Verdauungsprodukte (saure Flüssigkeitsschüsse), die Peptone gelöst enthalten, zu entleeren.

Infolge der zentripetalen Durchdringung des Mageninhalts mit Magensaft und infolge der Nichtdurchmischung des im kardiaseitigen Magenteil (Magenkörper) liegenden Inhaltes bestehen dauernd Unterschiede seiner Teile im Säuregrad und Gehalt an Verdauungsprodukten. Da außerdem die Fundusdrüsen kardiaseitig weniger zahlreich und kürzer, sowie ärmer an Belegzellen sind, während, sie an der Grenze zur Pylorusdrüsenzone, also im pylorusseitigen Teil der Fundusdrüsenzone, mächtig entwickelt sind, so wird kardiaseitig ein an Salzsäure und Pepsin ärmerer Magensaft gebildet, während kurz vor dem Uebergang der Fundus- in die Pylorusdrüsenzone alle Bedingungen gegeben sind, einen stark wirksamen, Eiweiß rasch verdauenden Saft zu liefern. Deshalb ist auch die Säurekonzentration kardiaseitig geringer als pylorusseitig.

Außerdem bestehen während der Fleischverdauung noch weitere regionäre Verschiedenheiten zwischen dem Inhalte des kardiaseitigen mit Fundusdrüsenschleimhaut ausgekleideten Teiles des Magens und des pylorusseitigen Teils, die (vgl. den Artikel „Magen") verschiedene mechanische Funktionen verrichten. Diese Verschiedenheiten treten besonders deutlich beim Hunde zutage (Zunz). Es bestehen bei Fleischfütterung die Verdauungsprodukte im fundalen Teil des Magens in überwiegender Menge aus Albumosen, denen eine geringe Menge Pepton gegenüber steht, während im pylorischen Teil die Menge der Peptone die der Albumosen übersteigt. Dies läßt sich zum Teil auch dadurch erklären, daß die bei der Verdauung von der Oberfläche des Inhaltes her gebildeten Verdauungsprodukte durch die Wellenbewegung des Magens zum Pylorus befördert werden.

Diese Verhältnisse sind nun abhängig von der Zusammensetzung der Nahrung und auch der Tierart. Die geschilderten regelmäßigen Unterschiede im Gehalt an Albumosen und Peptonen in den beiden durch ihre verschiedene mechanische Funktion gekennzeichneten Abschnitten des Magens sind z. B. schon bei der Katze (Zunz) und beim mit Fleisch gefütterten Schwein (Scheunert und Lötsch) nicht zu finden. Ebenso verwischen sie sich sofort, wenn Fleisch mit kohlenhydrathaltiger Nahrung, z. B. Brot, gemischt verabreicht wird (Zunz).

Auch beim Menschen, der ja normaliter gemischte Kost genießt, werden prägnante Unterschiede bezüglich der Verteilung der Eiweißverdauungsprodukte im Magen nicht bestehen, wenngleich im übrigen durchaus dieselben Unterschiede im Säuregehalt und die gleiche Art und Weise der Durchdringung des Mageninhaltes mit Magensaft angenommen werden muß.

Der Säuregehalt des menschlichen Mageninhalts beträgt normaliter nicht mehr als 0,1 bis 0,2 %. Er wird durch HCl veranlaßt, die nicht als freie Salzsäure vorhanden, sondern an Eiweiß gebunden ist. Im gesunden Magen des Menschen sind keine oder nur Spuren anderer durch Gärung entstehender Säuren vorhanden. Ein Eiweißabbau durch Bakterien findet darin nicht statt.

Bei den Tieren, die rohe pflanzliche Nahrung genießen, treten bei der Eiweißverdauung noch zwei weitere Faktoren auf, die Nahrungsmittelfermente und die Bakterien. In den meisten pflanzlichen Futtermitteln sind proteolytische Fermente vorhanden. die meist bei alkalischer, teilweise aber auch bei saurer Reaktion das Eiweiß des betreffenden Futtermittels zu spalten vermögen (Ellenberger, Scheunert und Grimmer, Aron). Eine Mitwirkung dieser Fermente bei der Eiweißspaltung im Magen der Herbivoren kann nicht geleugnet werden. Die nur bei alkalischer Reaktion wirkenden Fermente werden allerdings durch die Magensäure und die bei den Herbivoren entstehenden Gärungssäuren in ihrer Wirkung gehindert werden. Doch ist dabei daran zu denken, daß die Durchdringung mit Magensaft, die von der Oberfläche her erfolgt, ja stets eine längere Zeit erfordert und beim Herbivoren besonders deshalb längere Zeit in Anspruch nimmt, weil die bei diesen Tieren sehr großen und durch relativ hohen Alkaligehalt ausgezeichneten Speichelmengen, die zur Einspeichelung verwendet werden, erst neutralisiert werden müssen. Auch ist bei den Herbivoren das Lumen des Magens ein großes und meist hat dieser Regionen oder Abteilungen, die nicht mit Magensaft produzierender Drüsenschleimhaut ausgekleidet sind. Es verstreichen also bei ihnen meist mehrere Stunden bis überall saure Reaktion eingetreten ist.

Alle diese Umstände haben zur Folge, daß erst lange Zeit nach der Nahrungsaufnahme überall im Magen Salzsäure anzutreffen ist. Würde also die Salzsäure des Magensaftes

allein der Entwicklung eiweißspaltender Bakterien entgegenwirken, so würde diesen nach jeder Nahrungsaufnahme reichlich Zeit zur Entfaltung ihrer Tätigkeit zur Verfügung stehen und die Folge würde sein, daß eine lebhafte Eiweißfäulnis sich entwickelte. Dies ist aber nicht der Fall, da im Magen im Gefolge der weiter unten zu erörternden Kohlenhydratverdauung eine sehr lebhafte, mit Säurebildung einhergehende Kohlenhydrat- speziell Milchsäuregärung einsetzt. Diese führt zu einer raschen Durchsäuerung des gesamten Mageninhaltes mit organischen Säuren und tritt so der Entwicklung der an alkalische Nährmedien gebundenen Eiweißvergärung entgegen. Aus diesen Gründen kommen die proteolytischen Bakterien auch im Mageninhalte der Pflanzenfresser und der rohe Pflanzennahrung aufnehmenden Omnivoren nur im beschränkten Maße zur Tätigkeit. Immerhin aber findet doch bakterieller Eiweißzerfall statt und der Abbau des Eiweißes im Magen wird dadurch unterstützt. Es gelang uns auch tatsächlich stets aus Mageninhalt des Pferdes zahlreiche Stämme eiweißspaltender Bakterien zu züchten. Unter ihnen fanden sich auch typische Fäulniserreger, wie auch ein Eiweißfäulnisprodukt, Phenol, schon früher von Tappeiner aus Pferdemageninhalt gewonnen worden ist. Die Fäulniserreger sind besonders in jenem Teil des Mageninhaltes zu finden, der nicht von den Magensaft produzierenden Drüsenportionen der Magenschleimhaut umschlossen ist.

Sicher darf die Mitwirkung sowohl der Bakterien als der Nahrungsmittelfermente bei der Proteolyse nicht überschätzt werden, ebenso falsch wäre es aber, ihre Mitwirkung bei der Eiweißspaltung zu leugnen. Von größerer Bedeutung ist ihre Wirkung, besonders die der Bakterien, in den Vormägen der Tiere mit mehrhöhligem Magen (Wiederkäuer), deren Rolle bei der Verdauung weiter unten erörtert werden soll.

6b) Kohlenhydratverdauung. Die Verdauung der Kohlenhydrate der Nahrung wird im Magen in erster Linie durch die Speicheldiastase bewirkt, die daselbst erst ihre Wirkung in voller Ausdehnung entfalten kann. Da die infolge der Magensaftabsonderung den Inhalt durchdringende Säure die Ptyalinwirkung schädigt und sie bei genügender Konzentration aufhebt, ist die Amylolyse sofort nach der Mahlzeit am bedeutendsten und nimmt mit der fortschreitenden Durchsäuerung ab. Dabei ist daran zu erinnern, daß gerade an den Stellen des Mageninhaltes, an denen die HCl eindringt und neue, noch durch den Speichel alkalisch reagierende Inhaltsteile neutralisiert, die Amylolyse besonders lebhaft verlaufen wird. Es entstehen bei der Neutralisation Chloride und diese befördern die Wirkung des Ptyalins außerordentlich (vgl. den Artikel „Speichel"). Tritt dann saure Reaktion und damit Eiweißspaltung ein, so wirken auch die dabei entstehenden Produkte, die auch HCl bilden, schützend auf die Ptyalinwirkung ein, so daß also Amylolyse neben Proteolyse längere Zeit bestehen kann, ehe die Salzsäurekonzentration die vernichtende Höhe erreicht.

Für die Stärkeverdauung im Magen des Menschen kommt unter gewöhnlichen Verhältnissen nur die Speicheldiastase in Frage. Allerdings ist daran zu erinnern, daß im Gefolge der Stärkespaltung durch mit der Nahrung aus ihr, der Luft und der Mundhöhle stammende, in den Magen gelangende Bakterien Gärungen auftreten können. In erster Linie ist dabei an Milchsäuregärung zu denken. Im menschlichen Magen sollen unter normalen Verhältnissen die bakteriellen Vorgänge nur sehr gering sein. Die meisten Bakterien werden durch die Salzsäure des Magensaftes an ihrer Vermehrung und Wirkung gehindert und die bei saurer Reaktion lebensfähigen Bakterien besitzen keine Bedeutung für die Verdauung. Da der Mensch gewöhnlich eine bei der Zubereitung stark erhitzte Nahrung zu sich nimmt, ist die Aufnahme von Bakterien, die die Nahrung enthält, vielfach ausgeschlossen. Dies gilt auch aus gleichem Grunde für die diastatischen Nahrungsmittelfermente. Nach Genuß roher Nahrung muß aber solchen Fermenten und auch bakteriellen Vorgängen eine größere Bedeutung zugesprochen werden.

Im Magen der Fleischfresser findet eine fermentative Spaltung von Kohlenhydraten, die man ihnen mit der Nahrung verabreicht, nicht oder nur in verschwindendem Umfange statt, da ihr Speichel kein oder nur verschwindend wenig Ptyalin enthält. Sofern man aber den Tieren fermenthaltige Nahrung (z. B. rohe Vegetabilien) verabreicht, laufen dieselben Vorgänge wie oben geschildert ab. Ferner kann, z. B. bei Hunden, durch den hohen Säuregehalt des Magensaftes eine Säurehydrolyse der Stärke zustande kommen.

Bei den rohe vegetabilische Nahrung genießenden Pflanzenfressern (z. B. Einhufern) und Omnivoren (z. B. Schwein), ist es ebenfalls die Speicheldiastase, die die Stärkespaltung bewirkt. Bei ihnen sind die diastatischen Nahrungsmittelfermente als wichtige Hilfsmittel bei der Stärkeverdauung zu nennen. Ferner spielen bei ihnen bakterielle Gärungen, die sich in erster Linie auf die Vergärung des gebildeten Zuckers zu Milchsäure erstrecken, eine wichtige Rolle. Infolge dieser sehr bald beginnenden Gärungen tritt auch saure Reaktion des Inhaltes durch Milchsäure an den Stellen, an denen Amylolyse herrscht, ein. Durch die Milchsäure wird nun die Speicheldiastase in ihrer Wirkung durchaus nicht so beeinträchtigt wie durch die Salzsäure, erst eine ca. 10mal stärkere Milchsäurekonzentration verhindert die Wirkung. Infolgedessen läuft die Amylolyse neben der Milchsäuregärung ab. Andere Gärungen treten zurück.

Es sei noch hervorgehoben, daß Zellulose im Magen nicht verdaut und auch durch Bakterien in nachweisbarer Menge nicht zerlegt wird.

6c) Periodenverlauf der Magenverdauung. Das Zusammenwirken der ge-

schilderten Vorgänge der Kohlenhydrat- und Eiweißverdauung führt zu einem Ablauf der Magenverdauung, den man als periodisch bezeichnen kann. Allerdings sind die Perioden, in deren einer vorwiegend Kohlenhydrate, in einer anderen Eiweiß verdaut wird, nicht scharf zeitlich getrennt, sondern gehen langsam ineinander über.

Während der Nahrungsaufnahme füllt sich der leere Magen mit an Speichel reichen alkalisch reagierenden Bissen an. Ueberall an allen Stellen des Inhalts bauen die Speichelfermente Stärke zu Zucker ab. Eiweiß wird noch nicht gespalten. Die Magenverdauung beginnt also mit einer rein amylolytischen Periode. Diese ist nur von kurzer Dauer, denn wenige Minuten nach Beginn der Nahrungsaufnahme setzt eine lebhafte Sekretion von Magensaft ein. Wird auch dessen Säure zunächst durch den Speichel neutralisiert, so tritt doch bald nach Beendigung der Mahlzeit in dem oberflächlichen, der Fundusdrüsenschleimhaut anliegenden Schichten salzsaure Reaktion und damit Proteolyse ein. Damit beginnt die 2. Periode, die gemischt amylolytisch-proteolytische Periode. Sie ist zunächst vorherrschend amylolytisch. Die Proteolyse schreitet mit dem Vordringen des Magensaftes in das Innere des Mageninhaltes fort. Sie wird bei den Pflanzenfressern durch die die Amylolyse kaum beeinträchtigende Gärungsmilchsäure unterstützt. Mit dem immer weiteren Platzgreifen einer die Ptyalinwirkung hemmenden und schließlich verhindernden Salzsäurekonzentration wird die Amylolyse immer mehr zurückgedrängt. Zunächst führt dies zu einem Vorherrschen der Proteolyse, schließlich bei fortgeschrittener Verdauung geht die gemischt proteolytisch-amylolytische Periode in eine rein proteolytische Periode über, in der überall im Magen nur Eiweiß verdaut wird.

Bei den omnivoren und herbivoren Tieren mit einhöhligem Magen, wird dieser Periodenablauf durch die oben erörterte Mitwirkung von Nahrungsmittelfermenten und Bakterien noch verwickelter, vor allem dann, wenn der Magen außer mit Fundus- und Pylorusdrüsenschleimhaut auch noch mit Schleimhautregionen ausgekleidet ist, die kein saures pepsinhaltiges Sekret liefern (z. B. Cardiadrüsenregion des Schweines).

Für die Dauer der einzelnen Perioden beim Menschen besitzen wir keine Anhaltspunkte. Menge und Beschaffenheit der Nahrung und der Verlauf der Magensaftsekretion sind dafür von entscheidender Bedeutung. Bei den verschiedenen Tierarten ist die Dauer ebenfalls verschieden. Sicher ist die rein amylolytische Periode nur sehr kurz und sicher tritt auch der Zeitpunkt, in dem im ganzen Magen nur Eiweiß verdaut wird, erst spät ein. Die gemischt amylolytisch-proteolytische Periode mit ihren Abstufungen herrscht also während der Magenverdauung am längsten. Bei Herbivoren (Pferd) kommt es bei normaler Fütterung zu keiner rein proteolytischen Periode, und da bei den Mahlzeiten der Magen stets noch Inhalt enthält, auch zu keiner rein amylolytischen Periode.

6d) Fettverdauung. Die Fettverdauung im Magen ist nur unbedeutend, sie erfolgt durch die Magenlipase, die nur auf fein emulgierte Fette zu wirken vermag und höchstens 25 bis 30% der eingeführten Fette spaltet (Volhard, London u. Mitarbeiter). Von größerer Bedeutung kann die Fettverdauung im Magen nur bei dem gleich zu erörternden Rücktritt von Duodenalinhalt werden.

6e) Rücktritt von Pankreassaft in den Magen. Der Rücktritt von sich in den Dünndarm ergießenden Säften, in erster Linie Pankreassaft, in den Magen kann unter Umständen von großer Bedeutung für die Magenverdauung werden, indem dadurch im Magen oder wenigstens einem Teil desselben eine Darmverdauung bewirkt wird. Nach Boldyreff, dem die Erforschung dieser Verhältnisse zu danken ist, findet ein solcher Rücktritt unter gewissen Bedingungen statt. In erster Linie wird er durch reichlichen Fettgehalt der Nahrung veranlaßt. In diesen Fällen wird durch Galle, Pankreassaft und Darmsaft die Magenverdauung, soweit diese Säfte den Inhalt genügend durchdringen, unterbrochen, und die Fermente der genannten Säfte gelangen zur Wirkung. Eine weitere Bedeutung kommt diesem Rückfluß alkalischer Säfte für die Herabsetzung einer zu großen Azidität des Mageninhaltes zu.

6f) Produkte und Ausgiebigkeit der Magenverdauung. Als Produkt der Eiweißverdauung finden sich Albumosen und Peptone. In den Entleerungen des Magens, die auch geringe Mengen ungespaltenen Eiweißes enthalten, überwiegen die Peptone. Bei der Kohlenhydratverdauung finden sich neben unverdauter Stärke als Verdauungsprodukte Dextrine und Zucker, bei fettreicher Nahrung findet man in geringen Mengen Fettsäuren.

Die Menge dieser Produkte, die Schnelligkeit der Verdauung, ihre Ausgiebigkeit und Dauer, sowie die Entleerung der einzelnen Nahrungsbestandteile und Verdauungsprodukte ist sehr verschieden und von mannigfachen Verhältnissen abhängig. Bei diesen spielt die Menge, Art und Zusammensetzung der Nahrung infolge der dadurch bewirkten Beeinflussung der sekretorischen und mechanischen Funktionen des Magens eine wichtige Rolle. Ferner sind natürlich Tierart und Individualität von großem Einfluß, aber auch den allgemeinen Zustand in dem sich das Individuum befindet (Ruhe, Arbeit, Freude, Schmerz, Angst usw.) ist große Bedeutung beizumessen.

Es liegen über diese Verhältnisse eingehende und zahlreiche Arbeiten bei verschiedenen Tierarten unter anderen von Ellenberger und Hofmeister (Pferd, Schwein, Hund), Scheunert (Pferd), Zunz (Hund, Katze), Tobler (Hund) und London und seinen Mitarbeitern vor. London hat an zahlreichen Fistelhunden, die zum Teil mehrere Fisteln trugen (Polyfistelhunde), die Fragen der Ausgiebigkeit der Magenverdauung, der Dauer, der Entleerung usw. unter den verschiedensten Verhältnissen und

Bedingungen studiert. Auf diese Arbeiten sei hier besonders verwiesen.

6g) Bedeutung von Vormägen. Wie im Artikel „Magen" auseinandergesetzt worden ist, besitzen einige Tiere Vormägen genannte, vor den eigentlichen Drüsenmagen geschaltete Säcke, die mit drüsenfreier kutaner Schleimhaut ausgekleidet sind. Außer anderen gehören zu diesen Tieren, die als Nutztiere wichtigen Wiederkäuer, deshalb sei kurz auf die Bedeutung dieser Vormägen für den Chemismus der Verdauung eingegangen. Von den 3 Vormägen der Wiederkäuer kommen dafür nur der erste und zweite (Pansen und Haube) in Frage, da der dritte, der Psalter (Buchmagen) mechanische Funktionen zu erfüllen hat. In Psalter und Haube laufen die gleichen Vorgänge ab.

Da in die Vormägen, in die die Nahrung nach dem Abschlucken zunächst gelangt, kein Magensaft ergossen wird, kann in ihnen eine Eiweißverdauung wie im eigentlichen Magen, nicht ablaufen. Zur Wirkung gelangen in ihnen nur die Speichelfermente (Ptyalin, Maltase) und diastatische und proteolytische Nahrungsfermente. Vor allem ist aber der Vormagen der Ort der Arbeit von Bakterien, von denen sich eine sehr artenreiche Flora darin vorfindet.

α) Die Kohlenhydrate der Nahrung werden durch die Speicheldiastase und Nahrungsmittelfermente zu Zucker abgebaut, der in den Vormägen stets zu finden ist. Da der Zucker in den mit kutaner Schleimhaut ausgekleideten Vormägen nicht resorbiert werden kann, verfällt er zum Teil sofort der Gärung, zum Teil gelangt er beim Wiederkauakt oder auch direkt in den dritten und vierten Magen und wird so den Bakterien entzogen.

Die Gärungsvorgänge laufen äußerst lebhaft in den beiden ersten Vormägen ab, wobei eine so lebhafte Gasentwickelung stattfindet, daß die Tiere zu beständiger Entleerung der Gase durch Aufstoßen genötigt sind. Unter den Kohlenhydratvergärern findet sich in größter Verbreitung das Bact. Güntheri (Bakt. latis acidi Leichmann). Neben der Milchsäuregärung laufen aber auch noch andere Gärungen ab, vor allem Zellulosegärung, die nach Tappeiner zu denselben Produkten führt, wie sie bei der Zellulosevergärung im Enddarm s. S. 240 gefunden werden.

Die Gase der Vormägen bestehen in der Hauptsache aus Methan und Kohlensäure, von denen meist Kohlensäure und nur unter besonderen Verhältnissen das Methan überwiegt. Daneben findet sich stets Wasserstoff, sowie aus der Luft und dem Blut (Markoff) stammender Stickstoff, ferner auch manchmal geringe Mengen von Sauerstoff und Schwefelwasserstoff.

β) Eiweißverdauung wird zunächst durch Nahrungsmittelfermente bewirkt, da proteolytische Fermente enthaltende Verdauungssekrete nicht in die Vormägen gelangen. Ferner findet eine bakterielle Eiweißzersetzung statt, Albumosen, Peptone sind im Panseninhalte stets nachweisbar, ebenso kann man daraus die typischen Produkte der Eiweißfäulnis isolieren (Phenole, Indol, Skatol) Tappeiner.

γ) Fette können lediglich durch Bakterien gespalten werden, da fettspaltende Fermente in die Vormägen nicht gelangen.

δ) Infusorien der Vormägen. Eine gewisse Bedeutung muß auch den in den Vormägen massenhaft vorkommenden Infusorien zugeschrieben werden, wenngleich dieselbe noch nicht klar erkannt ist. Bisher sind 19 verschiedene Arten der Familien Ophryoscolex, Diplodinium, Entodinium, Isotricha, Dasytricha und Bütschlia geschrieben worden. Die Infusorien leben von dem Inhalte des Vormagens (nach Eberlein verdauen sie auch Zellulose), bilden daraus ihre Leibessubstanz und gelangen mit den anderen Inhaltsbestandteilen in den vierten Magen. Da ihre Leibessubstanz aus verdaulichen Substanzen (Protein, Glykogen usw.) besteht, verfallen sie dort der Wirkung der Verdauungssäfte. Ihre Leibessubstanz wird auf diese Weise für das Wirtstier nutzbar gemacht. Außerdem leisten die Milliarden dieser Lebewesen eine nicht ganz unbeträchtliche mechanische Arbeit, indem sie den Inhalt beständig durcheilen und somit auch die Mazeration desselben befördern können. Ist ihnen somit ein gewisser Nutzen nicht abzusprechen, so kann auch von einem Schaden ihrerseits nicht die Rede sein. Sie sind regelmäßige Bewohner des Vormageninhalts aller bisher darauf untersuchten Wiederkäuerarten und bedingen keinerlei Schädigung des Wirtstieres.

7. Verdauungsvorgänge im Darmkanal.

7a) Dünndarm. Die schußweise aus dem Magen in den Dünndarm entleerten Verdauungsprodukte veranlassen eine Sekretion von Pankreassaft, Galle und Darmsaft, vermengen sich mit diesen und unterliegen den Vorgängen der Darmverdauung. Diese erstreckt sich auf sämtliche Nährstoffe und die daraus bei der Magenverdauung entstandenen Produkte. Infolge der gemeinsamen Wirkung zahlreicher geeigneter Fermente ist im Dünndarm die Zertrümmerung der Nährstoffe bis zu ihren einfachsten hydrolytischen Spaltprodukten ermöglicht. Der Dünndarm ist also der Ort, in dem aus der Nahrung das Material hergestellt wird, welches, wie eingangs erwähnt, nicht mehr körper- und zellfremd ist und deshalb zur weiteren Ver-

arbeitung seitens der Körperzellen dienen kann. Der Dünndarm ist also der für die Verdauung wichtigste Abschnitt des Verdauungsschlauches. Seine Bedeutung für die Ernährung wird noch dadurch erhöht, daß er gleichzeitig das wichtigste Resorptionsorgan ist. Es ist deshalb auch nicht möglich, den Dünndarm total zu entfernen, er ist lebenswichtig. Wenngleich weitgehende Darmresektionen (bei Hunden bis $^7/_{10}$) ertragen werden, muß doch stets ein Teil erhalten bleiben; für den entfernten Teil tritt der Enddarm vertretungsweise ein.

Sehr große Unregelmäßigkeit zeigen die Reaktionsverhältnisse. Sie sind von vielen verschiedenen Ursachen (Nahrung, Individualität usw.) abhängig. Der aus dem Magen stammende saure Inhalt wird von Pankreassaft, Galle und Darmsaft neutralisiert. Hierauf beruht, wie im Kapitel „Magen" auseinandergesetzt ist, die Regulation der Magenentleerungen. Es muß aber betont werden, daß auch saure Reaktion des Darminhaltes lange Zeit bestehen kann, wie dies bei den Pflanzenfressern der Fall ist. Allerdings ist die Ursache dieser sauren Reaktion nicht in Salzsäure, sondern in Gärungssäuren zu erblicken.

Besondere Verhältnisse herrschen bei den Tieren, bei denen, wie bei den Wiederkäuern, die Mündung des Gallen- und Pankreasganges weit vom Pylorus entfernt liegen. In diesem Anfangsstück des Dünndarmes, das Duodenaldrüsen enthält, setzen sich wahrscheinlich die Vorgänge der Magenverdauung fort. Beim Menschen und den Fleischfressern, sowie dem Schwein, ist hingegen dieser Darmteil sehr kurz.

Die einzelnen im Dünndarm nebeneinander ablaufenden Vorgänge in ihrer Gesamtheit zu überblicken, ist kaum möglich. Pankreassaft, Darmsaft und Galle wirken gleichzeitig und beeinflussen bzw. begünstigen sich in ihren Wirkungen gegenseitig. Außerdem kommt eine Verhinderung oder Fortdauer gewisser Vorgänge der Magenverdauung in Frage. Auch bakterielle Prozesse spielen eine Rolle. Bezüglich der Fermente der genannten Verdauungssäfte und ihrer sonstigen Wirkungen sei auf die betreffenden Kapitel dieses Handwörterbuchs verwiesen.

α) Eiweißverdauung. Man nahm bis vor kurzem an, daß die Eiweißverdauung im Dünndarm nur durch die Fermente des Pankreas- und Darmsaftes bewirkt werde, eine Pepsinwirkung aber nicht in Frage komme. Dies gründete sich darauf, daß bei Vermischung der Magenentleerung mit den Darmsäften eine Neutralisation der zur Pepsinwirkung nötigen Salzsäure und ferner speziell bei der Vermischung mit Galle Gallenmucin und cholathaltige Niederschläge auftreten, die das Pepsin mit sich niederreißen und dadurch außer Wirkung setzen sollten. Bei einer Wiederauflösung dieser Niederschläge in den alkalischen Darmsäften sollte das Pepsin schon wegen der alkalischen Reaktion nicht mehr zur Wirkung gelangen. Die Folgerung der totalen Vernichtung der Pepsinwirkung im Dünndarm kann nach Abderhaldens neuen Befunden nicht mehr aufrecht erhalten werden, da es gelang, wirksames Pepsin mit der Elastinmethode im Darminhalte nachzuweisen (vgl. Bd. VI, S. 545). Dieses Pepsin ist von den Eiweißkörpern im Magen absorbiert worden und kann, wie Abderhalden zeigte, in diesem Zustande auch in alkalischem Medium einen Eiweißabbau bewerkstelligen. Diese Befunde sind von großer Bedeutung, da sie uns immer mehr das Verständnis der außerordentlich raschen und vollständigen Eiweißverdauung im Darm erschließen.

Die im Darm wirksamen proteolytischen Fermente Trypsin und Erepsin greifen, wie an anderer Stelle (vgl. die Artikel „Pankreas" und „Darm") ausführlich auseinandergesetzt worden ist, gerade die durch den Magensaft verdauten Eiweißkörper besonders leicht und rasch an. Es ist für ihre Wirksamkeit von Wichtigkeit, daß sie in Gegenwart von Galle auch bei schwach saurer Reaktion zu wirken vermögen und die Galle überhaupt ihre Wirkung begünstigt. Es sind also im Darm die günstigsten Bedingungen für die Wirkung der proteolytischen Verdauungsfermente geschaffen. Dank dieser bewirken Trypsin und Erepsin eine energische Spaltung, die bis zu Aminosäuren führt. Da das Erepsin auch das dem Trypsin widerstehende hochmolekulare Polypeptidgemisch zu spalten vermag, ist auch eine völlige Aufspaltung gewährleistet.

Eine Aufspaltung erfahren auch die Nukleinsäuren, jene wichtigen Bestandteile der Nukleoproteide, deren Eiweißkomponente zum Teil schon im Magen, völlig aber im Darm abgespalten und wie die anderen Eiweißkörper verdaut wird. Die gegenüber der Magenverdauung resistenten Nukleinsäuren werden im Darm und zwar durch die Fermente des Darmsaftes bis zu Nukleosiden aufgespalten (London, Schittenhelm und Wiener). Die völlige Zerlegung in ihre einfachsten Spaltprodukte erfolgt wohl intrazellulär durch die Nukleasen.

β) Kohlenhydratverdauung. Die Verdauung der in den Magenentleerungen enthaltenen Stärke und Dextrine wird in erster Linie durch die Pankreasdiastase bewirkt. Diese steht wie Bd. VII S. 485 auseinandergesetzt ist, in ihrer Wirksamkeit der Speicheldiastase in keiner Weise nach. Unterstützend wirkt die schwache Diastase des Darmsaftes und bei Tieren, die eine solche besitzen, die Diastase der Galle. Die Galle steigert an und für sich die Wirkung der Pankreasdiastase.

Für den Abbau der Disaccharide, Maltose und Rohrzucker, von denen die erste als Produkt der Diastasewirkung, der letztere als wichtiges Nahrungsmittel in Frage kommt, sind spezifische Fermente im Darm- und Pankreassaft vorhanden, Maltase und Invertase. Somit ist auch für die Kohlenhydrate die vollständige Aufspaltung zu Monosacchariden gewährleistet. Von Wichtigkeit ist ferner, daß nach Verabreichung von Milchzucker auch ein milchzuckerspaltendes Ferment Lactase im Darmsaft auftritt, so daß auch dieses Disaccharid völlig abgebaut werden kann.

γ) Fettverdauung. Für die Fette ist der Dünndarm der Hauptort der Verdauung. In erster Linie ist daran die Lipase des Pankreassaftes, das Steapsin, beteiligt. Unterstützend wirkt die Lipase des Darmsaftes. Von großer Bedeutung für die Fettverdauung ist ferner die Galle, die die Wirksamkeit des Steapsins befördert und für die Emulsionierung der Fette höchst wichtig ist. Verhindert man auf operativem Wege ihren Erguß in den Darm, so wird die Fettverdauung außerordentlich geschädigt und herabgedrückt.

Früher glaubte man auf Grund dieser und anderer Beobachtungen folgern zu müssen, daß die Emulsionierung der Fette auf für die Resorption von Wichtigkeit sei und nahm eine direkte Resorption der feinen Fetttröpfchen an. Nach neueren Forschungen ist diese Anschauung irrig, die Emulsionierung ist nur insofern von Wichtigkeit, als durch sie den Lipasen die größte Oberfläche für ihre Wirkung geboten wird. Zur Resorption müssen aber die Fette zunächst ebenso wie die anderen Nährstoffe in Glyzerin und Fettsäuren zerlegt werden.

δ) Bakterielle Vorgänge. Im Dünndarm laufen außer den durch Verdauungssekrete bewirkten Verdauungsvorgängen auch bakterielle Vorgänge ab, die aber infolge der Bakterienarmut des Dünndarmes nicht sehr bedeutend sind. Es bestehen auch hier Unterschiede nach der Tierart, indem die bakteriellen Vorgänge beim Fleischfresser sehr gering, beim Pflanzenfresser hingegen ausgedehnter sind. Auch im menschlichen Dünndarm besitzen sie keine sehr große Bedeutung.

Sie erstrecken sich beim Menschen lediglich auf Kohlenhydratgärungen, in deren Gefolge niedere Fettsäuren sowie CO_2 und CH_4 entstehen und werden in erster Linie durch zur Gruppe des Bact. coli gehörige Arten sowie von Milchsäurebakterien veranlaßt. Beim Pflanzenfresser sind es ebenfalls die Kohlenhydrate, die der Tätigkeit der Bakterien verfallen, wobei ebenfalls in der Hauptsache Milchsäure entsteht, während Alkohol-Essigsäure- und Buttersäuregärung keinen großen Umfang annehmen. Beim Pflanzenfresser findet auch im Ileum eine geringe Zellulosegärung statt, die beim Menschen im Dünndarm nicht zustande kommt.

Bakterielle Eiweißspaltung findet im Dünndarm des Menschen und der Fleischfresser nicht statt, wohl aber finden sich im Darmkanal der Pflanzenfresser eiweißspaltende Bakterienarten. Sie gelangen nur im Endabschnitt des Dünndarmes, der normaliter alkalisch reagierenden Inhalt enthält, zu größerer Tätigkeit, man kann daselbst auch eine geringgradige Eiweißfäulnis feststellen.

ε) Ausgiebigkeit der Dünndarmverdauung. Die Ausnutzung der Nahrung im Dünndarm des Menschen ist eine nahezu vollständige, sofern nicht schwerverdauliche pflanzliche Nahrung gereicht wird. Auch genügen die im Dünndarm verdauten und aufgesaugten Nährstoffmengen durchaus zur Deckung des Bedarfes wie Beobachtungen an Menschen beweisen, die unter Ausschaltung des Dickdarmes jahrelang bei voller Arbeitskraft lebten. Von den Nährstoffen gelangt Fett nur dann in nennenswerten Mengen in den Enddarm, wenn es in sehr reichlichen Mengen genossen wird. Auch Eiweiß und Kohlenhydrate werden, wenn sie in Form zubereiteter Kost genossen werden, fast vollständig verdaut, nur die Zellulose bleibt unverändert. Sobald die Nahrung aber wie beim Pflanzenfresser schwerer verdaulich und vor allem zellulosereich ist, treten viel größere Quantitäten unverdauter Nährstoffe in den Dickdarm über, da sie durch die unverdaulichen Zellulosehüllen vor dem Angriff der Verdauungsfermente geschützt werden.

Dünndarminhalt. Der stets sehr wasserreiche Dünndarminhalt enthält neben unverdauten Bestandteilen alle Abbauprodukte der Nährstoffe, die bei der Verdauung entstehen, nebeneinander. Meist überwiegen unter ihnen die tieferen Abbauprodukte. Ferner enthält er die Produkte der Kohlenhydratgärung, nicht aber die der Eiweißfäulnis und riecht deshalb auch nicht fäkal.

7b) Vorgänge im Enddarm. In den Enddarm gelangen die nichtverdauten oder nicht aufgesaugten Nährstoffe und die aus ihnen im Dünndarm entstandenen Produkte, ferner die von Verdauungssäften herstammenden Bestandteile des Dünndarminhaltes und mit diesen wirksame Fermente und endlich Bakterien.

Da die Quantität der den Dünndarm verlassenden unverdauten Nährstoffe sehr abhängig von der naturgemäßen Nahrung ist, ist auch die Rolle, die der Enddarm für die Verdauung spielt, eine sehr verschiedene und in erster Linie auch von der Tierart abhängig.

Beim Menschen und Fleischfresser ist die Rolle des Dickdarmes als Verdauungs- und Aufsaugungsorgan nur gering, beim Pflanzenfresser hingegen erheblicher. Da bei roher zellulosehaltiger Nahrung ca.

25% aller Nährstoffe unverdaut in den Dickdarm eintreten, müssen daselbst noch wichtige Verdauungsvorgänge ablaufen. Diese erstrecken sich auch auf die Zellulose selbst.

Beim Menschen und Fleischfresser hat der Dickdarm in erster Linie die Aufgabe, den Dünndarminhalt einzudicken und die Bildung und Formung des Kotes zu bewirken. Beim Menschen kommt ferner eine Zelluloseverdauung in Frage.

Die Bedeutung des Dickdarms zeigen auch Versuche über die Ausschaltung desselben. Beim Hund und Menschen tritt danach keine erhebliche Störung der Verdauung und Ausnutzung der Nahrung ein, nur das Eiweiß wird etwas weniger als sonst ausgenutzt. Auch beim Pflanzenfresser sind, ohne Gesundheitsstörungen im Gefolge zu haben, Teile (Caecum beim Kaninchen) des bei ihm sehr großen und geräumigen Enddarmes ausgeschaltet worden. Es wurden dann Rohfaser und Pentosane schlechter verdaut (Zuntz und Ustjanzew).

Die mit dem Dünndarminhalt in den Enddarm entleerten Fermente (Trypsin, Erepsin, Diastase, Lipase usw.) bewirken in den proximalen Abschnitten des Enddarmes (Caecum und Anfangsteil des Colons), dessen noch reichlich wasserhaltiger Inhalt alkalisch reagiert, eine Nachverdauung, bei der die Dünndarmverdauung fortgesetzt wird. Auch Bakterien beteiligen sich an der Verarbeitung des Inhaltes und bewirken die Zellulosespaltung. Fermente des Dickdarmsekretes kommen hingegen kaum in Frage, da sie höchstens in minimaler Wirksamkeit vorhanden sind (vgl. Bd. II S. 875).

Der Aufenthalt in den einzelnen Abschnitten des Enddarmes ist nach der Tierart von verschieden langer Dauer. Beim Menschen beträgt sie nach Beobachtungen mit der Röntgenmethode für jeden der drei Abschnitte des Colons etwa 2 Stunden, beim Pferde für das Caecum allein bis zu 3 Tagen. Im Anfangsteil des Enddarmes, den man schon infolge seiner mechanischen Funktion (Bd. II S. 882) eine Sonderstellung einräumen muß, unterliegt der Inhalt einer innigen Durchmischung. Hierbei laufen die erwähnten Vorgänge ab, deren Produkte man im Inhalt nachweisen kann. Nach dem Weitertransport in die distalen Teile des Enddarmes wird die bis dahin alkalische Reaktion infolge der bakteriellen Gärungen neutral oder sauer. Die Verdauungsvorgänge verschwinden immer mehr und auch die bakteriellen Vorgänge nehmen ab. Gleichzeitig findet unter Wasserresorption und Aufsaugung der gebildeten Produkte eine Eindickung des Inhaltes statt, der immer mehr kotartige Beschaffenheit annimmt. An der Kotbildung beteiligt sich die Enddarmschleimhaut durch Lieferung von Exkreten.

α) Bakterielle Vorgänge. Während im Magen und Dünndarm die bakteriellen Vorgänge (mit Ausnahme der in den Vormägen der Wiederkäuer ablaufenden) eine untergeordnete Rolle spielen, dominieren dieselben im Dickdarm. Die Bakterienflora des Dickdarmes ist außerordentlich artenreich und die Zahl der Bakterien ist ungeheuer groß, da der alkalisch reagierende Inhalt für zahlreiche Bakterienarten ideale Vegetationsbedingungen bietet.

Zweifellos liefern die Bakterien bei ihrer Tätigkeit zum Teil dieselben Produkte wie die Verdauungsfermente und unterstützen dadurch die Nachverdauung. Größtenteils aber werden die Nährstoffe und Verdauungsprodukte noch weiter durch Reduktion, Oxydation, Desamidierung usw. abgebaut und zu Gärungs- und Fäulnisprodukten umgewandelt, die für den Organismus unverwertbar oder sogar giftig sind.

Neben zahlreichen mit der Nahrung wechselnden (fakultativen) Arten finden sich im Enddarm regelmäßige (obligate) Bewohner, die stets darin anzutreffen sind und durch Wechsel der Nahrung nicht zu entfernen sind. Sie gelangen durch Mund und After kurze Zeit nach der Geburt in den sterilen Darm des Neugeborenen, siedeln sich daselbst an und leben, teilweise vielleicht sogar in Symbiose mit der Darmschleimhaut, wie es z. B. vom Bact. coli commune von einigen Autoren angenommen wird. Diese Darmbakterien sind teils Aerobier, teils Anaerobier und ihre Tätigkeit erstreckt sich sowohl auf Kohlenhydrat- als Eiweißgärung und Fäulnis. Unter den Aerobiern sind die wichtigsten die Bakterien der Coligruppe, vor allem Bact. coli comm. und ferner Bact. lactis aerogenes. Neben ihnen spielen Milchsäurebakterien (Bact. Güntheri) eine wichtige Rolle. Unter den Anaerobiern, deren Klassifikation noch sehr unsicher ist, ist vor allem als typischer Fäulniserreger Bact. putrificus Bienstock, neben ihm aber noch andere fäulniserregende Bazillen der Buttersäuregruppe zu nennen. Ferner kommen noch Proteusarten, Bacillus mesentericus, acidophilus, Bacillus subtilis sowie zahlreiche Kokken meist im Enddarm vor.

Kohlenhydratvergärung und Eiweißfäulnis laufen im Enddarm innerhalb gewisser Grenzen nebeneinander ab.

α_1) Kohlenhydratgärung. Zellulosegärung. Die Kohlenhydratgärung, die in den proximalen Enddarmabschnitten ihr Maximum erreicht, wird besonders von den Colibakterien sowie von Milchsäurebakterien und anderen hervorgerufen. Sie ist besonders umfangreich bei den Herbivoren. Als hauptsächlichste Produkte entstehen: Milchsäure, Essigsäure, Buttersäure, Kohlensäure, Methan und Wasserstoff.

Von größter Bedeutung ist die Zellulosevergärung. Den Vorgang der Zellulose-

verdauung führte man früher, nachdem sein Vorhandensein zuerst von Haubner an Wiederkäuern nachgewiesen worden war, auf Verdauungsfermente zurück. Da es aber nicht gelang, zelluloselösende Fermente bei höheren Tieren nachzuweisen, wandte man sich der Ansicht zu, daß ein bakterieller Prozeß vorliege, für den auch zahlreiche experimentelle Beweise erbracht wurden.

Als Ort der Zelluloseverdauung sind durch zahlreiche Untersuchungen der Enddarm, speziell die proximalen Abschnitte (Caecum, Anfangsteil des Colons) und bei den Wiederkäuern auch noch die beiden ersten Vormägen erkannt worden. In diesen Abschnitten des Verdauungstraktus lagert der Inhalt lange Zeit und es bestehen günstige Bedingungen für die Entwickelung von Bakterien.

Die Zellulose wird durch die Bakterien zu niederen Fettsäuren (Essigsäure, Isobuttersäure) und zu Kohlensäure und Methan vergoren, also zu denselben Produkten, die auch bei der Zellulosegärung in der Natur (Schlamm, Boden) entstehen, vgl. das Kapitel „Gärung".

Von Wichtigkeit ist es, daß die Zellulose, wie auch der Stoffwechselversuch zeigt, keineswegs für die Ernährung wertlos ist, sondern nach Maßgabe der dabei entstehenden verwertbaren Produkte (flüchtige Fettsäuren) vom Organismus zur Energieproduktion herangezogen werden kann. Es ist im Hinblick auf den keineswegs in seiner vollen Ausdehnung erkannten Abbauprozeß der Zellulose durch Bakterien auch noch daran zu denken, daß Zwischenprodukte entstehen können, die den fermentativen Abbauprodukten der Stärke ähneln oder mit ihnen identisch sind. Beobachtungen von Pringsheim, nach denen bei Verschlechterung der Vegetationsbedingungen in Zellulosegärversuchen Glukose und Zellobiose, also Zucker, auftreten, lassen dies sehr wohl als möglich erscheinen.

Die Zelluloseverdauung findet in größter Ausgiebigkeit bei den Pflanzenfressern statt (Wiederkäuer, Pferd), die 30 bis 75% der in ihrer Nahrung enthaltenen Zellulose verdauen. Auch das Schwein verdaut gut Zellulose, weniger der Mensch. Fleischfresser (Hund) und Vögel (Huhn, Gans) verdauen keine Zellulose.

α_2) Eiweißfäulnis. An der bakteriellen Zersetzung des Eiweiß und seiner Abbauprodukte im Enddarm sind vor allem Fäulniserreger beteiligt. In erster Linie der anaerobe Bact. putrificus Bienstock, neben dem aber noch zahlreiche andere Arten wirksam sind (unbewegliche und bewegliche Buttersäurebazillen, Gasphlegmonebazillus, Bact. coprogenes foetidus, Proteusarten usw.). Ferner sind aber auch noch andere, zum Teil aerobe Arten wirksam, die zwar nicht Eiweiß selbst, aber die Abbauprodukte desselben, z. B. Peptone abzubauen vermögen, solche sind die Indol bildenden Colibakterien. Es entstehen bei der Eiweißzersetzung im Darm Produkte, wie sie bei der Eiweißfäulnis außerhalb des Körpers gefunden werden. Ueber Peptone und Aminosäuren entstehen Schwefelwasserstoff, Methylmerkaptan, Oxyphenyläthylamin, Phenol, p-Kresol, Indol, Skatol, Fettsäuren, Phenylpropionsäure, Hydroparacumarsäure, Kohlensäure, Ammoniak, Wasserstoff, Methan usw.

Die bei der Eiweißfäulnis außerhalb des Körpers entstehenden Leichengifte, Cadaverin und Putrescin werden dagegen unter normalen Verhältnissen im Darm vermißt.

Auch die Verdauungssekrete verfallen der Fäulnis und ihre Bestandteile werden durch bei der Fäulnis entstehende Produkte umgewandelt. So erfolgt im Darm eine Ueberführung von Bilirubin in Stercobilin, von Cholesterin in Koprosterin.

Von größtem Interesse ist, daß bei der Fäulnis Produkte entstehen, die als Gifte bekannt sind. Sie gelangen durch Resorption in den Kreislauf und rufen Schutzmaßregeln des Körpers hervor, die darin bestehen, daß sie, soweit sie Hydroxylverbindungen sind, an Schwefelsäure und Glukuronsäure gebunden und dadurch entgiftet werden. Indol und Skatol werden erst in Indoxyl und Skatoxyl übergeführt und dann in gleicher Weise unschädlich gemacht. In dieser ungiftigen oder weniger giftigen Form werden sie durch den Harn eliminiert.

α_3) Regulation der Fäulnis. Wenn auch somit der Organismus über Schutzvorrichtungen verfügt, die eine Schädigung durch giftige Darmfäulnisprodukte verhindern, so müssen doch im Darm selbst Regulationsvorgänge wirksam sein, die ein Ueberhandnehmen der Fäulnis und damit eine Ueberschwemmung des Körpers mit giftigen Produkten verhindern. Dies wird auch dadurch angedeutet, daß die besonders giftigen Leichengifte nicht bei der Darmfäulnis entstehen. Welcher Art diese Regulationsvorrichtungen sind, ist noch nicht völlig erkannt, wohl aber liegen einige wichtige Beobachtungen darüber vor. Vor allem kommt die Aufsaugung in Frage, die durch Entziehung des Nährmaterials und des Wassers der bakteriellen Entwicklung entgegenarbeitet.

Ferner besteht ein Antagonismus zwischen den Kohlenhydratvergärern und Eiweißfäulniserregern. Die letzteren bevorzugen alkalische Nährmedien, die ersteren produzieren saure Gärungsprodukte, infolgedessen wird durch die Kohlenhydratvergärer der Eiweißfäulnis dauernd entgegengearbeitet. Auch eine direkte schädigende Wirkung der Kohlenhydrat vergärenden Arten auf die Eiweißfäulniserreger ist mehrfach gefolgert worden. Endlich liegen auch die Befunde vor, die zeigen, daß die Eiweißfäulnis unter

Luftabschluß langsamer und weniger intensiv verläuft.

α_4) Bedeutung der Darmbakterien. Nach den vorstehenden Schilderungen bewirken die Bakterien mannigfaltige Vorgänge. Unter ihnen besitzt die Zellulosevergärung bei den Pflanzenfressern zweifellos die größte Bedeutung, da durch sie die von Zellulosehüllen umgebenen Nährstoffe erst der Verdauung zugänglich gemacht werden. Aber auch die anderen Vorgänge, die sich auf Kohlenhydrate, Eiweiß und ihre Abbauprodukte erstrecken, sind mindestens zum Teil für die Verdauung nützlich. Es entstehen bei ihnen dieselben Abbauprodukte wie bei der fermentativen Spaltung oder andere verwertbare Produkte, z. B. Fettsäuren, die aufgesaugt und nutzbar gemacht werden. Andererseits entstehen giftige Produkte, die schädlich wirken. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß der Körper unter normalen Verhältnissen sich ihrer ohne Schwierigkeit erwehrt. Trotzdem ist ihr Vorhandensein bedenklich. Metschnikoff hat darauf seine bekannte Hypothese gegründet, nach der durch die dauernde Giftwirkung der natürliche Tod hervorgerufen werden soll. Auf der Unterdrückung der Darmfäulnis durch Kohlenhydratgärung, besonders Milchsäuregärung, von deren Erregern besonders der Bac. bulgaricus zur Ansiedelung im Darm geeignet ist, beruht die Wirkung der zurzeit weit verbreiteten Joghurt-Kuren, von denen eine Bekämpfung der Gifte produzierenden Fäulnisbakterien bewirkt werden soll. Zweifellos ist eine Unterdrückung besonders zu lebhafter Fäulnisvorgänge im Darm von hohem gesundheitlichen Wert, trotzdem kann ich mich der absoluten Verdammung der fäulniserregenden Darmbakterien nicht anschließen, eine gewisse nützliche Mitwirkung beim Nährstoffabbau ist ihnen nicht abzusprechen. Auch sprechen die Schotteliusschen Befunde an Hühnchen, deren sterile Aufzucht nicht gelang, für die Nützlichkeit der Darmflora. Endlich muß in derselben, besonders in den in ungeheuren Mengen vorhandenen Coliarten, ein Schutz gegen fremde pathogene Keime erblickt werden, die dadurch an ihrer Entwickelung gehindert oder abgetötet werden.

β) Andere Mikroorganismen. Neben den Bakterein hat man sowohl beim Menschen als auch bei Tieren Infusorien gefunden, die offenbar als harmlose Mitbewohner die proximalen Abschnitte des Enddarmes bevölkern. In großer Anzahl finden sie sich nur im Caecum und Colon der Pflanzenfresser und des Schweines und können hier, da sie dauernd den Inhalt durcheilen und von ihm leben, für den Aufschluß desselben von Bedeutung sein. Näheres über ihre Bedeutung ist nicht bekannt vgl. S. 237.

γ) Darmgase. Die Gase des Enddarmes stellen ein Gemisch der bei den Gärungen entstehenden Gase mit Bestandteilen der Luft dar, die durch die proximalen Darmabschnitte mit dem Inhalt bis in den Enddarm gelangt. Sie enthalten Kohlensäure, Methan, Wasserstoff, Stickstoff, Schwefelwasserstoff und Methylmerkaptan. Sauerstoff kommt darin fast niemals vor. Ihre Menge und ihre Zusammensetzung werden in erster Linie durch die Art der Nahrung, ferner durch die Tierart beeinflußt. Die größten Gasmengen werden im Caceum und Colon der Einhufer gefunden, bei den anderen Herbivoren und dem Schwein sind sie geringer, aber immer noch viel größer als beim Carnivoren. Beim Menschen nimmt man als Tagesquantum 1 l an. Die Zusammensetzung der menschlichen Darmgase ist folgende:

	CO_2	H_2	CH_4	N_2
Fleischkost	13,6	3,3	37,4	45,9
Gemüsekost	34,0	2,3	44,5	19,1

8. Kot. Faeces. In den Endabschnitten des Darmkanals laufen keine Verdauungsvorgänge mehr ab. Es sammeln sich dort die Ueberreste des Verdauungsvorganges und die Exkretmassen des Enddarmes an, die durch den Akt der Defäkation (Bd. II S. 884) von Zeit zu Zeit entleert werden.

Die Exkremente haben nach Art und Menge der Nahrung eine sehr verschiedene Zusammensetzung und in ihnen können vorhanden sein:

1. Stoffwechselendprodukte und Exkrete der Darmschleimhaut (Mineralsalze, Darmschleim, abgestoßene Epithelien).
2. Zersetzungsprodukte der Verdauungssäfte oder deren Bestandteile (z. B. Fermente, Chlorsäure, Sterkobilin, Koprosterin).
3. Mikroorganismen.
4. Unverdauliche Nahrungsbestandteile (z. B. unlösliche Salze, Keratin).
5. Verdauliche, aber überschüssig aufgenommene Nahrungsbestandteile, besonders schwer verdauliche Nahrungsbestandteile (z. B. Elastin, Knorpel, Zellulose und Zellwandbestandteile, rohe Stärke, Pentosan).
6. Nicht aufgesaugte Verdauungs- und Zersetzungsprodukte der Nahrung (z. B. Fettsäuren, Seifen, Aminosäuren, Hämatin, Phenol, Indol, Skatol, von letzterem rührt der fäkale Geruch her).

Zahlreiche Untersuchungen an Menschen haben ergeben, daß die aus der Nahrung stammenden Bestandteile des Kotes nur einen sehr geringen Teil desselben ausmachen. Der Kot des Menschen besteht daher in der Hauptsache aus Darmexkreten und Zersetzungsprodukten der Verdauungssäfte sowie aus Mikroorganismenleibern. Beim Menschen sind nur bei sehr zellulosereicher Nahrung unverdaute Nährstoffe in nennenswerter Menge auffindbar.

Der Kot des Menschen ist danach in erster Linie ein Exkret. Das gilt auch für den Fleischfresser, während die

Pflanzenfresserfäzes sehr große Mengen unverdauter und anderer aus der Nahrung herrührender Stoffe enthalten.

Da der Kot ein Exkret ist, findet seine Bildung auch während des Hungerns und selbst im fetalen Darme statt (Mekonium). Auch in auf operativem Wege isolierten und im Körper belassenen Darmschlingen die vorher entleert und ausgespült wurden, bildeten sich nach einiger Zeit kotähnliche Massen.

Mekonium (Kindspech), ist eine grünbraune, dunkle, sauer reagierende Masse, die keinen fäkalen Geruch (Mangels bakterieller Vorgänge im Darm des Fötus) besitzt. Sie enthält Reste von Verdauungssäften und Darmexkrete (Gallenbestandteile, Schleim, Seifen, Fette, Salze). Nährstoffreste sind darin natürlich nicht enthalten.

Die Menge der Fäzes ist abhängig von der Menge und Art der Nahrung, deren Beschaffenheit die Menge der zur Abscheidung gelangenden Darmexkrete beeinflußt. Besonders Zellulosereichtum der Nahrung veranlaßt die Bildung reichlicher Mengen von Darmexkreten. Bei gemischter Nahrung scheidet ein Mensch durchschnittlich 100 bis 200 g Kot mit 30 bis 45 g Trockensubstanz ab, bei rein vegetarischer Ernährung wurden hingegen in einem Falle 333 g mit 75 g Trockensubstanz abgeschieden. Viel geringer ist die Kotmenge bei reiner Fleischnahrung, am geringsten im Hungerzustande, in dem eine Kottrockensubstanzmenge von 2 bis 5 g abgegeben wird (Hungerkünstler Cetti und Succi).

Die Kotmengen, die von Tieren abgegeben werden, sind ebenfalls sehr variabel. Ein Hund setzte bei Fleischnahrung 27 bis 40 g, bei Brotnahrung 125 bis 400 g, bei sehr viel Brot sogar 900 g ab. Pferde entleeren nach Heufütterung 16 bis 17 kg, bei Hafer-, Häcksel- und Heufütterung 9 bis 10 kg, Rinder geben bei gewöhnlicher Fütterung etwa 15 bis 35 kg, bei Mastfütterung 40 bis 45 kg ab. Schafe liefern 1 bis 3 kg pro Tag und Schweine 0,5 bis 3 kg. Auch hieraus sieht man, von wie großem Einfluß die Nahrungsart und Menge und auch die Tierart ist.

9. Durchgangszeiten. Die Durchgangszeiten der Nahrung durch den Verdauungsschlauch sind nach Tierart und Zusammensetzung der Kost sehr verschieden. Im allgemeinen wird eine wasserreiche, leicht verdauliche Kost rasch den Verdauungstraktus durcheilen. Wesentlich ist auch der Gehalt der Nahrung an die Peristaltik des Digestionstraktus anregenden Bestandteilen (Zellulose). Aber auch zufällige Verhältnisse (Arbeit, Ruhe) und der Zustand des Nervensystems (Schreck, Angst) beeinflussen die Peristaltik des Magens und Darmes und damit die Aufenthaltsdauer. Beim Menschen können 2 bis 3 Tage vergehen, ehe die Reste einer Mahlzeit völlig entleert sind. Beim Hund genügen 12 bis 15 Stunden. Bei alleiniger Fleischnahrung, die auf die Darmperistaltik einen nur geringen Anreiz ausübt, können auch Tage vergehen. Am längsten verbleibt die Nahrung im Verdauungstraktus der Pflanzenfresser, bei denen stets mehrere, manchmal viele Tage vergehen, ehe die letzten Reste einer Mahlzeit entleert sind. Individuelle Verhältnisse und die Beschaffenheit der Nahrung sind hier von großem, unbestimmbarem Einfluß. Am geringsten ist mit 2 bis 8 Stunden die Durchgangszeit bei den Vögeln anzunehmen.

Literatur. ***W. Biedermann,*** *Vergleichende Physiologie der Verdauung. In Wintersteins Handbuch der vergleichenden Physiologie, Bd. 2, T. 1. Jena 1911.* — ***O. Cohnheim,*** *Physiologie der Verdauung und Ernährung. Berlin-Wien 1908.* — ***Derselbe,*** *Verdauung. In Nagels Handbuch der Physiologie, Bd. 2, 1906.* — ***W. Ellenberger und A. Scheunert,*** *Lehrbuch der vergleichenden Physiologie der Haussäugetiere. Berlin 1910.* — ***A. Scheunert,*** *Vorgänge im Enddarm. In Oppenheimers Handbuch der Biochemie, Bd. 3, T. 2. Jena 1909.* — ***Derselbe,*** *Besonderheiten der Verdauung bei Tieren mit mehrhohligen Mägen. Ebenda.* — ***E. S. London,*** *Zum Chemismus der Verdauung im tierischen Körper, zahlreiche Arbeiten. Zeitschrift f. physiolog. Chemie vom Jahre 1906 ab.* — ***Weinland,*** *Verdauung und Resorption bei Wirbellosen. Oppenheimers Handbuch der Biochemie, Bd. 3, T. 2. Jena 1909.* — ***E. Zunz,*** *Die Eiweißverdauung im Magen. Ergebnisse der Physiologie, Bd. 5, S. 622, 1906.*

A. Scheunert.

Verdet

Marcel Émile.

Er wurde am 13. März 1824 in Nîmes geboren und starb am 3. Juni 1866 in Avignon. Er war Professor an der Normalschule in Paris, später Examinator und zuletzt Professor an der dortigen polytechnischen Schule. Seine Arbeiten liegen auf optischem Gebiet; in einer 1854 erschienenen Arbeti gab er das die magnetische Drehung und Dispersion des Lichtes betreffende Gesetz an, das seinen Namen trägt. In den Annales de chimie et de physique lieferte er monatliche Uebersichten über die ausländische Literatur.

E. Drude.

Vererbung.

1. Definition. Vererbung ist die Uebertragung von Eigenschaften auf die Nachkommen. Sie dokumentiert sich darin, daß in der Regel der kindliche oder „filiale“ Organismus dem elterlichen oder „parentalen“ in allen wesentlichen Stücken gleicht.

2. Vererbung und Fortpflanzung. Aus der Definition folgt, daß wir es in der Vererbung mit Beziehungen der Eltern zu den Nachkommen zu tun haben. Sie ist daher stets aufs engste mit der Fortpflanzung verknüpft, und um ein Verständnis für jene zu gewinnen, müssen wir daher etwas näher auf diese eingehen. Schon seit langem unterscheidet man zwei wesentlich verschiedene Formen der Fortpflanzung. Bei der „vegetativen“ zerfällt der parentale Organismus entweder in zwei oder mehr gleichartige Stücke, von denen jedes einen filialen Organismus darstellt (Teilung), oder aber er schnürt einzelne kleinere Stücke ab, die wieder zu einem ganzen dem parentalen gleichenden Organismus heranwachsen (Knospung, Sprossung usw.). Die vegetative Fortpflanzung ist besonders den Einzelligen oder Protisten, ferner allen Pflanzen eigen, findet sich in weiter Verbreitung aber auch bei vielen niederen Metazoen oder vielzelligen Tieren (Spongien, Coelenteraten, Echinodermen, Würmer). Ihr steht die cytogene Fortpflanzung oder „Cytogonie“ gegenüber (vgl. auch den Artikel „Fortpflanzung der Tiere“). Bei dieser bildet der Organismus besondere „Propagations-“ oder „Keimzellen“ oder Gameten, die allein die Funktion der Vermehrung übernommen haben und dadurch in scharfem Gegensatz zu den übrigen Bestandteilen des Organismus stehen, die man als ‚somatische‘ Zellen zusammenfaßt. Unter geeignete Bedingungen gebracht, entwickeln sich die Keimzellen zu einem ganzen, dem parentalen wesensgleichen Organismus. Allerdings ist meist nicht jede einzelne Keimzelle dazu imstande (Monogonie oder Agamogonie), sondern es müssen sich je 2 zur Bildung des filialen Organismus vereinigen (Amphigonie oder Gamogonie). Je nachdem die sich vereinigenden Keimzellen wesentlich gleich oder deutlich verschieden sind, unterscheidet man bei der Amphigonie wieder Isogamie (gleiche Keimzellen) und Anisogamie (ungleiche Keimzellen). — Wir müssen demgemäß unterscheiden zwischen einelterlicher oder „uniparentaler“ Vererbung (vegetative Fortpflanzung und Monogonie) und zweielterlicher oder „biparentaler“ (Amphigonie).

Am leichtesten verständlich ist die Vererbung bei der Vermehrung durch Teilung, der einfachsten Form der vegetativen Fortpflanzung. Denn, wenn der parentale Organismus einfach in zwei oder mehr filiale zerfällt, so ist es klar, daß er diesen auch alle wesentlichen Eigenschaften überträgt. Die Vererbung erklärt sich in diesem einfachsten Falle durch direkte materielle Kontinuität von Elter und Nachkomme. Doch verlangt dieser Satz eine Einschränkung. Da jeder der durch Zerfall des parentalen Organismus entstandenen filialen nur einen Teil jenes ausmacht, muß er die fehlenden Bestandteile neu bilden. Teilt sich z. B. ein Wimperinfusor, so muß der eine der beiden Nachkommen das Vorderende mit dem Schlunde, der andere das Hinterende mit seinen besonderen Organellen neu bilden. Doch haben alle sich vegetativ fortpflanzenden Organismen in hohem Grade die Fähigkeit verloren gegangene Teile zu ersetzen (vgl. den Artikel „Fortpflanzung und Regeneration“). Diese „Regenerationsfähigkeit“, die nicht nur dem ganzen Organismus, sondern wie Versuche zeigen, auch beliebigen Teilen desselben zukommt, müssen natürlich auch seine durch Teilung entstandenen Nachkommen besitzen. Dazu kommt, daß in vielen Fällen der sich zur Teilung anschickende parentale Organismus schon vor dem Zerfall in die filialen gewisse nur einmal vorhandene Organe verdoppelt oder vermehrfacht. So beginnt bei den Infusorien die Bildung des neuen Mundes und Peristomfeldes schon, bevor die Teilung eintritt (Fig. 1). Bei einem Plattwurm Microstomum wiederholen sich die Vorbereitungen zur Teilung vor dem Zerfall des Tieres in seine Nachkommen mehrfach, so daß Ketten von bis zu 16 unvollkommen geteilten, durch Einschnürungen abgesetzten Geschwistern entstehen; für jedes werden Schlund und Gehirn neu angelegt, und erst, wenn diese vollständig ausgebildet sind, erfolgt der Zerfall der Kette in die filialen Organismen (Fig. 2). Bei der vegetativen Fortpflanzung durch Knospung ist es nur ein verhältnismäßig kleiner Teil des parentalen Organismus, der die materielle Kontinuität mit dem filialen gewährleistet, dieser muß also den größten Teil seines Körpers bilden. Da aber auch allen sich durch Knospung oder Sprossung fortpflanzenden Organismen in allen ihren Körperteilen eine hoch entwickelte Regenerationsfähigkeit zukommt, so versteht es sich von selbst, daß auch die abgeschnürte Knospe oder der abgeworfene Sproß sie besitzt, wie jeder andere Teil des parentalen Organismus. Bei der Cytogonie endlich ist die Kontinuität zwischen Eltern und Nachkommen auf eine Zelle beschränkt, die nur einen winzigen Teil des parentalen Organismus ausmacht, und dennoch imstande ist, einen diesem wesensgleichen Körper aufzubauen. Dazu kommt, daß die übrigen Zellen des sich

cytogonisch fortpflanzenden Organismus nicht mehr die Fähigkeit besitzen, sich in derselben Weise zu einem Ganzen zu ergänzen, das in der Regel alle wesentlichen Eigenschaften des parentalen Organismus enthält. Die Keimzellen müssen also aus teile jeder echten Zelle, mithin auch der Keimzelle, sind Kern und Protoplasma. Da dem Kern bei allen Lebenserscheinungen der Zelle eine besonders wichtige Rolle zukommt, lag es von vornherein nah, in ihm auch den Träger der Vererbung zu sehen,

Fig. 1.

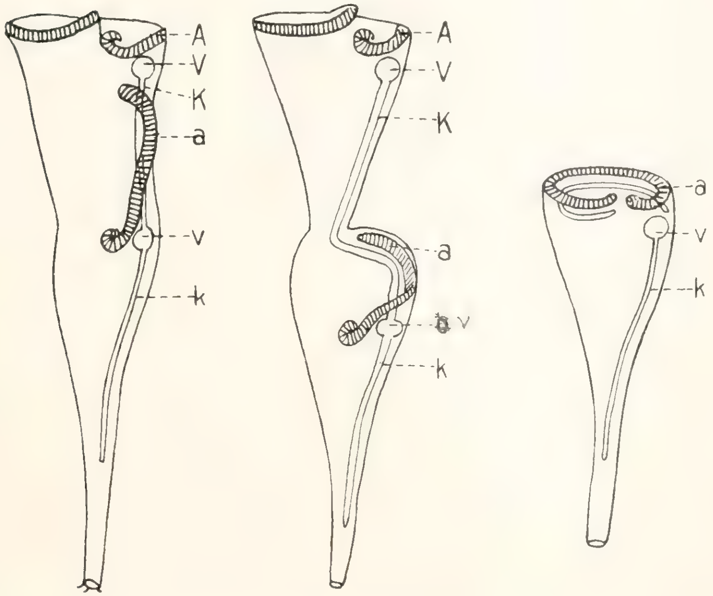


Fig. 2.

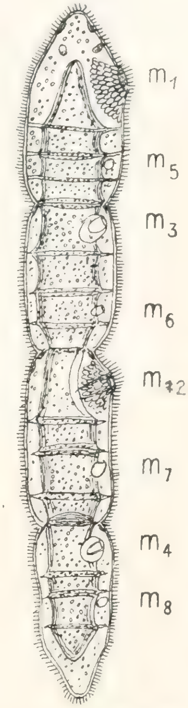


Fig. 1. Teilung von Stentor coeruleus. Schematisch. A adorale Wimperzone, V pulsierende Vakuole, K zuführender Kanal derselben, a v k dieselben für das hintere Tochtertier. Nach Johnson. Aus Lang.

Fig. 2. Strudelwurm (Microstomum lineare); eine durch Teilung entstandene Kette. m, m_1 usw. die Mundöffnungen der in Bildung begriffenen Einzeltiere. Nach Graff. Aus Claus.

einer mit besonderen Kräften ausgerüsteten Substanz bestehen. Das hat zur Vorstellung eines besonderen nur den Keimzellen eigenen „Keimplasmas" geführt, dem man die Substanz aller anderen Zellen resp. des ganzen übrigen Körpers oder „Somas" als „somatisches Plasma" gegenüberstellt. Nur das Keimplasma wird als der Träger der Vererbung angesehen, und bei der Cytogonie ist die materielle Kontinuität zwischen parentalem und filialem Organismus auf die Kontinuität des Keimplasmas beschränkt.

3. Vererbungsträger. Müssen wir nach dem eben Gesagten bei der Cytogonie das Keimplasma als an die Keimzellen gebunden betrachten, so ergibt sich die weitere Frage, ob die ganze Keimzelle aus solchem besteht, oder ob es auf bestimmte Teile derselben beschränkt ist. Die wichtigsten Bestand-

d. h. anzunehmen, daß nur der Kern Keimplasma enthält, eine Lehre, die sich besonders an die Namen O. Hertwig, Straßburger und Weismann knüpft. Und in der Tat sprechen viele Tatsachen für ihre Richtigkeit. Schon manche Erscheinungen der vegetativen Fortpflanzung lassen sich mit ihrer Hilfe am besten deuten. Bei der Knospung vieler Einzelliger, z. B., beobachten wir, daß ihr eine mitotische Kernteilung vorausgeht, bei der der Kern bekanntlich in zwei genau gleiche Hälften zerlegt wird, während das Protoplasma der Knospe nur einen geringen Bruchteil von dem der elterlichen ausmacht (Fig. 3). Wenn die Knospe später zu einer dem Eltertier gleichen Zelle auswächst, so wird uns dieses am leichtesten verständlich, wenn wir uns daran erinnern, daß ja ihr Kernmaterial dem der parentalen Zelle identisch ist. Bei der

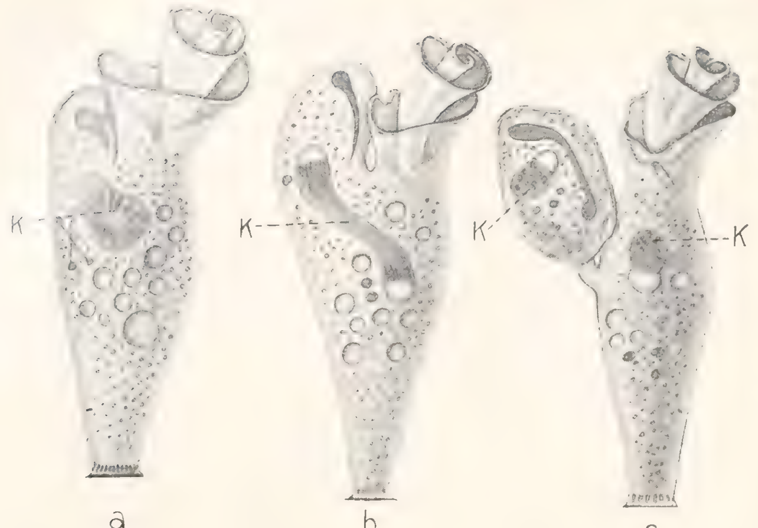


Fig. 3. Knospung von Spirochona gemmipara. k Kern, in a ungeteilt, in b in Teilung, in c geteilt. Nach R. Hertwig. Aus Lang.

den Artikel „Befruchtung"). Und eine Messung dieser vor ihrer Verschmelzung ergibt, daß sie genau gleich groß sind. Da nun in dem filialen Organismus gewöhnlich väterliche und mütterliche Eigenschaften sich die Wage halten, müssen wir schließen, daß er auch gleichviel Keimplasma von beiden Eltern erhalten hat; und das ist nur möglich, wenn wir annehmen, daß lediglich die Kerne Keinplasma enthalten, denn vom Protoplasma des Spermiums geht in die Zygote und damit in den filialen Organismus wie gesagt, fast nichts über. Nun gibt es allerdings Fälle, in denen der filiale Organismus vollständig dem einen parentalen gleicht. Kreuzt man z. B. eine gewöhnliche graue Maus mit einer weißen, so sind alle Nachkommen grau. Die graue Farbe „dominiert" vollständig über die weiße (vgl. den Artikel „Barstardierung"). Aber in solchen Fällen ist es irrelevant, welcher Rasse der Vater oder die Mutter angehörten. Auch wenn bei der erwähnten Kreuzung die weiße Maus ein ♀ war, dominiert die graue Farbe ebenso wie bei der reziproken Kreuzung. Daraus geht hervor, daß die Vererbungskraft des Spermakerns allein genügt, um nicht nur die des Eikernes außer Funktion zu setzen, sondern auch die eventuelle des ganzen riesigen Protoplasmakörpers der Eizelle. Die Vererbungskraft dieses können wir daher wohl gleich Null setzen. Eine weitere Stütze für die Anschauung, daß nur der Kern als Vererbungsträger in Betracht kommt, läßt sich aus der Lehre von den Reifungserscheinungen der Keimzellen gewinnen. Bei der Samenreife liefern die beiden Reifungsteilungen 4 gleich große, funktionsfähige Spermien, bei der Eireife dagegen ein Ei und 2 oder 3 Polzellen oder Richtungskörper. Hier abortieren also 3 der gebildeten Zellen vollständig. Dabei kann die Größe der Polzellen sehr verschieden sein. In der Regel sind sie vielmal kleiner als das reife Ei, ihre Bildung ist daher mit Recht dem Vorgang der Knospung verglichen

Schizogonie vieler Einzelligen (vgl. den Artikel „Protozoa") geht oft ein großer Teil des Protoplasmas als sogenannter „Restkörper" zugrunde, während das Kernmaterial durch wiederholte Mitosen erheblich vermehrt wird, und jeder Merozoit einen Kern erhält, der dem des Schizonten gleichwertig ist.

Noch eindeutigere Beweise für die Auffassung des Zellkerns als alleinigen Vererbungsträgers liefern uns aber die bekanntesten Phänomene der Amphigonie. Bei dieser ist es allgemeine Regel, daß die beiderlei Keimzellen oder Gameten unter sich sehr verschieden sind (vgl. die Artikel „Fortpflanzung und Befruchtung" sowie „Ei und Samen"). Die weiblichen oder Eier gehören oft zu den größten Zellen, die wir überhaupt kennen, und enthalten immer sehr viel Protoplasma und verhältnismäßig nur wenig Kernsubstanz. Die männlichen Gameten, Samenzellen oder Spermien, sind dagegen immer sehr kleine Zellen mit einem verhältnismäßig großen Kern und verschwindend wenig, fast ausschließlich auf den sogenannten Schwanzanhang beschränktem Protoplasma. Da bei dem Eindringen des Spermiums in das Ei der Schwanz abgeworfen wird, nimmt an der Befruchtung von dem väterlichen Protoplasma so gut wie nichts teil. Der Plasmakörper der befruchteten Eizelle oder Zygote ist also fast rein mütterlicher Herkunft. Ihr Kern entsteht aber durch Verschmelzung der beiden Vorkerne, d. h. der Kerne der väterlichen und mütterlichen Gameten (vgl.

worden. In manchen Fällen können sie aber doch beträchtliche Größe erreichen. Bei vielen Insekten kommt es überhaupt nicht zur wirklichen Abschnürung von Polzellen, sondern ihre degenerierenden Kerne bleiben im Eiprotoplasma liegen. Während also bei der Samenreifung in der Regel nicht nur die Kerne, sondern auch das Protoplasma der Eisamenzellen genau halbiert werden, kann bei der Eireife die Zellteilung sehr ungleich ausfallen oder sogar ganz unterbleiben. Wesentlich gleich verläuft bei der Reifung der Keimzellen aber stets die Kernteilung. Nun sind aber die Reifeteilungen offenbar aufs engste mit dem Vererbungsvorgang verknüpft. Sehen wir also, daß bei ihnen das Protoplasma durchaus als Nebensache behandelt wird, so haben wir einen weiteren Anlaß, ihm jede Bedeutung für die Vererbung abzusprechen. Alle diese Tatsachen und manche andere haben die Mehrzahl der Forscher dahin geführt, nur die Kerne der Keimzellen als Vererbungsträger aufzufassen. So entstand die Lehre vom „Vererbungsmonopol des Keims" oder kürzer dem „Kernmonopol". Doch fehlt es ihr auch nicht an Gegnern. Von physiologischer Seite ist eingewandt worden, daß im allgemeinen am Zustandekommen der Lebenserscheinungen in der Zelle Kern und Protoplasma in gleichem Maße beteiligt sind, und daß es daher unwahrscheinlich sei, daß die Vererbung nur durch den Kern bewirkt werde. Nun ist ja gewiß für das Leben der Zelle das Protoplasma ebenso wichtig wie der Kern. Dieser hat aber doch manche Fähigkeiten, die jenes nicht besitzt. So ist z. B. ein kernloses Fragment einer Zelle nicht imstande, sich wieder zu einem Ganzen zu ergänzen, ein kernhaltiges dagegen wohl. Die Regenerationsfähigkeit ist also an den Besitz eines Kernes gebunden. Und, da wir gesehen haben, wie eng die Regeneration mit der Fortpflanzung und folglich auch mit der Vererbung verknüpft ist, sind wir berechtigt, auch in diesen physiologischen Erwägungen eine Bestätigung dafür zu sehen, daß dem Kern bei der Vererbung die ausschlaggebende Rolle zufällt.

Schwerer wiegen einige entwickelungsmechanische Einwände gegen die Lehre von dem Kernmonopol. Godlewski befruchtete kernlose Fragmente von Eiern eines Seeigels mit dem Sperma eines Haarsternes und fand, daß die Larven im Gastrulastadium gewisse Merkmale aufwiesen, die der väterlichen Spezies fehlen. Es handelt sich bei diesem Experiment aber um so heterogene Keimzellen, um Angehörige von zwei verschiedenen Klassen, daß es nicht erlaubt erscheint, aus ihm Schlüsse auf das Verhalten bei normalen Verbindungen zu ziehen. Wir sehen denn auch, daß ein Experiment Boveris ein völlig anderes Resultat lieferte, als Godlewskis Versuch. Boveri befruchtete kernlose Eifragmente von Sphaerechinus mit dem Sperma von Echinus, also von einem anderen Seeigel. Bei dieser Kreuzung, die mit Angehörigen nah verwandter Genera ausgeführt wurde, also viel weniger heterogen ist, als die von Godlewski beschriebene, zeigten die Bastardlarven ausschließlich väter-

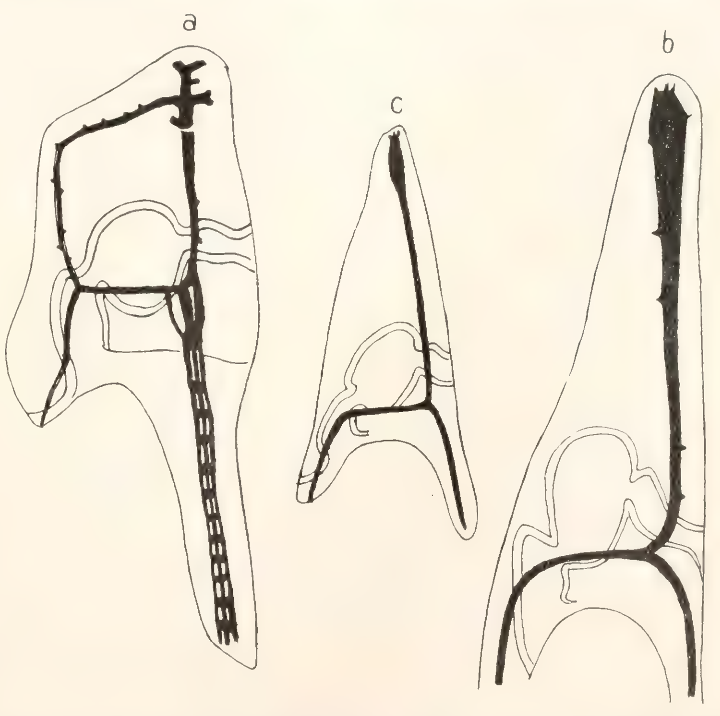


Fig. 4. Pluteuslarven. a von Sphaerechinus; b von Echinus; c Bastardlarve aus einem kernlosen Eifragment von Sphaerechinus befruchtet mit Sperma von Echinus. Nach Boveri. Aus Haecker.

liche Merkmale, wie es die Lehre vom Kernmonopol erfordert (Fig. 4). Man hat versucht, die sich so schroff widersprechenden Resultate von Boveri und Godlewski durch die Annahme zu vereinigen, daß während der ersten Periode der Entwickelung, bis zum Gastrulastadium, die Konstitution des Eiplasmas für den Ablauf der Gestaltungsprozesse maßgebend sei, und der Kern erst später seine Wirkung als Vererbungsträger entfalte. Es hat sich aber auch gezeigt, daß der Seeigelkeim überhaupt kein günstiges Material ist für die Entscheidung unserer Frage. Denn auch bei Kreuzungsversuchen mit ganzen Eiern oder mit kernhaltigen Eifragmenten können die Larven ganz nach dem väterlichen Typus schlagen. Welchen der beiden parentalen Formen die Bastardlarven von Seeigelspezies ähnelt, scheint nach neueren Untersuchungen von äußeren Umständen: Jahreszeit, Temperatur, Salzgehalt des Wassers usw. abzuhängen.

Weiter hat man gegen das Kernmonopol die Lehre von den „organbildenden Substanzen" im Eiprotoplasma eingewendet, nach welcher in bestimmten Regionen des Eies die Anlagen bestimmter Organe vorgebildet sind, so daß bei der Entfernung jenes diese nicht zur Entwickelung gelangen können. Schneidet man z. B. am befruchteten Ei der Röhrenschnecke Dentalium während der 1. Furchung den sogenannten „Pollappen" weg, so fehlen der Larve später die charakteristischen Wimperschöpfe

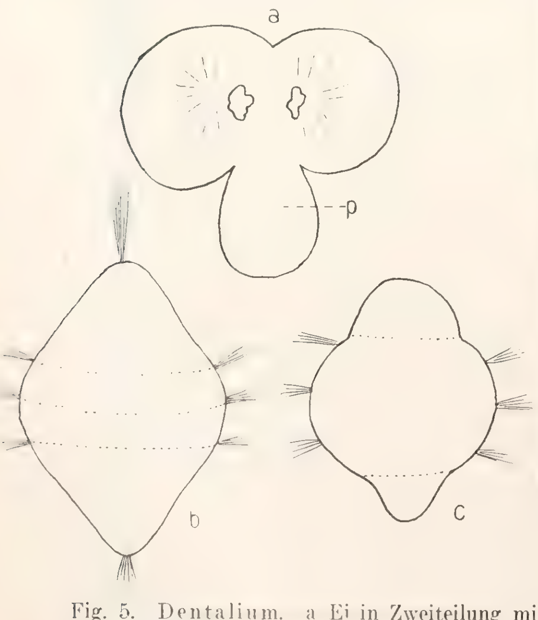


Fig. 5. Dentalium. a Ei in Zweiteilung mit dem Pollappen p. b normale Larve. c Defektlarve erzielt durch Entfernung des Pollappens. Nach Wilson. Aus Haecker.

am Vorder- und Hinterende (Fig. 5). Aehnliche Beobachtungen hat man an den Eiern von anderen Mollusken, von Vertebraten, Ascidien, Anneliden und Rippenquallen machen können. Alle diese Versuche haben aber mit Vererbung direkt nichts zu tun. Sie zeigen nur, daß die Larven der genannten Tiere ein geringes Regenerationsvermögen besitzen, was auch aus zahlreichen anderen Versuchen hervorgeht.

Ueberhaupt haben alle Kreuzungsversuche mit Tieren, deren Larven sich nicht über gewisse frühe Entwickelungsstadien hinauszüchten lassen, wie das z. B. bei fast allen marinen Tieren der Fall ist, für die Frage nach der Bedeutung von Kern und Protoplasma im Vererbungsprozeß keinen großen Wert. Das ergibt sich aus der Beobachtung an anderen günstigeren Objekten. Kreuzt man z. B. ein ♂ des kleinen Nachtpfauenauges Saturnia pavonia mit einem ♀ der nahe verwandten Saturnia spini, so gleichen die jungen Räupchen nach dem Ausschlüpfen und noch nach der 1. der 4 Häutungen vollkommen denen der mütterlichen Art. Erst nach der 2. tritt die erste Andeutung von väterlichen Eigenschaften auf, die sich dann von Häutung zu Häutung immer stärker geltend machen, bis schließlich der aus der Puppe geschlüpfte Schmetterling eine deutliche Zwischenform zwischen beiden parentalen Spezies bildet. Wären nun die jungen Räupchen des Bastardes der beiden Saturnien ebenso hinfällig, wie es die im Laboratorium gezüchteten Larven mariner Tiere in der Regel sind, so würde ihr Vergleich mit den Raupen der parentalen Spezies zu dem Schlusse verführen können, daß die Eigenschaften der Mutter allein für die des filialen Organismus maßgebend wären. Das hieße aber, daß das protoplasmareiche Ei allein Vererbungskraft besitzt, das hauptsächlich aus Kernsubstanz bestehende Spermium aber für die Vererbung irrelevant sei. Und ein solcher Schluß wäre natürlich ein gewichtiger Einwand gegen die Lehre vom Kernmonopol. Die Aufzucht der Raupen bis zum Schmetterling erweist aber seine Hinfälligkeit. Aus der Befruchtung kernloser Fragmente von Seeigeleiern und aus ähnlichen Experimenten gezogene Folgerungen werden demnach auch erst dann völlige Beweiskraft erlangen, wenn es glückt, die so erhaltene Larve bis zum geschlechtsreifen Organismus aufzuziehen.

Nehmen wir an, daß der Kern der Keimzelle der ausschließliche oder doch hauptsächlichste Träger der Vererbung ist, so ergibt sich die weitere Frage, ob wir dem ganzen Kern diese Rolle zuerteilen sollen oder nur bestimmten seiner Bestandteile. In jedem Zellkern finden wir 2 Substanzen, die nach ihrem Verhalten zu bestimmten

in der mikroskopischen Technik viel verwandten Farbstoffen benannt worden sind. Das „Achromatin" oder Linin", das nur geringe Färbbarkeit besitzt, bildet ein dem Kernraum durchziehendes Gerüst oder Netzwerk. Auf seine Maschen und Knotenpunkte ist das stark färbbare „Chromatin" in feiner Verteilung angeordnet. Schickt sich aber der Kern zur Teilung an, so sammelt sich das Chromatin zu kompakten fadenförmigen oder kugeligen Elementen, den „Chromosomen". Diese werden halbiert, und ihre Hälfte bei der auf die Kernteilung folgenden Zellteilung auf die Tochterzellen verteilt (vgl. den Artikel „Zelle und Zellteilung"). So erhält jede von diesen genau die Hälfte des elterlichen Chromatins, auch wenn die beiden Geschwister sehr ungleich groß sind, wie das z. B. bei der sogenannten inäqualen Furchung vieler Eier der Fall ist. Schon diese durch den komplizierten Mechanismus der Mitose bewirkte genaue Halbierung des Chromatins bei jeder Zellteilung läßt vermuten, daß wir in ihm den wichtigsten Bestandteil des Kernes zu sehen haben. Es liegt daher die Vermutung nahe, daß auch die vererbende Kraft des Zellkerns an das Chromatin gebunden sei. So entstand die Theorie, daß nicht alle Bestandteile der Keimzellen Träger der Vererbung seien, sondern nur die Chromosomen. Eine große Reihe von Beobachtungen gibt dieser Auffassung einen hohen Grad von Wahrscheinlichkeit: die Konstanz der Chromosomenzahlen und ihrer Größenverhältnisse in den Keimzellen aller Tiere und Pflanzen derselben Spezies, ihr Verhalten bei den Reifungserscheinungen, namentlich die Konjugation und nachträgliche Separation der väterlichen und mütterlichen Chromosomen usw. (vgl. den Artikel „Befruchtung"). Ist auch manches in der Chromosomentheorie der Vererbung noch recht hypothetisch, begegnen manche ihrer wichtigsten Teile, z. B. die Individualitätshypothese noch lebhaftem Widerspruch, können manche der zu ihrer Stütze herangezogene Beobachtungen noch nicht als einwandfreie Tatsachen gelten, so stellt sie als ganzes doch eine durchaus konsequente Lehre dar, und viele Vererbungserscheinungen können nur mit ihrer Hilfe ausreichenl erklärt werden. Zuerst fast rein durch mikroskopische Untersuchung der Keimzellen gewonnen, hat sie eine ganze Reihe von Bestätigungen in der modernen experimentellen Vererbungsforschung gefunden. Wie schlagend die Uebereinstimmung der Resultate beider Forschungsrichtungen sind, läßt sich an einem einfachen Beispiel erläutern. Kreuzen wir 2 Tiere oder 2 Pflanzen miteinander, von denen wir der Einfachheit halber annehmen wollen, daß die Normalzahlen ihrer Chromosomen nur 2 beträgt (bei einer Varietät des Pferdespulwurms Ascaris megalocephala univalens ist das tatsächlich der Fall), so ist in ihren Keimzellen durch die Reduktionsteilung die Zahl der Chromosomen auf eines herabgesetzt. Kreuzen wir nun 2 solche Tiere oder Pflanzen miteinander, so haben ihre Nachkommen (1. filiale oder F_1-Generation) in allen ihren Zellen wieder 2 Chromosomen, ein väterliches und ein mütterliches. Schreiten diese nun zur Bildung der Keimzellen, so wird die Chromosomenzahl wieder auf 1 reduziert. Die Gameten sind nun aber verschieden, eine Hälfte enthält nur je ein väterliches, die andere je ein mütterliches Chromosom. Paaren wir nun Mitglieder der 1. filialen Generation untereinander, so muß in den Zellen ihrer Nachkommen der Chromosomenbestand verschieden sein. Die Hälfte aller wird in ihren Zellen zweierlei Chromosomen enthalten, je ein großväterliches und ein großmütterliches. Ein Viertel der Zellen wird beide Chromosomen vom Großvater haben, in einem Viertel endlich werden beide Chromosomen großmütter-

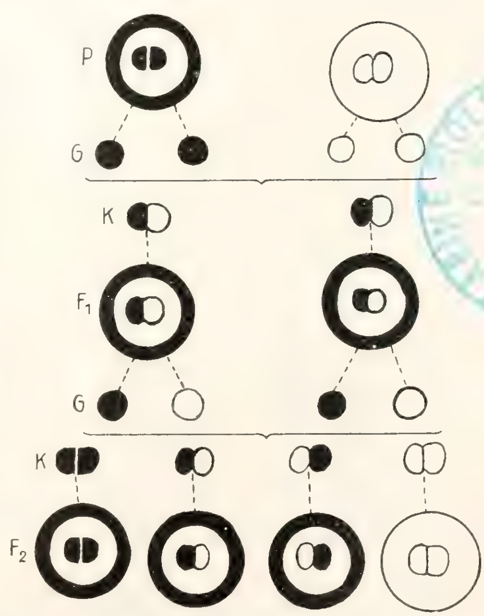


Fig. 6. Schema für das Verhalten der Chromosomen bei einer einfachen Mendelschen Kreuzung. Schwarz die dominante, weiß die rezessive Form. P parentale Generation, G Gameten, K Kopulation. F_1 1. filiale, F_2 2. filiale Generation. Nach Haecker.

lichen Ursprungs sein. Schematisch sind diese Verhältnisse in Fig. 6 wiedergegeben. Lassen wir den ersten Teil der Figur weg, der die Bildung der Keimzellen in der

parentalen Generation darstellt, so können wir den ganzen Vorgang der Vererbung, wie ihn uns die Chromosomentheorie lehrt, graphisch folgendermaßen darstellen:

$$\underbrace{A \times B}_{}$$
$$\underbrace{AB}_{}$$
$$1AA \quad 2AB \quad 1BB$$

Das ist aber genau die Formel der berühmten Mendelschen Regeln (vgl. den Artikel „Bastardierung").

$$\underbrace{D \times R}_{}$$
$$\underbrace{DR}_{}$$
$$1DD \quad 2DR \quad 1RR$$

Die aus dem Vererbungsexperiment erschlossene Vereinigung und Spaltung der Merkmale in den aufeinander folgenden Bastardgenerationen vollzieht sich also nach denselben Regeln wie die Konjugation und Separation der Chromosomen bei Befruchtung und Keimzellenbildung. Und diese Uebereinstimmung läßt sich noch weiter verfolgen. Bei der Rückkreuzung eines Heterozygoten mit einem Homozygoten der väterlichen oder mütterlichen Form spaltet die 1. filiale Generation in eine Hälfte Hetero- und eine Hälfte Homozygoten auf nach der Formel:

$$\underbrace{DD \times DR}_{}$$
$$DD \quad DR$$

Kehren wir nun zu unserem Beispiel des nur 2 Chromosomen in seinen Zellen enthaltenden Organismus zurück und paaren 2 Individuen mit dem Chromosomenbestande AA und AB durch Gameten natürlich entweder nur A oder nur B enthalten, so müssen, wie aus Fig. 8 hervorgeht, die Zellen bei

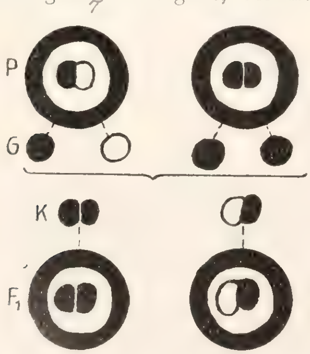


Fig. 7. Schema für das Verhalten der Chromosomen bei der Rückkreuzung einer Mendelschen Bastards mit der dominierenden parentalen Form. Buchstabenerklärung s. Figur 6. Nach Haecker.

einer Hälfte der Nachkommen mit 2 gleichen, bei der anderen mit 2 verschiedenen Nachkommen ausgestattet sein. Vereinfachen wir das Schema wieder und stellen es wieder graphisch dar, so erhalten wir die Formel:

$$\underbrace{AA \times AB}_{}$$
$$AA \quad AB$$

Wieder stimmt unsere Formel mit der Mendelschen überein. Die Kombination und Separation der Merkmale vollziehen sich wieder nach denselben Gesetzen wie jene der Chromosomen. Ueberhaupt gibt es in dem ganzen, fast unübersehbaren Tatsachenmaterial, das die moderne experimentelle Vererbungsforschung zusammengetragen hat, kaum ein Punkt, der nicht durch die Chromosomentheorie, und nur durch diese, seine befriedigende Erklärung fände. Andererseits haben zahlreiche aus der Keimzellenforschung hervorgewachsene Hypothesen durch die moderne Vererbungstheorie ihre experimentelle Bestätigung erhalten. Die Chromosomen theorie ist daher heute von allen Vererbungstheorien die am besten fundierte.

Natürlich hat aber auch sie im Laufe der Jahre manche Wandlungen durchgemacht, von denen wir die allerwichtigsten hier kurz betrachten müssen. Einen wichtigen Teil der Chromosomentheorie macht die von Rabl und Boveri begründete Individualitätstheorie (vgl. den Artikel „Befruchtung") aus, die von jeher stark bekämpft wurde. Von den ihr entgegengestellten neueren Anschauungen hat besonders Ficks Manöverierhypothese viele Anhänger gefunden. Ausgehend von der Tatsache, daß in den ruhenden Zellkernen gewöhnlich von den Chromosomen nichts zu sehen ist, diese vielmehr erst kurz vor der Mitose sichtbar werden, hält Fick zwar auch das Chromatin für die Vererbungssubstanz, will in den Chromosomen aber nicht konstante individualisierte Gebilde sehen, die sich von Zellgeneration zu Zellgeneration erhalten, sondern nur „taktische Fomationen" oder „mobile Manövrierverbände", die vor jeder Kernteilung neu gebildet werden, und denen nur die regelrechte Verteilung des Chromatins auf die Tochterzellen obliegt. Ficks Hypothese umgeht allerdings einige Schwierigkeiten der Boverischen Theorie, steht mit ihr aber nicht in so schroffem Widerspruch, wie Fick selbst und seine Anhänger annehmen. In den verschiedenen Zellen eines Organismus ist nicht nur die Chromosomenzahl konstant, sondern auch die Größenverhältnisse und oft recht beträchtlichen Formverschiedenheiten der einzelnen Chromosomen sind für jede Spezies feststehend und wiederholen sich von Zellgeneration zu Zellgeneration in genau derselben Weise. Wenn wir nun nach Fick zugeben wollten, daß nach Ablauf einer jeden Mitose die Chromosomen in ihre Bestandteile zerfallen,

so müssen wir annehmen, daß bei ihrer Neubildung wieder in jedem neuen Chromosom dieselben Chromatinteilchen vereinigt werden, aus denen das entsprechende alte bestand, sonst läßt sich die vollkommene Identität der Form zwischen dem neuen Chromosom und seinem Vorgänger nicht verstehen. Die neue „taktische Formation" muß also aus denselben Unterabteilungen bestehen, wie die entsprechende bei der vorhergehenden Mitose. Sollte also auch die „Individualität" der Chromosomen nach Ablauf einer jeden Mitose aufgegeben werden, so bleibt doch auch bei Annahme der Manövrierhypothese nicht nur die ideelle Kontinuität, an der wohl noch nie jemand gezweifelt hat, erhalten, sondern auch die materielle. Und die **Kontinuität der Chromosomen** genügt zur Erklärung der Vererbungserscheinungen, die, wie wir oben dargetan haben, auf der Kontinuität des Keimplasmas beruhen. Uebrigens sprechen neue Untersuchungen von Vejdowsky, Bonnevie u. a. dafür, daß die Chromosomen vielleicht doch auch während der Kernruhe erhalten bleiben und nur schwer sichtbar sind, weil sie ihre Färbbarkeit verlieren. Ursprünglich nahm man an, daß alle Chromosomen eines Kernes unter sich gleich seien. Daraus folgt natürlich, daß in den Keimzellen jedes Chromosom das gesamte Keimplasma, also die Summe aller dem betreffenden Organismus eigenen Vererbungspotenzen besitzt. Neuere Erfahrung machen es aber wahrscheinlich, daß jedes Chromosom nur einen Teil des Keimplasmas enthält, also als Vererbungsträger für einen bestimmten Teil des ganzen Organismus fungiert. Durch bestimmte Methoden gelingt es in Seeigeleier, die, wie die meisten Eier überhaupt, normalerweise von einem einzigen Spermium befruchtet werden, 2 hineinzubringen. In solchen „doppelbefruchteten" Eiern verläuft die Furchung nicht normal. Statt eines einzigen Teilungspoles treten 4 auf, von denen jeder eine Anzahl Chromosomen an sich zieht. Wenn dann die Eiteilung oder 1. Furchungsteilung erfolgt, so werden statt der normalen 2 Blastomeren (vgl. den Artikel „Embryologie") 4 gebildet. Durch diese abnorme Teilung wird auch die Verteilung der Chromosomen gestört. Die Normalzahl (vgl. den Artikel „Befruchtung") der von Boveri für seine Experimente benützten Seeigelart ist 36. Jede der 3 im doppelbefruchteten Ei befindlichen „Vorkerne" hatte also 18 Chromosomen und alle 3 zusammen 54. Würden nun die durch Spaltung hieraus entstehenden 108 Tochterchromosomen gleichmäßig auf alle 4 Blastomeren verteilt werden, so kämen auf jede 27, also 9 weniger als normal. Tatsächlich tritt aber eine gleichmäßige Verteilung bei der Furchung doppeltbefruchteter oder „dispermer" Eier fast nie ein, sondern die Verteilung ist eine ganz unregelmäßige. In Fig. 8 ist ein solcher Fall von irregulärer Chromosomenverteilung schematisch dargestellt, wobei der Einfachheit und Uebersichtlichkeit halber angenommen ist, daß jeder der 3 Vorkerne a, b und c nur je 2 Chromosomen besaß. Die 4 Zellen haben also ein sehr verschiedenenen Bestand an Chromosomen. Keine besitzt alle, die den normalen Bestand des Kernes einer Seeigelzelle ausmachen. Wären nun der älteren Annahme entsprechend, alle Chromosomen gleichwertig, enthielte mithin jedes für sich allein das gesamte Keimplasma, so müßte ihre Verteilung auf die 4 Furchungs-

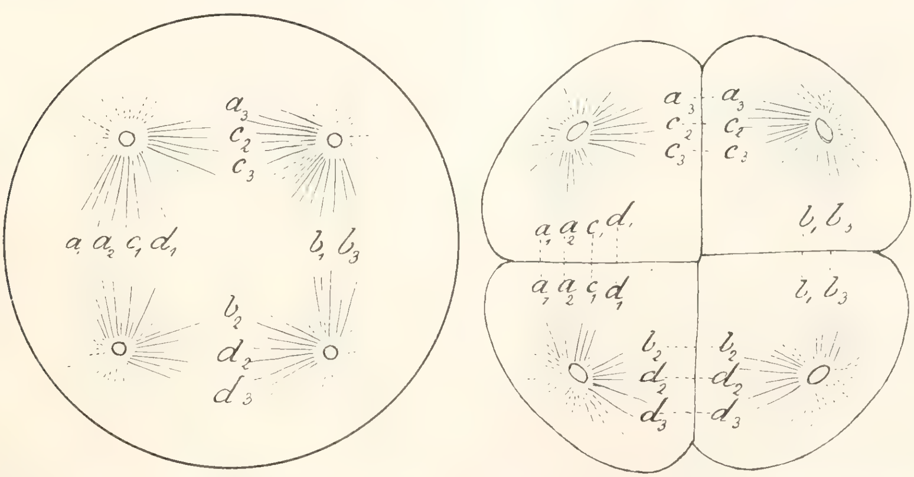


Fig. 8. Schema der Chromosomenverteilung in einem sich furchenden, doppelbefruchteten Seeigelei. Nach Boveri.

zellen gleichgültig sein. Alle 4 Zellen müßten imstande sein, sich normal zu entwickeln. Das ist aber nicht der Fall. Vielmehr ergeben sie fast alle abnorme Larven. Isoliert man sie, so ergibt nicht jede einen normalen Pluteus, wie das die Blastomeren eines einfach befruchteten oder „monospermen" Seeigeleies ausnahmslos tun. Vielmehr erweisen sie sich alle als pathologisch. Die Entwickelung verläuft mehr oder minder abnorm und endet früher oder später, immer aber vor der Erreichung des Pluteusstadiums (vgl. den Artikel „Stachelhäuter") mit dem Absterben der Larve. Daraus läßt sich nicht gut ein anderer Schluß ziehen als der, daß zur normalen Entwickelung und damit auch zur Vererbung der gesamte Chromosomenbestand nötig ist, und mit den fehlenden Chromosomen die Anlagen bestimmter Körperteile aus den Blastomeren entfernt werden. Daraus folgt aber weiter, daß jedes Chromosom nur einen Teil des ganzen Keimplasmas enthält, also sie nicht gleichwertig sein können.

Für ihre qualitative Verschiedenheit sprechen aber auch andere Beobachtungen. So sind in vielen Fällen die Chromosomen eines Zellkernes schon in Größe und Form auffallend verschieden. Besonders deutlich ist das in den Keimzellen vieler Insekten (Fig. 9).



Fig. 9. Chromosomen einer Ureizelle von Anasa triaestis. Nach Wilson. Aus Häcker.

Als eine Modifikation der Chromosomentheorie stellt sich uns Haeckers „Achromatinerhaltungshypothese" dar. Sie verlegt den Schwerpunkt von dem Chromatin auf das Linin oder Achromatin. Die Chromosomen sollen einfach durch lokale Verdichtung des im Ruhezustande des Kerns locker alveolären Chromatins entstehen, wobei jedes einem bestimmten Teil oder Territorium des Kernes entspricht. Das achromatische Kerngerüst würde also aus ebensoviel distinkten Teilen bestehen, als bei der Mitose sichtbar werden. Die starke Färbbarkeit der Chromosomen kann dabei vielleicht nur auf ihrer sehr dichten Struktur beruhen. Haeckers Hypothese braucht also gar keine besondere chromatische Substanz anzunehmen und geht so manchen gegen Boveris Theorie erhobenen Einwänden aus dem Wege. Andererseits erhält sie die Kontinuität der Chromosomen vollkommen aufrecht. Denn das achromatische Kerngerüst ist natürlich auch während der Kernruhe vorhanden und auch die Chromosomen, wenn sie nur Teile von ihm darstellen. Der Hypothese muß aber entgegengehalten werden, daß das Chromatin sich chemisch deutlich vom Achromatin oder Linin unterscheidet, also nicht einfach durch Verdichtung desselben entstanden sein kann. Auch scheint, wenigstens in vielen Fällen, bei jeder Mitose der größte Teil des Achromatins zum Aufbau der achromatischen Spindel aufgebraucht und gar nicht in die Tochterkerne aufgenommen zu werden, so daß von einer Kontinuität des Achromatins nicht gut die Rede sein kann.

Anhangsweise mag hier eine ganz neue von Meves begründete, außer ihm besonders von Duesberg vertretene Hypothese erwähnt werden, die die wahren Vererbungsträger nicht in den Chromosomen sieht, sie vielmehr überhaupt nicht im Kern lokalisiert sein läßt. Seit langer Zeit kennt man besondere organisierte Gebilde im Protoplasma der verschiedensten Zellen. Sie treten in Form von Fäden oder Körnern auf, die zum Teil schon im Leben sichtbar, sich mit gewissen Methoden distinkt färben lassen. Wegen ihrer oft ziemlich großen



Fig. 10. Zellen aus dem Darmepithel eines Hühnerembryos mit fadenförmigen Mitochondrien im Protoplasma. Nach Meves. Aus Haecker.

Aehnlichkeit mit den echten im Kern auftretenden Chromosomen hat man sie ursprünglich „Pseudochromosomen" ge-

nannt. Später haben sie verschiedene andere Namen erhalten: Mitochondrien, Chondriomiten, Chondrioconten usw. (Fig. 10). Meves nennt sie neuerdings „Plastochondrien" oder „Plastosomen". Er sowohl als Duesberg glauben beobachtet zu haben, daß eine Anzahl von fibrillären Strukturen, wie Muskelfibrillen, kollagene Fibrillen usw. aus direkter Umbildung von Plastosomen entstehen, und Meves gründete hierauf, sowie auf einige andere Beobachtungen seine „Plastosomentheorie der Vererbung". Nach dieser sollen bei der Befruchtung die Plastosomen des Spermiums mit in das Ei gelangen und sich dort mit denen des Eiplasmas durchmischen. Schließlich soll je ein väterliches mit einem mütterlichen Korn verschmelzen. So sollen durch Kopulation der väterlichen und mütterlichen „Erbanlagen" die kindlichen entstehen. Die Hypothese hat sich sehr scharfen Widerspruch gefallen lassen müssen. Die Persistenz der väterlichen Plastosomen im Ei ist, wie Meves selbst zugibt, nicht positiv erwiesen. Ferner wird die Kontinuität der Plastosomen in den somatischen Zellen ebenfalls bezweifelt. Viele Forscher sind geneigt, in den Mitochondrien und allen ähnlichen Körpern nur vorübergehende Bildungen zu sehen, die im Stoffwechselgetriebe der Zelle auftreten und wieder verschwinden. Aber auch, wenn man alle diese Einwände nicht für stichhaltig gelten lassen will, so ergeben sich aus der Theorie selbst Konsequenzen, die ihre Annahme unmöglich machen oder mindestens sehr erschweren. Die an sich nicht unrichtige Beobachtung, daß die Mitochondrien sich direkt in Bestandteile der Nerven-, Muskeln- und Bindegewebsfasern umbilden, spricht eher gegen als für Meves' Hypothese. Denn wenn sie Baustoffe für gewisse Gewebssorten sind, können sie nicht gleichzeitig das Keimplasma repräsentieren. Denn dieses darf nicht während der Histogenese aufgebraucht werden, sondern muß auch im erwachsenen Organismus noch erhalten sein. Das erfordern die Tatsachen der Regeneration. Meves lehrt uns ferner keinerlei Mechanismus kennen, der eine gleichmäßige Verteilung seiner Plastosomen auf die Tochterzellen garantiert, wie wir ihn für die Chromosomen in der Mitose besitzen. Die Kopulation der väterlichen und mütterlichen Plastosomen nach der Befruchtung spricht entschieden gegen ihre Natur als Vererbungsträger. Denn die Verschmelzung väterlicher und mütterlicher Erbanlagen zu einheitlichen Gebilden steht im strikten Widerspruch zu der Mendelschen Spaltungsregel, die gebieterisch das Selbständigbleiben der elterlichen Anlagen verlangt, wie sie die Chromosomentheorie trotz der Konjugationshypothese gewährleistet. Endlich sprechen gegen die Plastosomentheorie alle Gründe, die wir oben für die Lehre vom Kernmonopol ins Feld führen konnten.

4. **Vererbbare Eigenschaften.** Die Eigenschaften oder Merkmale, die ein erwachsener, fortpflanzungsfähiger Organismus besitzt, lassen sich ihrer Herkunft nach in 3 Gruppen einteilen. Die große Mehrzahl aller Eigenschaften eines Organismus besaßen schon seine Vorfahren: ererbte oder hereditäre Eigenschaften. Eine 2. Gruppe bilden Eigenschaften, in denen sich im Organismus zwar von seinen Vorfahren unterscheidet, die also nicht vererbt sind, die er aber doch schon von seiner Geburt an besitzt: angeborene oder kongenitale Eigenschaften. Endlich weist jeder Organismus Eigenschaften auf, die er erst nach der Geburt im Laufe seines individuellen Lebens erworben hat: erworbene Eigenschaften. Die hereditären und kongenitalen Eigenschaften sind durch Besonderheiten der Keimzellen bedingt, also keimplasmatisch begründet und können daher als blastogene zusammengefaßt werden. Ihnen stehen die erworbenen Eigenschaften gegenüber, die, vom Keimplasma unabhängig, reine Erwerbungen des Somas sind, weshalb sie als somatogene Eigenschaften den anderen Gruppen gegenübergestellt werden.

4a) Hereditäre Eigenschaften. Von vornherein ist es klar, daß alle hereditären Eigenschaften vererbbar sind. Das folgt schon aus ihrer Definition. Da sie dem Organismus durch Vererbung zugekommen sind, müssen sie sich auch weiter vererben können.

4b) Kongenitale Eigenschaften. Auch von den kongenitalen Eigenschaften nahmen ältere Autoren, z. B. Darwin an, daß sie ausnahmslos vererbt würden. Neuerdings hat man die Vererbbarkeit auf einen Teil von ihnen beschränken wollen. Als zwar blastogene, aber nicht bereits bei den Vorfahren vorhandene Merkmale, bilden die kongenitalen Eigenschaften die Grundlage für die Variabilität der Organismen. Neuere Forschungen und Theorien haben nun dahin geführt, 2 Arten von Variabilität schärfer zu unterscheiden, als es früher üblich war. Sind die Unterschiede zwischen Nachkommen und Vorfahren sehr gering, und außerdem die einzelnen unter sich verschiedenen Individuen einer Brut oder eines Wurfes miteinander und den Eltern durch Uebergänge verbunden, so daß sie sich in eine kontinuierliche Reihe bringen lassen, so spricht man von Fluktuationen oder kontinuierlicher Variabilität (vgl. den Artikel „Variabilität"). Ihnen stehen die Mutationen gegenüber, bei denen der

Unterschied zwischen Nachkommen und Eltern einen großen, sofort in die Augen springenden Betrag ausmacht, und ebenso die Brut oder der Wurf in 2 oder mehr scharf voneinander geschiedene Gruppen zerfallen, die sich nicht in eine kontinuierliche Reihe bringen lassen. Man begegnet heute vielfach der Auffassung, daß nur die Mutationen erblich sind, nicht aber die Fluktuationen. Das liegt aber wohl hauptsächlich daran, daß die Frage der Erblichkeit bei den auffälligen, stark voneinander abweichenden Mutationen viel leichter zu prüfen ist, als bei den einander sehr ähnlichen und durch Uebergänge verbundenen Fluktuationen. Jedenfalls lehren Tier- und Pflanzenzüchtung, daß auch unscheinbare Merkmale durch Zuchtwahl fixiert und gesteigert werden können, was ohne Vererbbarkeit nicht möglich wäre. Ob freilich alle Fluktuationen immer vererbt werden, läßt sich nicht entscheiden. Wir kennen aber auch Mutationen, die nicht erblich sind. Z. B. finden sich bei vielen Schneckenarten zuweilen Exemplare mit linksgewundenen Schalen. Diese durch keinerlei Uebergänge mit der normalen Form verbundene, also durch diskontinuierliche Variation oder Mutation entstandene Abnormität vererbt sich aber scheinbar nie. Die Polydaktylie oder Ueberzähligkeit an Fingern der menschlichen Hand ist ebenfalls eine echte Mutation, es sind aber trotzdem Fälle bekannt, in denen sie sich nicht vererbte. Theoretisch sollten wir eigentlich annehmen, daß alle blastogenen, in Eigenschaften des Keimplasmas begründete Merkmale bei den Nachkommen wieder erscheinen müssen. Wenn das einmal nicht der Fall ist, dürfen wir annehmen, daß irgendwelche andere uns noch unbekannte Kräfte die Vererbung verhindert haben.

4e) Somatogene Eigenschaften. Eine gesonderte Behandlung verdient die Frage, ob auch die somatogenen Eigenschaften vererbbar sind. Sie ist von jeher besonders heiß umstritten worden. Zahlreiche hervorragende Forscher, so Lamarck, Darwin, Haeckel, Naegeli u. a. haben sie immer anstandslos bejaht. Andere, mit besonderer Energie namentlich Weismann, haben dem stets widersprochen.

Von den Tatsachen, die von jeher für die Vererbung somatogener Eigenschaften ins Feld geführt worden, sind die wichtigsten die rudimentären Organe und die Vererbung von Krankheiten. Es ist bekannt, daß jedes Organ durch stetigen Gebrauch gestärkt, zum Teil auch vergrößert wird, bei dauerndem Nichtgebrauche dagegen verkümmert. Indem man annahm, daß die während des individuellen Lebens sich vollziehenden Wirkungen des Nichtgebrauchs auf die Nachkommen übertragen, also vererbt würden, glaubte man so die Verkümmerung und den allmählichen Schwund der rudimentären Organe als Folge des durch viele Generationen fortgesetzten Nichtgebrauches erklären zu können. Und viele Forscher halten auch noch heute diese Erklärung für die einzig befriedigende. Weismann hat dem aber entgegengehalten, daß die Verkümmerung nicht gebrauchter Organe sich auch ohne die Annahme der Vererbung erworbener Eigenschaften einfach durch die Selektionstheorie erklären lasse. Wird ein Organ nicht mehr gebraucht, so ist die Höhe seiner Ausbildung für die Erhaltung des betreffenden Organismus nicht mehr von wesentlicher Bedeutung. Auch Individuen, bei denen es schwächer ist, als bei den anderen derselben Spezies, haben dadurch im Kampf ums Dasein keinen Nachteil, werden also nicht mehr durch Zuchtwahl ausgemerzt. Das Organ hat seinen Selektionswert verloren. Alle möglichen Varianten des Organs, auch die am schlechtesten ausgestatteten, haben die gleiche Chance vererbt zu werden. So muß durch wahllose Vermischung aller Individuen der Spezies, auch derjenigen, bei denen das betreffende Organ am schwächsten entwickelt war, oder durch „Panmixie", wie Weismann diese ohne die Kontrolle der Selektion verlaufende Fortpflanzung genannt hat, das Organ allmählich von seiner Organisationshöhe herabsinken. Dazu kommt, daß ein nichtgebrauchtes Organ als unnützer Anhang dem Organismus und damit der Erhaltung der Art sogar schädlich werden kann, indem es anderen lebenswichtigeren Organen Nahrung entzieht. Dann wird die Panmixie aufhören und wieder Selektion eintreten, die jetzt aber auf den Schwund des ungebrauchten Organs hinarbeitet. Ferner ist zu berücksichtigen, daß auch sogenannte passiv wirksame Körperteile rudimentär werden können. Bei den Einsiedlerkrebsen oder Paguriden, die in Schneckenschalen leben, ist infolge dieser Lebensweise der bei ihren Verwandten stark gepanzerte Hinterleib vollkommen weichhäutig geworden. Die Haut hat hier also den Kalkgehalt, der den Hautpanzer der anderen Krebse so hart macht, verloren und ist rudimentär geworden. Und doch kann hierbei die Wirkung des Nichtgebrauchs nicht mitgespielt haben. Denn der Hautpanzer der Krebse wird ja nicht eigentlich gebraucht, sondern wirkt einfach durch sein Dasein. Seine Rudimentierung läßt sich also nur durch Panmixie erklären.

Auch die Lehre von den nicht angeborenen und doch erblichen Krankheiten, die eine Zeitlang als eine der festesten Stützen für die Vererbbarkeit somatogener

Eigenschaften galt, hat durch neuere Untersuchungen ihre Beweiskraft eingebüßt. Es handelt sich dabei immer um Infektionskrankheiten wie Tuberkulose, Syphilis u. a. Am frühesten ist der dem ganzen Erscheinungskomplex zugrunde liegende Zusammenhang erkannt worden bei der Pebrine, einer Krankheit der Seidenraupen. Da diese sich in der Regel erst auf einem ziemlich späten Entwickelungsstadium der Raupe bemerkbar macht, mußte sie durchaus als „erworbene Eigenschaft" erscheinen und doch wird sie auf die Nachkommen übertragen. Nun hat sich aber gezeigt, daß die Erreger der Krankheit, die sogenannten Pebrinekörper, in die Eier des Schmetterlings gelangen und daher bei seinen Nachkommen wieder die Krankheit hervorrufen. Es wird also nicht diese vererbt, sondern die Nachkommen des an Pebrine leidenden Seidenspinners erkranken an derselben Krankheit, weil bereits die Eier, aus denen sie hervorgingen, infiziert werden. Und auf solche Infektion der Keimzellen ist offenbar die sogenannte Erblichkeit von Infektionskrankheiten zum sehr großen Teil zurückzuführen. In anderen Fällen, häufig z. B. bei der Tuberkulose, wird die Erblichkeit der Krankheit dadurch vorgetäuscht, daß die Kinder tuberkulöser Eltern die Disposition für die Krankheit, d. h. eine geringe Widerstandsfähigkeit gegen die Angriffe des Erregers, geerbt haben. Dies ist aber von den Eltern nicht etwa erworben worden, sondern war ihnen angeboren oder bereits von früheren Vorfahren ererbt.

Auch gewisse allgemeine pathologische Erscheinungen, die oft für erblich erklärt werden, sind es nicht im eigentlichen Sinne des Wortes. Das geht schon aus dem Vergleich ihres Auftretens bei Eltern und Nachkommen hervor. Beim Potator machen sich z. B. die direkten Wirkungen des Alkohols als schwere Erkrankungen geltend: Magen- und Darmkatarrhe, Lebercirrhose, verschiedene Herzleiden, Delirium usw. Bei den Nachkommen zeigen sich dagegen allgemeine Körperschwäche, geringe Widerstandsfähigkeit gegen Krankheiten, Neigung zu allerlei Psychosen. Auch hier ist also nichts vererbt worden. Sondern das in den Körpersäften des Alkoholisten kreisende Gift hat auch die Keimzellen geschädigt: es handelt sich also um Vergiftung oder Intoxikation der Keimzellen. Das Gegenstück der Keimzelleninfektion bieten die Erscheinungen der sogenannten erblichen Immunisierung, die auch oft als Beweis für die Vererbung somatogener Eigenschaften angeführt werden. Macht man z. B. Mäuse durch allmähliche Gewöhnung an gewisse pflanzliche Gifte, Ricin und Abrin (Ehrlich), gegen diese immun, so haben ihre Nachkommen diese erworbene Giftfestigkeit von der Geburt an. Und doch braucht sie nicht vererbt zu sein. Da die Giftstoffe in allen Körpersäften kreisen, gelangen sie natürlich auch in die Fortpflanzungsorgane und so erwerben auch die Keimzellen und die sich aus ihnen entwickelnden Embryonen dieselbe Immunität wie das Soma. Also auch die Abrin- oder Ricinfestigkeit wird nicht vererbt, sondern von den Nachkommen bereits vor der Geburt erworben (pränatale Immunisierung). Und ebenso verhält es sich mit der Erblichkeit der Immunität gegen Krankheiten, z. B. Diphtherie, Küstenfieber des Rindes u. a.

Die experimentelle Prüfung des Problems der Vererbung somatogener Eigenschaften begann mit Verstümmelungsversuchen. Man amputierte z. B. Tieren gewisse Körperteile in der Hoffnung, an den Nachkommen wenigstens eine Verkleinerung oder Verkümmerung der entsprechenden Teile zu beobachten. Der Erfolg war aber immer negativ, auch wenn die Versuche durch zahlreiche Generationen fortgesetzt wurden. Weismann schnitt z. B. Mäusen während 22 aufeinander folgenden Generationen die Schwänze ab. Unter den im ganzen 1592 Exemplaren dieser Zuchten war nicht ein einziges mit einem irgendwie defekten Schwanz. Das großartigste Experiment dieser Art ist aber die seit Jahrtausenden bei mehreren orientalischen und anderen Völkern geübte Zirkumzision oder Beschneidung. Auch sie hat keinerlei erkennbaren Einfluß auf die Beschaffenheit der Nachkommen hervorgerufen. Ein Beispiel gibt es aber doch, in dem zwar nicht die Verletzungen selbst, aber doch wenigstens ihre Folgeerscheinungen bei den Nachkommen der operierten Tiere wieder aufzutreten scheinen. Brown-Séquard erzielte bei Meerschweinchen durch verschiedenartige Verletzungen des Nervensystems Erscheinungen, die an Symptome der menschlichen Epilepsie erinnern. Die Nachkommen der operierten Tiere waren klein und schwächlich und wiesen Lähmungserscheinungen, Atrophieen oder Gangräne an verschiedenen Körperstellen, in 1 bis 2 % der Fälle auch epileptiforme Erscheinungen auf. Nun ist aber zu bedenken, daß die von Brown-Séquard ausgeführten Operationen zum Teil sehr schwere Schädigungen des Zentralnervensystems (Entfernung eines Teiles der grauen Substanz des Gehirns, Durchschneidung des Rückenmarkes) bedeuteten. Solche müssen natürlich auch den ganzen Ernährungszustand des operierten Tieres und mithin auch seine Fortpflanzungsorgane sehr beeinträchtigen, wodurch natürlich auch die Keimzellen in Mitleidenschaft gezogen werden können. Daß letzteres der Fall war,

beweist ja auch die Kleinheit, Schwächlichkeit und Kränklichkeit der Nachkommen. Wenn nun bei diesen neben allerlei anderen auf Erkrankungen des Zentralnervensystems beruhenden Symptomen auch epileptiforme Erscheinungen auftraten, so fehlt einstweilen noch jeder Beweis, daß diese mit den ähnlichen bei den Eltern nach der Operation auftretenden wirklich in ursächlichem Zusammenhang stehen. Es ist daher begreiflich, daß gerade auch namhafte Pathologen (E. Ziegler) und Psychiater (Binswanger und Sommer) sich gegen die Beweiskraft der Experimente von Brown-Séquard für unsere Frage sehr skeptisch verhalten, obwohl die Versuche mehrfach nachgeprüft und ihre tatsächlichen Ergebnisse bestätigt worden sind.

In jeder Hinsicht wichtigere Ergebnisse als die Verstümmelungsexperimente haben Versuche ergeben, erbliche Abänderungen durch Temperatur, Feuchtigkeit und Licht, also durch Mediumeinflüsse, hervorzurufen. Die ersten, denen solche Versuche glückten, waren Standfuß und E. Fischer. Standfuß setzte Puppen des kleinen Fuchses (Vanessa urticae) niederen Temperaturen aus und erhielt aus ihnen Schmetterlinge mit stark abgeänderter Flügelzeichnung. Als er darauf einige von diesen untereinander paarte, zeigten unter ihren Nachkommen einige eine zwar weit schwächere, aber doch so deutliche Abweichung von der Norm, daß man sie nicht für Zufall halten kann. Ganz ähnlich, nur noch auffallender fielen Fischers Versuche mit dem braunen Bären Arctia caja aus. Die Einwirkung sehr niederer Temperaturen rief hier eine starke Verdunkelung der Vorderflügel infolge von Verschmelzung der dunkelbraunen Flecken hervor. Ein Pärchen solcher abgeänderter Falter lieferte 173 Nachkommen und von diesen zeigten 17 — und zwar waren es die zuletzt aus der Puppe geschlüpften — ähnliche, allerdings nicht ganz so starke Verdunkelung der Vorderflügel, wie die Eltern (Fig. 11). Aehnliche Versuche führte Sumner mit Mäusen aus: Bei diesen nehmen die Haare, wenn sie in höherer Temperatur aufgezogen werden (26⁰ in den Experimenten Sumners) eine größere Länge an, als sie bei normaler Temperatur zeigen. Hand in Hand damit geht eine Verminderung der Behaarung und ein exzessives Hervortreten der äußeren Genitalien. Bei den in normalen Bedingungen gehaltenen Nachkommen der Tiere waren diese Differenzen noch vorhanden, schwächten sich aber während des Heranwachsens ab. Doch blieben sie immer noch so deutlich, daß sie nicht als Zufallsresultat gedeutet werden konnten. Daß auch Lichteinflüsse scheinbar erbliche Veränderungen hervorrufen können, hat Kammerer gezeigt (vgl. den Artikel „Variabilität"). Durch jahrelanges Halten auf gelbem Grunde verwandelt sich der gewöhnliche, schwarz und gelb gefleckte Feuersalamander (Salamandra maculosa) in ein fast einfarbig gelbes Tier, während schwarzer Grund ein fast völliges Zurücktreten der gelben Farbe veranlaßte. Die Nachkommen der gelben Tiere wurden nun zur Hälfte auf gelben, zur Hälfte auf schwarzem Grunde gehalten. Die letzteren wiesen dann immer noch recht viel gelb auf. Die Nachkommen auf gelbem Grunde zeigten aber das Gelb noch ausgedehnter, als die Eltern (Fig. 12). Durch die Versuche von Standfuß, Fischer, Sumner, Kammerer und zahlreiche ähnliche Experimente anderer Forscher schien also die Vererbung somatogener Eigenschaften wirklich erwiesen. Ein Einwand kann ihnen aber immer noch gemacht werden. Die in Standfuß' und Fischers Experimenten angewandten niederen Temperaturen wirken ja nicht bloß auf die Körperoberfläche, sondern auf den

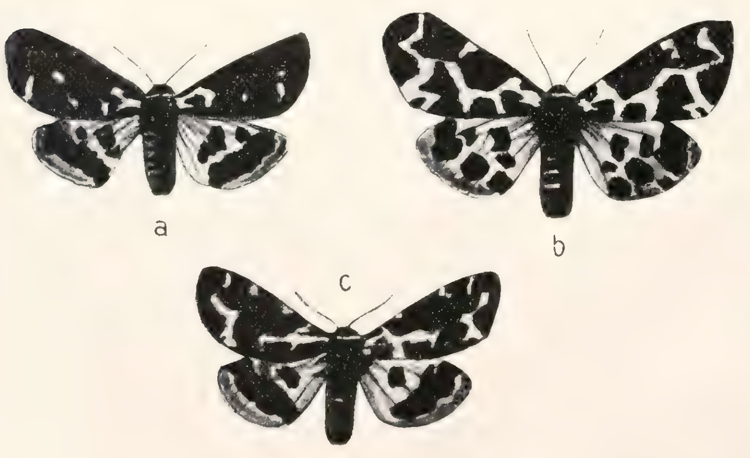


Fig. 11. Arctia caja. a und b, durch Einwirkung von Kälte auf die Puppen abgeänderte Falter (♂ und ♀), c einer der am meisten abgeänderten Nachkommen von a×b. Nach Fischer. Aus Plate.

ganzen Organismus, also auch auf die Fortpflanzungsorgane und das in ihnen enthaltene Keimplasma. Dieselben Einflüsse also, die an den in den Puppen der Versuchstiere sich entwickelnden Flügeln gewisse Veränderungen der Zeichnung bewirkten oder „induzierten", wirkten in ganz gleicher oder paralleler Richtung auch auf die in den Gonaden der Puppen befindlichen Keimzellen.



Fig. 12. Feuersalamander. a Muttertier mit experimentell stark ausgedehntem Gelb, b Nachkomme auf schwarzem, c Nachkomme auf gelbem Grunde gehalten. Nach Kammerer. Aus Goldschmidt.

Es ist also nicht verwunderlich, daß diese Schmetterlinge lieferten, die in paralleler Richtung abgeändert waren, wie die Eltern. Danach würde es sich bei den erwähnten Versuchen also gar nicht um Vererbung somatogener Eigenschaften, sondern um Parallelinduktion (Detto) handeln. Daß wirklich diese in den Versuchen Standfuß' und Fischers wirksam war und nicht die Vererbung, wird durch neuere Experimente von Tower bewiesen. Dieser amerikanische Forscher ließ auf Koloradokäfer (Leptinotarsa decemlineata) im Puppenstadium verschiedene äußere Faktoren (Wärme, Kälte, Feuchtigkeit) einwirken und erzielte so bestimmte Färbungsabänderungen an den aus den Puppen schlüpfenden Käfern. Diese Abänderungen waren aber nicht erblich; die unter normalen Bedingungen aufgezogenen Nachkommen zeigten normale Färbung. Ließ Tower aber dieselben äußeren Faktoren auf erwachsene Käfer einwirken, so veränderten diese natürlich ihre Zeichnung nicht mehr, dagegen zeigten ihre Nachkommen dieselben Abänderungen, wie die Käfer der ersten Versuchsreihe. Hier war es also ganz klar, daß die Abänderungen der filialen Generation nicht vom Soma der parentalen induziert waren, sondern von der Einwirkung der Mediumeinflüsse auf die Keimzellen, aus denen sie stammten, also auf das eigene Keimplasma. Tower hatte so die Experimente von Standfuß und Fischer gleichsam in zwei Teile zerlegt und dadurch ihre Ergebnisse dem Verständnis wesentlich näher gebracht. Daß er bei seiner Versuchsreihe andere Resultate erhielt, als Standfuß und Fischer, erklärt sich ungezwungen aus einer Verschiedenheit in der Entwickelung der Keimzellen bei den Schmetterlingen und den von Tower benutzten Käfern. Bei ersteren beginnt die Reifung der Eier und Spermien sehr früh, und der aus der Puppe schlüpfende Schmetterling enthält in seinen Gonaden lauter reife, befruchtungsfähige Keimzellen. Bei den Chrysomeliden oder Blattkäfern aber, zu denen Leptinotarsa gehört, beginnt die Reifung der Geschlechtszellen erst nach dem Abschluß der Puppenruhe. Nun haben Towers Versuche mit erwachsenen Käfern ergeben, daß die Mediumeinflüsse nur dann eine Abänderung der filialen Generation hervorrufen, wenn sie auf die parentale während der Reifeperiode der Keimzellen einwirken. Diese haben also eine „sensible Periode" und werden nur während dieser durch Mediumeinflüsse alteriert. Dasselbe gilt aber auch vom Soma. Durch Wärmeexperimente von Standfuß wissen wir, daß das Kleid des zukünftigen Falters nur dann verändert wird, wenn man die erhöhte Temperatur auf die Puppen nicht später als 3 bis 4 Tage nach der Verpuppung einwirken läßt. Später gelingt eine Beeinflussung der Zeichnung des in der Puppe ruhenden Schmetterlings nicht mehr, weil dann eben die sensible Periode vorüber ist. Bei den Schmetterlingen vollzieht sich, wie gesagt, die Reifung der Geschlechtszellen schon in der Puppe, es kann also bei ihnen die sensible Periode der Keimzellen mit jener des Somas zusammenfallen und so ist hier Parallelinduktion und damit die Vortäuschung der Vererbung somatogener Eigenschaften möglich, bei Leptinotarsa aber nicht. Dazu stimmt ausgezeichnet, daß in Fischers oben mitgeteiltem Experiment die 17 abgeänderten Stücke unter den im ganzen 173 der filialen Generation zugleich die zuletzt geschlüpften waren. Ein Zufall kann es doch nicht sein, daß von ihren über 150 älteren Geschwistern keines in derselben Richtung modifiziert war wie die Eltern. Dieses Ergebnis, daß bei der Annahme der Vererbung somatogener Eigenschaften vollkommen rätselhaft erscheint, erklärt sich sehr einfach vom Standpunkt der Parallelinduktion aus. In

den Eierstöcken eines Schmetterlings sind natürlich nicht immer alle Eier auf demselben Stadium, wir können daher annehmen, daß in Fischers Experiment nur noch ein Rest der Keimzellen sich in der sensiblen Periode befanden, und daß aus diesen die 17 abgeänderten Stücke hervorgingen, während alle anderen die sensible Periode bereits überschritten hatten, also nicht mehr beeinflußbar waren. In der Entwickelung zurückgebliebene Eier müssen aber natürlich, sonst gleiche Bedingungen vorausgesetzt, später Falter liefern, als weiter entwickelte. Die Versuche von Sumner und Kammerer scheinen auf den ersten Blick sich der Deutung durch Parallelinduktion zu versagen. Denn man sollte annehmen, daß in einer Maus, also einem warmblütigen Organismus, die Keimzellen gegen die Außentemperatur unempfänglich und in ihrem Verhalten nur von der Eigenwärme des Körpers abhängig seien. Und daß die Keimzellen eines Salamanders von der Farbe des Untergrundes, auf dem das Tier gehalten wird, beeinflußt werden sollten, erscheint gleichfalls schwer vorstellbar. Und doch ist es sehr wohl möglich, daß in beiden Fällen Parallelinduktion wirksam war. Congdon hat gezeigt, daß die Körpertemperatur von Ratten und Mäusen, im Rectum gemessen, nicht so unabhängig von der Außentemperatur ist, wie man annahm. Vielmehr ist sie z. B. bei Ratten, die in einer Temperatur von 38° aufgezogen werden, um einen ganzen Grad höher, als bei solchen, die von ihrer Geburt an bei einer Umgebung von 16° gelebt hatten. Und bei Mäusen, die aus einer Temperatur von 16° in eine solche von 25° oder 30° gebracht werden, stieg die Körperwärme sogar im Laufe mehrerer Tage um 2°. Bei den Versuchstieren Sumners waren also nicht nur die für die Veränderungen der Ohren, Schwänze, des Haarkleides usw. verantwortlichen Körperzellen dem Reize abnorm hoher Temperatur ausgesetzt, sondern ganz ebenso die Keimzellen. Ferner hat Przibram bei ähnlichen Versuchen mit Ratten gefunden, daß die durch hohe Temperaturen hervorgerufenen Veränderungen nur dann bei den Nachkommen wieder auftraten, wenn die Befruchtung noch unter den veränderten Bedingungen stattgefunden hatte, d. h. aber zugleich, wenn die Keimzellen noch während ihrer Reifeteilungen also in ihrer sensiblen Periode, vom Temperaturreiz getroffen wurden.

Auch für Kammerers Experimente haben neuere Untersuchungen die Möglichkeit der Parallelinduktion nachgewiesen. Secerov hat nämlich gezeigt, daß ein erheblicher Bruchteil des einen Salamander bestrahlenden Lichtes den Körper durchdringt und bis zu den Gonaden gelangen und dort die Keimzellen beeinflussen kann.

Eine Reihe von Vererbungsexperimenten gibt es aber doch, bei denen sich der Einwand der Parallelinduktion nicht erheben läßt. Es sind dies die Versuche mit sogenannten erzwungenen Instinktsabänderungen. Die ältesten exakten, hierher gehörigen Versuche, die deshalb in der Vererbungsliteratur eine große Rolle spielen, sind von Chauvin mit dem Axolotl angestellt worden. Dieses auch sonst sehr beliebte Versuchstier ist bekanntlich eine neotenische Larvenform von Amblystoma tigrinum (vgl. den Artikel „Amphibien"), die, dauernd im Wasser bleibend, die Kiemenatmung beibehält und die Metamorphose, die sie gleich ihren Verwandten beim Uebergang zum Landleben und zur Lungenatmung durchmachen sollte, ganz aufgegeben hat. Durch geeignete Maßregeln gelang es nun Chauvin mehrfach Axolotln den Uebergang zum Landleben und damit die Metamorphose wieder aufzuzwingen. Und als Nachkommen solcher sekundär wieder zum Amblystoma gewordenen Axolotl demselben Versuche unterworfen worden, ergab sich das überraschende Resultat, daß sämtliche 20 Versuchstiere, sobald ihnen die Gelegenheit dazu geboten wurde, ohne jeden Zwang spontan ans Land gingen und dort ihre Metamorphose durchmachten. Chauvin nimmt an und zahlreiche Forscher haben ihr darin zugestimmt, daß der Hang zur Metamorphose durch Vererbung auf diese 20 Versuchstiere übertragen war. Nun liegt der Fall aber doch so, daß den Eltern der Uebergang zum Landleben durch rigorose Maßregeln aufgezwungen werden mußte. Der „Hang" zur Metamorphose, der sich bei allen 20 Nachkommen, wenn auch in verschiedenem Grade zeigte, kann also unmöglich von den Eltern ererbt sein, da diese ihn ja gar nicht besaßen. Die Erklärung des Versuchsergebnisses liegt auf einem ganz anderen Felde. Die ersten Axolotl, die Vorfahren aller heute lebenden, stammten ausnahmslos von normalen Amblystomen ab, die erst auf dem Lande und nach der Metamorphose fortpflanzungsfähig wurden. Die Fähigkeit, zu der alten, natürlichen Lebensweise der Spezies zurückzukehren, ist bei den heutigen Axolotln recht verschieden stark entwickelt. Das zeigt der Verlauf aller mit ihnen in dieser Richtung angestellten Experimente. Stets gelingt es nur bei einem Teil der Versuchstiere, ihnen die Lebensweise ihrer entfernten Vorfahren, der Amblystomen, aufzuzwingen. Die anderen gehen während des Versuchs zugrunde. Wenn nun Chauvin aus den Ueberlebenden eines solchen Versuches 2 Tiere zur Paarung brachte, so hatte sie damit, ohne es zu wollen, Zucht-

wahl geübt. Wie wir heute sagen würden, hatte sie aus einer Population die Vertreter zweier Linien, die beide die Fähigkeit der Rückkehr zum Landleben in höherem Maße besaßen, als viele andere in derselben Population enthaltene, für ihr Experiment ausgewählt. Daß aber bei Kreuzung zweier Linien, die beide nach derselben Richtung abändern, der Grad der Abänderung verstärkt werden kann, ist eine jedem Züchter bekannte Tatsache. Und eine beträchtliche Leichtigkeit der Rückanpassung an das Landleben ist natürlich die unerläßliche Bedingung für die spontane Auswanderung aus dem Wasser, oder der „Hang" zur Metamorphose, wie Chauvin sich ausdrückt. Also nicht auf Vererbung beruht das Resultat ihres Versuchs, sondern wahrscheinlich auf Zuchtwahl. Wir mußten es trotzdem hier so ausführlich behandeln, weil es uns der Schlüssel zu einer Anzahl ähnlicher Experimente geben kann.

In erster Linie sind hier Kammerers Versuche mit dem Feuer- und dem Alpensalamander (Salamandra maculosa und atra) zu erwähnen. Die beiden nahverwandten Spezies unterscheiden sich scharf durch die Art ihrer Fortpflanzung. Der Alpensalamander lebt in beträchtlichen Höhen, wo ihm kein Wasser zur Verfügung steht. Er muß daher seine Jungen auf dem festen Lande absetzen. Und zwar gebiert er jedesmal nur 2 Junge, während die übrigen Eier im Uterus zu einem Dotterbrei eingeschmolzen werden, und den beiden überlebenden Embryonen als Nahrung dienen. Diese machen im Uterus der Mutter ihre Metamorphose durch und haben bei der Geburt bereits keine Kiemen mehr. Der Feuersalamander setzt dagegen, gleich anderen geschwänzten Amphibien, eine größere Zahl noch kiementragender, also noch auf einem Larvenstadium stehender Junge ins Wasser ab, die erst dort ihre Metamorphose absolvieren. Durch Aufzucht von Feuersalamandern bei geringer Feuchtigkeit hat nun Kammerer ihnen die Fortpflanzungsweise von Salamandra atra aufzwingen können. Und die kiemenlos geborenen Feuersalamander gebären auch dann, wenn sie in normalen Feuchtigkeitsbedingungen aufgezogen werden, Larven, welche hinsichtlich ihrer geringen Zahl, ihrer bedeutenden Größe und vorgeschrittenen Entwickelung immer noch eine beträchtliche Annäherung an Salamandra atra aufweisen. Kammerer machte nun auch die Gegenprobe. Er hielt Alpensalamander in wassergesättigter Umgebung, und jetzt setzten sie statt der 2 Vollmolche eine größere Anzahl von kiementragenden Larven ab, wie das der Feuersalamander normalerweise tut; und diese als Larven geborene Stücke von Salamandra atra gebaren im Wasser abermals Larven, die denen von Salamandra maculosa noch ähnlicher waren. Es scheint also wirklich eine Vererbung der aufgezwungenen Fortpflanzungsweise vorzuliegen. Doch lassen auch diese Versuche eine andere Deutung zu. In der Versuchsreihe mit dem Feuersalamander ging im Uterus des Versuchstieres ein großer Teil der Eier zugrunde, und nur 2 entwickelten sich. Es hat hier also ein „intrauteriner Kampf ums Dasein" stattgefunden, aus dem nur die 2 Eier siegreich hervorgingen, die die Fähigkeit, sich im Mutterleibe zu entwickeln, in höherem Maße besaßen, als ihre Geschwister. Und diese ihnen angeborene Eigenschaft vererbten sie auf ihre Jungen. Mit anderen Worten, Kammerer hatte, ganz wie Chauvin, unbewußte Zuchtwahl geübt. Für seine 2. Versuchsreihe müssen wir ein anderes Erklärungsprinzip heranziehen. Die eigentümliche Fortpflanzungsweise des Alpensalamanders ist sicher nicht primitiv, da sie allen seinen Verwandten fehlt, sondern eine ihm durch besonders harte Lebensbedingungen aufgenötigte. Bringt man ihn nun in Verhältnisse, in denen er seine Jungen auf früheren Stadien absetzen kann, so verlassen diese früher den Uterus, und zwar natürlich in größerer Zahl, da noch nicht alle bis auf 2 der Enge und dem Nahrungsmangel im Mutterleibe zum Opfer gefallen sind. Es ist durch Kammerers Versuchsanordnung der intrauterine Kampf ums Dasein aufgehoben oder wenigstens stark gemildert worden. Dadurch erklärt sich auch, warum die Nachkommen der als Larven geborenen Alpensalamander noch früher zur Welt kommen. Durch die Aufhebung des Kampfes ums Dasein und damit der Zuchtwahl tritt „Panmixie" (s. S. 254) ein, und die den Vorfahren angezüchtete Fähigkeit, im Mutterleibe die Metamorphose durchzumachen, geht von Generation zu Generation mehr verloren. Es handelt sich also in Kammerers 2. Versuchsreihe gar nicht um die Vererbung angeborener Eigenschaften, sondern um den Verlust angezüchteter, durch Aufhebung der Auslese. Eine Reihe ähnlicher von Kammerer mit Amphibien und Reptilien angestellter Experimente bieten, so wichtig sie für die Lösung anderer Probleme sind, auch keine eindeutigen Beweise für die Vererbung somatogener Eigenschaften.

Schließlich sind noch einige Experimente mit Protisten zu erwähnen, die oft als Beweise für die Vererbung erworbener Eigenschaften ins Feld geführt werden. So verlieren gewisse Bakterien, z. B. die Milzbrandbazillen (Bacillus anthracis) ihre giftigen Eigenschaften, wenn sie auf bestimmten Nähr-

böden oder bei hoher Temperatur kultiviert werden, und die so erlangte Ungiftigkeit kann von den Nachkommen auch unter normalen Bedingungen festgehalten werden, z. B. wenn sie ein Versuchstier passieren, das hochgradig empfänglich für Milzbrand ist. In ähnlicher Weise verlieren farbstoffbildende Bakterien (z. B. der Bacillus prodigiosus), in höheren Temperaturen kultiviert, die Fähigkeit zur Bildung von Farbstoffen, werden farblos, und diese neuen Rassen bilden längere Zeit hindurch, auch unter normalen Bedingungen, keinen Farbstoff mehr. Werden hier auch zweifellos erworbene Eigenschaften vererbt, so sind diese ebenso sicher keine wirklich somatogenen. Denn bei den Bakterien, diesen niedersten aller bekannten Protisten, die zum Teil ja noch nicht mal einen deutlich organisierten, mit Chromosomen ausgestatteten Kern besitzen, ist eine Scheidung in Keimplasma und Soma noch garnicht eingetreten, also kann bei ihnen auch noch nicht von somatogenen Eigenschaften gesprochen werden. Bei höher organisierten Protisten aber mit gut entwickelten Kernen haben vielfache Versuche ergeben, daß erworbene Eigenschaften auch bei der einfachen vegetativen Fortpflanzung durch Teilung nicht vererbt werden. Metalnikow fütterte Infusorien (Paramaecium aurelia) mit Karmin-, Sepia- und Aluminiumpartikelchen. Diese Substanzen enthalten natürlich keinerlei Nährstoffe für die Infusorien; sie passieren unverdaut den Körper und bilden eine unnütze Belastung für die Lebenstätigkeit des Tieres. Metalnikow machte nun die interessante Beobachtung, daß bei Fortsetzung der Fütterungsversuche die genannten unverdaulichen Stoffe allmählich immer langsamer aufgenommen wurden. Schließlich wiesen die Tiere sie überhaupt zurück. Sie hatten gleichsam ihre Wertlosigkeit oder Schädlichkeit kennen gelernt. Doch dauert diese Fähigkeit, unverdauliche Substanzen von wirklichen Nahrungsstoffen zu unterscheiden, immer nur bis zur Teilung. Die Tochtertiere müssen sie von neuem erwerben. Wir sehen also hier, daß eine somatogene Eigenschaft auch bei einfacher vegetativer Teilung nicht vererbt wird, obgleich das „Soma" des Tochtertieres ein Teil des elterlichen „Somas" ist, mit diesem also in vollständigster materieller Kontinuität steht. Jennings schließt denn auch aus zahlreichen Versuchen mit Infusorien, daß das Problem der Vererbung erworbener Eigenschaften bei den Protozoen auf dieselben Schwierigkeiten stößt, wie bei den Metazoen. Um vererbt zu werden, muß eine Eigenschaft auch bei Einzelligen hervorgerufen werden durch einen Einfluß, der in irgendeiner Weise auch den Mechanismus der Fortpflanzung alteriert, oder mit anderen Worten auch auf das Keimplasma einwirkt.

Lassen sich schon aus der experimentellen Forschung keine exakten Beweise für die Vererbung somatogener Eigenschaften gewinnen, so gilt das erst recht für alle Versuche ihre Existenz aus anatomischen oder biologischen Beobachtungen darzutun. Denn hier ist es noch viel schwerer, andere Faktoren auszuschließen, die Schlüsse sind daher immer ganz unsicher. Es würde uns daher zu weit führen, wollten wir alle derartigen Beobachtungen aufzählen und einer so genauen Analyse unterziehen, wie wir es mit den wichtigsten einschlägigen Experimenten tun mußten. Ein Beispiel mag uns genügen, um zu sehen, in welcher Weise bei derartigen Beweisführungen argumentiert wird, und wie unsicher hier alle Schlußfolgerungen sind. Die erwachsene Saatkrähe (Corvus frugilegus) hat zum Unterschiede von ihren Verwandten ein federloses Gesicht, eine ihre Schnabelwurzel umgebende nackte Region. Da nun ihre Jungen das Nest mit völlig befiederter Schnabelwurzel verlassen, so nahm man früher an, daß die Saatkrähe die Federn am Gesicht verliere, weil sie sie bei ihrer Ernährungsart durch Bohren mit dem Schnabel in der Erde abscheuere, und schloß daraus, daß hier seit uralten Zeiten eine „Verstümmelung" stattgefunden habe, ohne daß sie vererbt worden wäre. Später aber wurde festgestellt, daß die Federn an der Schnabelwurzel von selbst ausfallen, auch wenn man Nestjunge der Saatkrähe auffüttert und sie am Bohren in der Erde und sonstigen Beschädigungen der betreffenden Federn verhindert. Daraus schien sich der Schluß zu ergeben, daß hier in der Tat eine Vererbung einer Verstümmelung vorliege. Aber einerseits kann auch hier der Panmixieeinwand (s. S. 254) erhoben werden. Andererseits ist es ja auch gar nicht erwiesen, daß die Kahlheit der Schnabelwurzelumgebung von den Vorfahren der Saatkrähe ursprünglich durch Abscheuern beim Bohren in der Erde erworben wurde. Vielmehr können sie auch auf andere Weise zu dem Verlust der betreffenden Federn gekommen sein. Wir sehen denn auch, daß ein so überzeugter Vertreter der Lehre von der Vererbung erworbener Eigenschaften, wie Haacke, dem ich dieses Beispiel entnehme, ihm jede Beweiskraft abspricht.

Nachdem wir gesehen haben, daß eine wirkliche Vererbung wirklich somatogener Eigenschaften in keinem Falle einwandsfrei bewiesen ist, bleibt noch die Frage zu untersuchen, ob sie überhaupt möglich und bei Spekulationen über die Abänderungen der Tier- und Pflanzenformen wenigstens als vorläufige Arbeitshypothese zulässig ist. Es

hat nun allerdings nicht an Versuchen gefehlt, die Uebertragung von durch das Soma eines Organismus neu erworbenen Eigenschaften auf sein Keimplasma oder die Umwandlung somatogener Eigenschaften in blastogene vorstellbar zu machen. Alle diese Versuche aber, von denen wir die wichtigsten in einem späteren Abschnitt noch kennen lernen, haben nur wenige Forscher überzeugen können. In neuester Zeit ist die Frage noch einmal von Roux sehr eingehend und kritisch studiert worden, mit dem Ergebnis, daß die Annahme der Vererbung somatogener Eigenschaften eine ganze Reihe höchst komplizierter Vorgänge fordert, die uns zur Zeit alle noch gar nicht vorstellbar sind. Es müßten also schon sehr gewichtige, vollkommen eindeutige Beweise für die Vererbung somatogener Eigenschaften vorliegen, um uns zu zwingen, ihre Existenz anzunehmen, und sie als wichtigen Faktor bei der Erforschung von Deszendenzproblemen mit in Rechnung zu stellen, obgleich uns vor der Hand noch jede Möglichkeit fehlt, uns die ihr zugrunde liegenden physiologischen Prozesse vorzustellen.

Denselben Einwand der Unvorstellbarkeit hat man aber auch der Theorie der Parallelinduktion gemacht, die uns geholfen hat, einige vermeintliche Fälle von Vererbung somatogener Eigenschaften aufzuklären. Man hat gesagt, daß auch bei identischer Einwirkung desselben Agens auf das entwickelte Soma und auf die Keimzellen, doch beide, weil an sich sehr verschieden, auch ganz verschieden beeinflußt werden und daher auch verschieden reagieren müssen. Dieser Einwand ist aber von Roux entkräftet worden durch den Hinweis auf die Tatsachen der Regeneration und Regulation (vgl. den Artikel „Regeneration"). Wenn ein Organismus verlorengegangene Körperteile ersetzen kann, wenn ein herausgeschnittener Teil eines Organismus sogar imstande ist, sich wieder zum ganzen Individuum zu ergänzen, und mit Hilfe der ihm verbliebenen Zellen und Gewebe alle anderen, oft sehr verschiedenartigen, neu hervorbringen kann, so beweist das, daß auch in den Zellen des erwachsenen Somas noch die Anlagen für andere Gewebe und Organe, ja mitunter für alle Teile des ganzen Organismus in noch unentwickeltem, aber entwickelungsfähigem Zustande vorhanden sind. Oder mit anderen Worten, auch die Somazellen enthalten noch Keimplasma, das dem der Keimzellen wesensgleich ist. Diejenigen äußeren Einwirkungen nun, welche die Gestaltung des Individuums verändern, wirken natürlich nicht nur auf die bereits fertig gebildeten Teile, sondern ebenso auf das in den Somazellen enthaltene Keimplasma. Und nur dieses kann auf äußere Einwirkung noch durch Abänderung der noch in Entwickelung begriffenen Körperteile reagieren. Organe oder Gewebe, deren Entwickelung wirklich abgeschlossen ist, wie z. B. die Flügeldecken erwachsener Käfer in den Versuchen von Tower, können natürlich durch keinerlei Einflüsse mehr neue Eigenschaften erwerben, wohl aber solche Körperteile, die noch wachsen, oder aber gewisse Bestandteile, wie Haare, Epidermisschuppen usw., die periodisch abgestoßen und durch neue ersetzt werden. Da nun das Keimplasma in den Somazellen dem in den Keimzellen identisch ist, so wirken bei der Parallelinduktion die gleichen Faktoren auf das gleiche Objekt, das Resultat muß also gleich sein. Damit ist die Möglichkeit der Parallelinduktion prinzipiell bewiesen.

Der langjährige, erbitterte Streit um die Frage der Vererbung erworbener Eigenschaften ist für die Wissenschaft von großem Nutzen gewesen. Denn er hat dazu geführt, das Problem schärfer zu formulieren und hat uns gelehrt, sicher zwischen blastogenen und somatogenen Eigenschaften zu unterscheiden.

5. Vererbungsformen. 5a) Intermediäre Vererbung. Bei dieser Form der Vererbung gleichen die Nachkommen in ihren Merkmalen oder Eigenschaften keinem der beiden Eltern, die ja untereinander immer etwas verschieden sind, vollkommen, sondern nehmen eine Mittelstellung zwischen ihnen ein. Das war ja auch priori zu erwarten. Denn da jede Keimzelle die Potenz hat, einen dem parentalen identischen oder fast identischen filialen Organismus aufzubauen, so müssen bei der „Kreuzung" zwischen zwei verschiedenen Tier- oder Pflanzenpersonen auch die Potenzen der Keimzellen sich kreuzen und ein Produkt liefern, das nach dem Gesetz vom Parallelogramm der Kräfte als Resultante in der Mitte zwischen den beiden Komponenten, in unserem Fall also den elterlichen Vererbungspotenzen liegen muß.

Die intermediäre Vererbung ist in der Natur weit verbreitet und scheint besonders bei Artkreuzungen die Regel zu sein. Als sehr klares Beispiel sei hier der Liebespfeil (vgl. den Artikel „Mollusca") der Bastarde zwischen Garten- und Hainschnecke (Tachea, Helix hortensis und nemoralis) angeführt (Fig. 13). Bei der Gartenschnecke hat er eine schlank lanzettliche Form mit langen sich allmählich verjüngendem Stil und 4 einfachen Längskielen. Der Liebespfeil der Hainschnecke ist dagegen krumm dolchförmig mit kurzem Stiel, und die Längskiele sind rinnenförmig eingebuchtet. Der Bastard hat einen Pfeil, der zwar gerade

ist, wie der von Tachea hortensis, sich sonst aber der Dolchform von Tachea nemoralis nähert. Die Form des Stieles steht ebenfalls in der Mitte zwischen den beiden parentalen Formen. Und von den

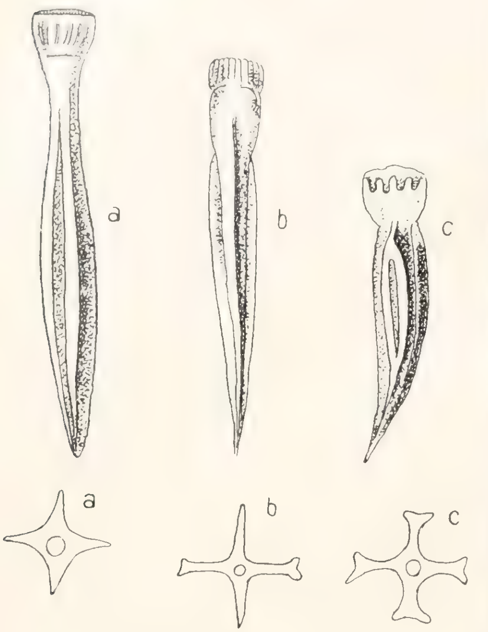


Fig. 13. Liebespfeile oben in toto, unten im Querschnitt: a von Helix hortensis, c von Helix nemoralis, b von dem Bastard beider. Nach Lang. Aus Goldschmidt.

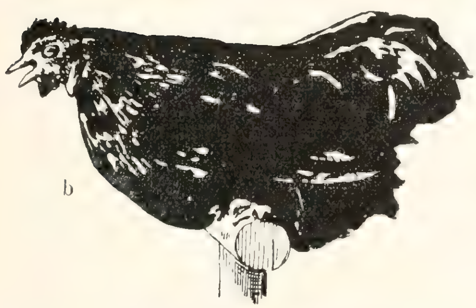
4 Längskielen haben 2 die rinnenförmige Einbuchtung der Hainschnecke, die beiden anderen sind einfach wie bei der Gartenschnecke. Doch auch bei sehr vielen Kreuzungen zwischen Rassen oder Varietäten hat man intermediäre Vererbung beobachtet. Wird z. B. eine weißblühende Rasse der Wunderblume Mirabilis jalapa mit einer rotblühenden gekreuzt, so sind die Blüten der Nachkommen hellrosa. Nicht immer sind übrigens die Glieder der filialen Generation einander gleich, oft variieren sie beträchtlich und stellen dann eine mehr oder minder kontinuierliche Reihe zwischen den beiden parentalen Formen dar oder „pendeln", wie man zu sagen pflegt, zwischen diesen. Andererseits können die Nachkommen zum Teil mehr dem Vater, zum Teil mehr der Mutter gleichen, „patroklin" oder „matroklin" sein.

5b) Alternative Vererbung. Bei dieser Form der Vererbung gleichen die Nachkommen den parentalen Formen vollständig, und zwar entweder alle derselben, oder ein Teil der einen, der andere der anderen. Das Nähere über diese Form der Vererbung vgl. den Artikel „Bastardierung".

5c) Mosaikvererbung. Bei dieser Form der Vererbung mischen sich die elterlichen Eigenschaften nicht, sondern treten an den Nachkommen nebeneinander auf. So können z. B. bei Kreuzung von schwarzen und weißen Hühnern die Jungen schwarz und weiß gesprenkelt erscheinen, indem an den meisten Federn die väterliche und mütterliche Farbe nebeneinander auftreten (Fig. 14). Manche Forscher betrachten die Mosaikvererbung als eine Unterabteilung der intermediären, weil ja auch bei ihr die filiale Form eine Mittelstellung zwischen den beiden elterlichen einnimmt. Es dürfte sich aber mehr empfehlen, sie der alternativen Vererbung anzureihen. Denn wie bei dieser, tritt nie eine gleichzeitige Wirksamkeit der beiden elterlichen Vererbungspotenzen ein; sondern diese bleiben voneinander unbeeinflußt und selbständig, wenn sie sich auch auf einem kleinen Bezirk des Körpers, z. B. einer Feder, nebeneinander geltend machen können. Im ganzen ist das Wesen der Mosaikvererbung noch wenig erforscht. Ueber Atavismus, geschlechtsbegrenzte und einige andere besondere Formen der Vererbung vgl. den Artikel „Bastardierung".

6. Vererbung und Artbildung. Bei Untersuchungen über Entstehung und Veränderung der Arten pflegt man unter dem Vorgange Haeckels in der Vererbung den konservativen Faktor zu sehen, der die Eigenschaften der Organismen fixiert und festhält. Ihr stehen als fortschrittliche Faktoren, die immer neue Abänderungen schaffen, die Variabilität und die Anpassung gegenüber. Wir dürfen aber nicht vergessen, daß Haeckel neben der „konservativen" auch eine „progressive" Vererbung annahm. Als überzeugter Anhänger von der Lehre der Vererbung somatogener Eigenschaften schrieb er allen Organismen die Fähigkeit zu, alle durch direkte Anpassung erworbenen Eigenschaften unter günstigen Umständen auf ihre Nachkommen zu vererben, so daß nach seiner Ansicht die Vererbung nicht nur Altes bewahrt, sondern auch Neues schafft. Nun haben wir gesehen, daß es eine Vererbung rein somatogener Eigenschaften wahrscheinlich nicht gibt. Aber die durch zahlreiche Untersuchungen und Experimente dargetane Parallelinduktion leistet dasselbe, wie die Vererbung somatogener Eigenschaften. Man kann also auch heute noch, wenn auch in etwas anderem Sinne als Haeckel von einer „progressiven Vererbung" sprechen. Wie stark die konservative Macht der Vererbung ist, lehren uns manche Beispiele, in denen sich Tier- oder Pflanzenformen durch viele geo-





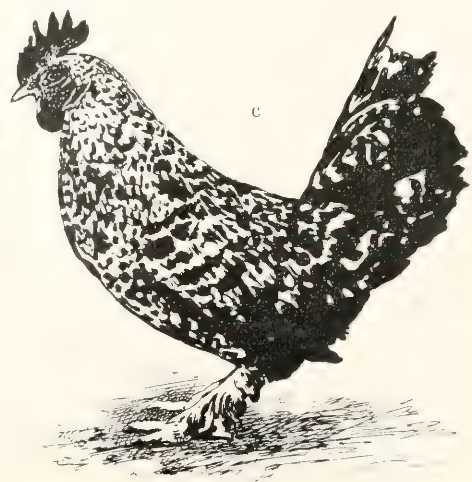


Fig. 14. Mosaikvererbung. a und b die Eltern, c das Junge. Nach Davenport. Aus Goldschmidt.

ologische Epochen, also durch ungemessene Zeiträume, fast unverändert erhalten haben. So kommt die zu den Armfüßern oder Brachiopoden gehörende Gattung Lingula (vgl. den Artikel „Brachiopoden“) bereits im Cambrium vor und findet sich in einigen Arten, die von den cambrischen oder silurischen nur wenig abweichen, noch heute in tropischen Meeren vor. Andererseits können Arten unter dem Einfluß klimatischer Aenderungen in verhältnismäßig kurzer Zeit abgeändert und zu neuen Arten umgebildet werden. Das Klima, wie die Umwelt überhaupt, könnte aber keinen Einfluß auf die Artbildung haben, wenn ihre Wirkungen nicht durch Parallelinduktion im Keimplasma fixiert würden. Denn sonst würden sie nicht auf die nächste Generation übertragen werden, es wäre also eine allmähliche Steigerung der Abänderung durch wiederholte Beeinflussung nicht möglich. Daß aber eine Kumulierung der Wirkung von klimatischen Einflüssen tatsächlich vorkommt, geht aus zahlreichen Beobachtungen hervor, von denen hier nur eine von Standfuß mitgeteilte erwähnt sei. Der Schwalbenschwanz, Papilio machaon, der in seiner zweiten, sich im Juni entwickelnden Gerenation in Zürich als Puppe von einer Durchschnittstemperatur von 18,4° getroffen wird, kann in von Zürich stammenden Individuen durch konstante Einwirkung von 37 bis 38° auf das Puppenstadium in eine Form verwandelt werden, wie sie im Juli bei Jerusalem fliegt. In dem dortigen Gebiet herrscht aber um die betreffende Jahreszeit eine Durchschnittstemperatur von 24,5°, und wenn die Puppen der 2. Generation von Zürich konstant mit derselben Temperatur behandelt werden, so zeigen die Falter aus diesen Puppen noch keinerlei bemerkbare Veränderungen. Das auffallende Kleid des Jerusalemer Schwalbenschwanzes läßt sich daher nur dadurch erklären, daß seine Puppen seit zahlreichen Generationen der Temperatur von 24,5° ausgesetzt waren,

die bei einmaliger Anwendung noch keine merkbaren Veränderungen hervorbringt. Die Kumulation der Wirkungen ist aber, wie wir sahen, nur durch jedesmalige Fixierung jeder einzelnen im Keimplasma möglich. Mit Hilfe der Parallelinduktion kann aber auch die Vererbung ein gewaltiger progressiver Faktor für die Evolution werden, der sich gleichberechtigt neben die Anpassung und die Selektion stellt. Und dieses erschlossen zu haben, ist das große Verdienst von Standfuß, Fischer, Tower, Sumner, Kammerer usw. Sie haben bewiesen, daß Temperatur, Feuchtigkeitsgehalt der Luft und Belichtungsintensität, also die 3 wichtigsten klimatischen Faktoren imstande sind, die Eigenschaften eines Organismus dauernd zu verändern. Daneben sinkt der noch nicht geschlichtete Streit um die Vererbung rein somatogener Eigenschaften zu einer rein akademischen Diskussion herab.

7. Vererbungstheorien. Die Naturforscher des 18. Jahrhunderts waren durch den erbitterten Kampf der Evolutionisten und Epigenetiker in zwei Lager geschieden. Die ältere, schon im 17. Jahrhundert entstandene, später besonders von Haller und Buffon ausgebildete Theorie der Evolution oder Präformation lehrte, daß in den Keimzellen der werdende Organismus bereits mit allen seinen Teilen als eine Art von Miniaturbild vorgebildet (präformiert) und dabei in Hüllen eingeschlossen sei, aus denen er sich beim Heranwachsen allmählich herauswickele (Evolution). Die namentlich durch Caspar Friedrich Wolff begründete Theorie der Epigenesis betrachtete dagegen die Keime als homogene, unorganisierte Substanzen, in denen sich der werdende Organismus völlig neu bilde durch eine besondere, von Blumenbach Nisus formativus benannte Kraft. Der Streit der beiden Schulen ist längst dahin geschlichtet, daß zwar in jedem Keim die Anlage des künftigen Organismus in irgendeiner Weise präformiert sein muß, weil es sonst nicht möglich wäre, daß aus 2 verschiedenen Keimzellen trotz ganz gleicher Aufzuchtbedingungen verschiedene Organismen hervorgehen, daß aber andererseits die Ontogenie nicht bloß im Wachstum und Herauswickelung eines bereits fertig organisierten Tier- oder Pflanzenkörpers bestehe, daß vielmehr der werdende Organismus seine Teile aus einer anfangs fast amorph erscheinenden Masse herausdifferenziere. Die beiden hier ganz kurz skizzierten Richtungen haben nun auch in der Vererbungslehre eine Rolle gespielt, indem ein Teil der Forscher mehr Gewicht auf die im Keim vorhandenen Anlagen legte, der andere dagegen mehr die Neuerwerbungen der Organismen während der Phylogenie und Ontogenie betonten. In diesem Sinne spricht man noch heute von Neoevolutionisten und Neoepigenetikern. Und zwar sind diese gewöhnlich zugleich Anhänger der Lehre von der Vererbung somatogener Eigenschaften, während jene sie bekämpfen. Wenn hier versucht werden soll, eine Uebersicht über die verschiedenen Vererbungstheorien zu geben, so können nur die allerwichtigsten genannt werden, d. h. diejenigen, die nachhaltigen Einfluß auf den Gang der Forschung gehabt haben oder sich an besonders berühmte Namen knüpfen.

7a) Das Lamarcksche Prinzip. Lamarck, der Begründer der Deszendenztheorie, hat auch die modernen Anschauungen über die Vererbung sehr wesentlich beeinflußt. Nach seiner eigentümlich psychologisch gefärbten Entwickelungslehre liegt der wichtigste Faktor für die Artbildung in den Organismen selbst, indem es seine Bedürfnisse sind, die die Bildung und Vervollkommnung der Organe hervorrufen. Das bekannteste, unzählige Male zitierte und oft bespöttelte Beispiel für Lamarcks Anschauungsweise ist die Giraffe, deren enorm langer Hals und hohe Vorderbeine dadurch hervorgerufen sein sollen, daß das Tier an Bäumen weidete und seinen Kopf stetig so hoch als möglich emporstreckte, um auch die höchsten Blätter zu erreichen. Für Lamarcks Theorie ist die Vererbung somatogener Eigenschaften natürlich eine notwendige Voraussetzung, denn sonst würden die durch das Bedürfnis und die Anstrengungen, dieses zu befriedigen, hervorgerufenen Veränderungen ja auf das sich anstrengende Tier selbst beschränkt bleiben und könnten nicht als Arteigenschaften fixiert werden. Lamarck war denn auch von der Vererblichkeit der so erworbenen neuen Eigenschaften so überzeugt, daß er es kaum für nötig hielt, nach Beweisen für sie zu suchen. Seine Lehre nun von der Vererbung der Wirkungen von Gebrauch und Nichtgebrauch der Organe, die man heute als „Lamarcksches Prinzip“ bezeichnet, hat immer zahlreiche Anhänger gehabt. Das Agens der erblichen Uebertragung erworbener Eigenschaften dachte Lamarck sich, einer damals sehr verbreitenden Vorstellungsweise huldigend in Form eines unsichtbaren „Fluidums“, das alle Teile des Organismus durchdringt, durch jede Tätigkeit eines Teiles desselben erregt wird und diese Erregungen ebenfalls auf alle Organe und somit auch auf die Keimzellen überträgt. Eine Kritik des Lamarckschen Prinzips haben wir bereits oben bei der Besprechung der Vererbung erworbener Eigenschaften gegeben; mit dieser ist ja seine ganze Deszendenztheorie aufs engste verbunden. Eine Zeit durch die Selektionstheorie stark zurückgedrängt, zählt

sie heute wieder mehr Anhänger. Doch ist es entschieden zu weit gegangen, wenn man, wie das heute fast allgemein geschieht, alle Forscher, die die Vererbung somatogener Eigenschaften akzeptieren, als „Neo-Lamarckisten“ bezeichnet. Man sollte diesen Namen auf diejenigen beschränken, die sich auch Lamarcks ganze psychologische Entwickelungstheorie zu eigen machen, und deren sind verhältnismäßig wenige. Der konsequenteste, moderne Lamarckist ist jedenfalls Pauly. Seine „psychophysische Teleologie, nach der es in letzter Linie der Wille des Organismus ist, der sich seine Organe nicht nur in der Ontogenie sondern auch in der Phylogenie selbst schafft“, ist allerdings eine Neubelebung und Moderniesierung von Lamarcks Gedankengängen.

7b) Darwins Pangenesistheorie. So gering Darwin im allgemeinen von seinem großen Vorgänger Lamarck dachte, so berühren sich die Ansichten der beiden Forscher über Vererbung doch in einem wichtigen Punkte. Nach Darwin besitzt jede Zelle eines Organismus auf jeder Stufe ihrer Entwickelung die Fähigkeit, unsichtbar kleine Keimchen oder „gemmules“ abzugeben. Diese gelangen ins Blut, zirkulieren dort und setzen sich später irgendwo fest, hauptsächlich auch in den Keimzellen. Indem hier sich die „gemmules“ von allen Körperzellen zusammenfinden, erhalten die Keimzellen die Möglichkeit, sich zu einem neuen, vollständigen, dem parentalen wesensgleichen Organismus zu entwickeln. Das aber geschieht derart, daß jedes Keimchen wieder die Zelle hervorbringt, von der es stammt, und daß die Keimchen der verschiedenen Zellen in derselben Reihenfolge in Tätigkeit geraten, in welcher die ihnen entsprechenden Zellen in der Ontogenese des parentalen Organismus sich folgten. Jede Keimzelle enthält nun nach Darwins Theorie ferner nicht nur Keimchen, von Zellen des Organismus, in dessen Zeugungsorganen sie ruht, sondern auch solche, von dessen Eltern und Voreltern bis in weitzurückliegende Generationen. So ist jede Zelle und jeder Körperteil eines Organismus in den Keimzellen durch zahlreiche und verschiedenartige Keimchen vertreten, so daß eine Auswahl stattfinden muß, da im Laufe der individuellen Entwickelung nur je ein Keimchen die entsprechende Zelle wirklich bilden kann, die übrigen aber latent bleiben müssen. So wird von einer Generation zur anderen eine Menge von bisher latenten Keimchen übertragen, die unter Umständen zur Tätigkeit gelangen können und dann Charaktere der Voreltern, die bei den Eltern verschwunden waren, wieder ins Leben rufen. Damit hat Darwin die erste Erklärung für die Erscheinungen des Atavismus gegeben. Da endlich die Körperzellen auf allen Entwickelungsstufen auch beim Erwachsenen Organismus noch Keimchen abgeben, so müssen diese auch von allen Aenderungen, die den Organismus und seine Körperzellen treffen, alteriert werden. Alle Neuerwerbungen und Verluste müssen von den Keimchen mitgemacht werden, und wenn diese bei der nächsten Generation wieder die Zellen hervorbringen, von denen sie stammten, so müssen also auch diese alle Veränderungen wiederspiegeln, die ihre Vorgänger im parentalen Körper erwarben oder erlitten. Also auch Darwins Pangenesistheorie erkennt die Vererbbarkeit erworbener Eigenschaften an. Man müßte ihn also, wollte man dem heute üblichen Brauch folgen, konsequenterweise auch zu den Neolamarckisten rechnen. Jedenfalls ist seine Vererbungstheorie aber ein wesentlicher Fortschritt über Lamarcks noch recht vage Vorstellungen hinaus. Prinzipiell ist zu bemerken, daß Darwin zu dem wesentlich epigenetischen Lamarckschen Prinzip die präformistische Hypothese der Keimchen fügte, nach welcher die Keimzellen bereits die, nur noch nicht aktivierten, Anlagen des ganzen Körpers in sich tragen. Damit war auch zum ersten Male die Vorstellung bestimmter, unter sich verschiedener Vererbungsträger in die Wissenschaft eingeführt.

7c) Nägelis Idioplasmatheorie. In seiner „mechanisch-physiologischen“ Abstammungstheorie behandelt Nägeli ausführlich auch die wichtigsten Vererbungsprobleme. Er nimmt im Plasma aller Zellen ein besonderes „Idioplasma“ an, welches in Form von feinen Strängen, zu Bündeln vereinigt, das an Masse weit überwiegende gewöhnliche oder „Ernährungsplasma“ durchzieht und, von Zelle zu Zelle sich fortsetzend, ein den ganzen Körper durchsetzendes Netz bildet. Im Idioplasma ist jede wahrnehmbare Eigenschaft eines Organismus als Anlage vorhanden. Ein jedes Individuum hat ein etwas anders geordnetes Idioplasma, doch sind die Verschiedenheiten bei Angehörigen derselben Spezies nur gering. Das Idioplasma besteht selbst aus kleinsten lebenden Teilchen, den „Micellen“, welche eine bestimmte Anordnung besitzen, die sich entsprechend der Organisationshöhe kompliziert. Die Vererbung erklärt sich dadurch, daß, wenn sich an irgendeiner Stelle eines Organismus eine Keimzelle oder auch ein vegetativer Fortpflanzungskörper ablöst, diese auch ihr Stück Idioplasma mitbekommen, das ja die Anlage für den ganzen Organismus enthält. Da ferner das Idioplasmanetz des ganzen Organismus zusammenhängt, so muß jeder Einfluß oder jeder Reiz, der es an irgendeiner Stelle trifft, sei es, daß er von außen komme

oder durch Zustände des Organismus selbst bedingt sei, sich über das ganze Netz verbreiten und dieses in allen seinen Teilen alterieren. Daher muß auch in jeder sich von einem Organismus ablösenden Keimzelle das Idioplasma sich genau in dem Zustande befinden, indem sich der parentale Organismus zur Zeit der Ablösung befand. So kommt auch Nägeli zur Annahme der Vererbung erworbener Eigenschaften. Eine dieser Seite der Idioplasmatheorie verwandte Hypothese hat neuerdings Plate aufgestellt. In den zwischen benachbarten Zellen häufig zu beobachtenden Plasmabrücken glaubt er Leitungsbahnen erblicken zu dürfen, auf denen Reize von irgendwelchen Organen oder Zellen des Somas aus zu den Keimzellen gelangen und so ihre Wirkungen auf die Nachkommen übertragen werden können.

7d) Weismanns Keimplasmatheorie. In ihren Anfängen älter als Nägelis Idioplasmatheorie ist Weismanns Keimplasmatheorie doch wesentlich moderner als jene. Da viele Bestandteile seiner Theorie fast allgemein als richtig anerkannt werden, habe ich sie meiner Darstellung der Vererbungslehre oft zugrunde legen müssen. Ich werde daher jetzt bei zusammenfassender Behandlung der Weismannschen Theorie manches bereits Gesagte wiederholen müssen. Gleich Nägeli nimmt Weismann an, daß jede Zelle mit Idioplasma ausgestattet ist, d. h. mit einer für sie spezifischen Vererbungs- oder Anlagesubstanz. Diese denkt er sich aber in den Chromosomen lokalisiert. Außerdem setzt er aber das Idioplasma der Keimzellen, welches allein die Anlagen für den gesamten Organismus enthält, als Keimplasma dem der übrigen Zellen entgegen. Das Keimplasma jeder Keimzelle setzt sich zusammen aus „Iden", von denen jedes wieder die ganze Anlagesubstanz für den ausgebildeten Organismus enthält. Die Ide eines Keimplasmas sind also wesensgleich, aber individuell verschieden. Bei Tieren oder Pflanzen, deren Zellkerne sehr zahlreiche Chromosomen enthalten (ein kleiner Krebs Artemia salina z. B. 168) ist Weismann geneigt, in diesen bereits die Ide zu sehen. Wo aber nur wenige und große Chromosomen vorkommen, die dabei oft deutlich aus kleineren Teilen, „Mikrosomen, Chromiolen oder Chromoneren" zusammengesetzt sind (Fig. 15), stellt nach Weismanns Auffassung jedes der letzteren ein Id dar, das Chromosom also bereits einen Komplex von Iden oder einen „Idanten". Jedes Id setzt sich nun seinerseits aus einer großen Zahl differenter, lebender Teilchen zusammen, von welchen jedes in bestimmter Beziehung zu bestimmten Zellen oder Zellarten des Organismus steht, also aus „Anlagen" in dem Sinne, daß ihre Mitwirkung beim Zustandekommen eines bestimmten Teiles des Organismus unentbehrlich ist, so daß also dieser Körperteil (Zelle oder Zellkomplex) durch jenes Teilchen des Keimplasmas in seiner Existenz wie in seiner

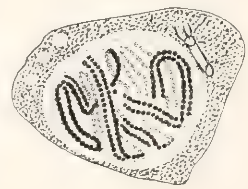


Fig. 15. Samen-Mutterzelle vom Salamander. Die Chromosomen oder Idanten zeigen deutlich ihre Zusammensetzung aus Mikrosomen oder Iden. Nach Hermann. Aus Weismann.

Natur bestimmt wird. Die bestimmenden Teilchen nennt Weismann Determinanten oder Bestimmungsstücke und die durch sie bestimmten Teile des fertigen Organismus Determinate oder Vererbungsstücke. Jedes Vererbungsstück oder mit anderen Worten jeder selbständig variable Teil eines Körpers, einerlei ob er bloß eine Zelle oder eine Gruppe von solchen darstellt, ist im Keimplasma durch eine Determinante vertreten. Die Zahl dieser muß daher in den Iden verschiedener Organismen sehr verschieden sein. Für manche einfach gebaute Tiere oder Pflanzen, die nur wenig selbständig variable Eigenschaften besitzen, dürfen wir dementsprechend auch ein einfaches, nur aus wenigen Determinanten bestehendes Keimplasma annehmen. Hochorganisierte Tiere und Pflanzen mit sehr zahlreichen selbständig variablen Teilen, müssen dagegen auch ein sehr kompliziertes Keimplasma mit einer sehr großen Zahl von Determinanten besitzen. Wenn wir z. B. finden, daß die auf den Fühlern gewisser Krebstiere sitzenden Riechstäbchen oder Riechhaare, deren jedes von einer Zelle gebildet wird, bei nahverwandten Formen sehr verschieden seien, also selbständig variieren können, so müssen wir für jedes von ihnen eine besondere Determinante im Keimplasma annehmen. In anderen Fällen können aber Eigenschaften großer Gruppen gleichartiger Organe oder Organteile durch eine oder wenige Determinanten bestimmt sein. So variieren z. B. die Haare der Säugetiere nicht alle einzeln selbständig, sondern die ganzer großer Bezirke gemeinsam. Die Haarfarbe z. B. einer Maus können wir uns daher durch eine ganz geringe Zahl von Determinanten bestimmt denken. Für das Keimplasma nimmt Weismann in ähnlicher Weise wie Nägeli eine bestimmte „Architektur" an. Durch besondere „Affinitäten" werden die Determinanten in bestimmter gesetzmäßiger Weise zu lebendigen Komplexen, den Iden, gruppiert, die assimiliren, wachsen und sich durch Teilung

vermehren können. Während der Otogenese gelangen durch die zahlreichen Zellteilungen hindurch die einzelnen Determinanten in die Zellen resp. Zellgruppen, die sie zu determinieren haben. Erst hier werden die Determinanten aktiviert, entfalten ihre bestimmende Wirksamkeit und scheiden damit aus dem Keimplasma aus. Die Ontogenese besteht also gleichzeitig in einer Entfaltung und Zerlegung des Keimplasmas. Je näher eine Zelle oder ein Organ dem Endpunkt ihrer Entwickelung sind, um so weniger Keimplasma bleibt ihnen, bis sie schließlich nur ihr spezifisches Idioplasma enthalten, d. h. die für ihre besonderen Eigenschaften maßgebenden Determinanten. Nur die Keimzellen bewahren das gesamte Keimplasma und sichern so dessen Kontinuität, die wir oben (s. S. 244) als eine notwendige Bedingung der Vererbung kennen lernten. Ein wichtiger Punkt in Weismanns Theorie ist ferner die oben bereits gestreifte Annahme, daß die Keimzellen des mit geschlechtlicher Fortpflanzung begabten Organismus stets eine größere Zahl von gleichartigen oder homodynamen Iden enthalten, deren jedes zwar das ganze Keimplasma repräsentiert, aber jedesmal in etwas verschiedener individueller Ausprägung. Durch die Reifungsteilungen wird die Zahl der Ide jedesmal halbiert (vgl. den Artikel „Befruchtung"), und zwar nimmt Weismann an, daß dabei die Ide in verschiedener Weise auf die Tochterzellen verteilt werden. Bei der Befruchtung bringt jede Keimzelle ihren Idenkomplex mit. So wird jedesmal eine neue Kombination von Iden hergestellt. Die geschlechtliche Fortpflanzung bewirkt so eine beständig neue Durchmischung oder „Amphimixis" der Vererbungssubstanzen. Da nun bei der Determinierung der Eigenschaften eines Körpers alle Teile seines Keimplasmas zusammenwirken, so wird jede Zelle oder Zellgruppe eines durch geschlechtliche Fortpflanzung entstandenen Organismus nicht, wie wir es oben der Einfachheit halber darstellten, durch nur eine Determinante bestimmt, sondern durch eine größere Anzahl gleichwertiger, aber individuell verschiedener. Da nun auch bei Organismen derselben Art die Idkombinationen stets verschieden sind, so erklärt sich dadurch auch die Variabilität ebenfalls als zum großen Teil durch die Amphimixis bewirkt. Da ferner bei jeder Befruchtung die gleiche Anzahl Ide vom Vater und der Mutter her in der Eizelle vereinigt werden, baut sich das filiale Keimplasma aus 2 parentalen auf. Die Nachkommen müssen also Eigenschaften beider Eltern aufweisen, damit ist die intermediäre Vererbung erklärt. Da aber die Ide der Eltern von denen der Großeltern herrühren, diese wieder von denen der Urgroßeltern usw., sind die Ide, die das Keimplasma eines Organismus zusammensetzen, also Keimplasmen seiner Vorfahren. Weismann bezeichnet sie daher auch direkt als „Ahnenplasmen". Da diese nach der Keimplasmatheorie infolge der Reduktionsteilung und Befruchtung beständig neu kombiniert werden, erklärt es sich, daß die Nachkommen eines Elternpaares wohl einander ähnlich, aber doch individuell verschieden sind. Denn das Keimplasma eines jeden hat eine etwas andere Zusammensetzung. Natürlich herrschen im Keimplasma eines jeden Organismus die Ide seiner nächsten Ahnen vor. Die der entfernteren sind in der Regel nur in geringer Zahl vorhanden. Denn durch die Reduktionsteilungen wird immer eine Anzahl von Iden eliminiert, erstens alle diejenigen, die bei der Eireifung in die Richtungskörper gelangen (vgl. den Artikel „Befruchtung"), zweitens alle, die den zahlreichen Eiern und Spermien zuerteilt werden, die nicht zur Befruchtung gelangen. Daher gleicht jeder Organismus seinen direkten Vorfahren mehr, als entfernteren. Gelegentlich können aber durch die Amphimixis auch Ide weit zurückliegender Ahnengenerationen sich summieren und ihre Determinanten bei der Bestimmung des neuen Organismus den Ausschlag geben. So erklärt die Keimplasmatheorie auch die Rückschläge oder Atavismen.

Ueberhaupt hat sie mehr als jede andere zum richtigen Verständnis der Vererbungsprobleme beigetragen, und viele von Weismanns ursprünglich scharf bekämpften Ideen sind so sehr Gemeingut der Wissenschaft geworden, daß man sich heute kaum mehr ihres Urhebers erinnert. Die Kontinuität des Keimplasmas wird heute von niemand mehr geleugnet. Weismanns scharfe Scheidung zwischen somatischem und Keimplasma wird selbst von Lamarckisten kaum mehr bekämpft. Manche seiner Hypothesen haben eine wunderbare prophetische Kraft bewiesen. Die rein theoretische Folgerung Weismanns, daß von den beiden Reifungsteilungen die eine eine „Aequationsteilung", die gleich einer gewöhnlichen Mitose die Chromosomen in ihre Hälften zerlegt, sein müsse, die andere eine Reduktionsteilung, die jeder Tochterzelle verschiedene Chromosomen zuteilt, ist heute als Tatsache erwiesen. Der aus der Keimplasmatheorie sich ergebende Schluß, daß die Bedeutung der Befruchtung ausschließlich in der Amphimixis zu suchen sei, ist glänzend bestätigt durch die Tatsachen der künstlichen Parthenogenese (vgl. den Artikel „Entwickelungsmechanik der Tiere"), die uns zeigen, daß zur Entwickelungserregung des Eies die Befruchtung nicht nötig ist. Die Mendelschen Regeln

konnte Weismann bei der Aufstellung seiner Theorie noch nicht mit in Betracht ziehen. Und doch lassen sich viele aus der modernen mendelistischen Vererbungsforschung gezogenen Schlüsse auch aus der Keimplasmatheorie ableiten. Das sogenannte Gesetz von der Unabhängigkeit der Merkmale (vgl. den Artikel „Bastardierung") ist z. B. eine notwendige Konsequenz von Weismanns Lehre, nach der jedes selbständig variierende Merkmal im Keimplasma durch eine besondere Determinante vertreten ist. Die Neukombination von Merkmalen, die in der modernen Vererbungsliteratur eine so große Rolle spielt, ist auch schon in der Keimplasmatheorie als Trennung und Durchmischung der Ide bei Reduktion und Befruchtung behandelt. Selbst so moderne Vorstellungen wie das Nilsson-Ehlesche Prinzip (vgl. den Artikel „Bastardierung"), nach dem eine scheinbar einheitliche Eigenschaft durch mehrere selbständig mendelnde „Erbeinheiten" bedingt werden kann, von denen jede für sich allein schon genügt, die Eigenschaft hervorzurufen, die aber unter sich individuell verschieden sind, hat Weismann schon vorweg genommen in seiner Lehre von den Ahnenplasmen, also der Annahme mehrerer gleichwertiger, aber individuell verschiedener Ide in jedem Keimplasma. Natürlich haben sich auch einige Voraussetzungen und Folgerungen der Weismannschen Theorie als irrig erwiesen. Eine vor mehr als 20 Jahren aufgestellte, sehr detailliert ausgearbeitete Theorie, die bei ihrer Schaffung manche noch fehlende Beobachtungen durch Hypothesen ersetzen mußte, kann heute natürlich nicht mehr in allen Einzelheiten richtig sein. Die Fundamente der Keimplasmatheorie sind aber auch heute noch unerschüttert und die etwa anzubringenden Reformen betreffen unwesentliche Punkte.

Weismanns ganze Anschauungsweise ist streng evolutionistisch. Für epigenetische Auffassungen ist in seiner Theorie kein Raum. Er ist daher auch immer der entschiedenste Bekämpfer der Lehre von der Vererbung erworbener Eigenschaften gewesen. Man pflegt ihn und seine Anhänger wegen ihrer Gegnerschaft gegen die Neo-Lamarckisten, und als eifrige Verfechter der Selektionstheorie als Neo-Darwinisten zu bezeichnen. Doch ist dieser Name nicht ganz zutreffend. Denn wie wir oben gesehen haben, war Darwin selbst bis zu einem gewissen Grade Lamarckist.

7e) O. Hertwigs Biogenesistheorie. Im scharfen Gegensatz zur Keimplasmatheorie steht O. Hertwigs Theorie der Biogenesis. Ging Weismann bei der Schaffung seiner Theorie in erster Linie von morphologischen Gesichtspunkten aus, so erklärt Hertwig die seine als eine wesentlich physiologische Theorie. Gleichzeitig ist sie eine eminent epigenetische. Hertwig verwirft Weismanns Ansichten über die komplizierte Architektur des Keimplasmas, sieht in diesem vielmehr eine verhältnismäßig einfache und in allen Zellen eines Organismus gleiche Substanz, so daß sämtliche Zellen Träger des vollständigen Keimplasmas sind. Die Verschiedenheiten in Bau und Funktion der verschiedenen Zellen, Gewebe und Organe eines Körpers entstehen dadurch, daß die ursprünglich gleichartigen Abkömmlinge der Zygote im Laufe der Entwickelung und infolge der Wachstumsprozesse räumlich und zeitlich unter ungleiche Bedingungen geraten. Einmal nehmen sie im Aggregat der Furchungszellen und später im sich immer mehr komplizierenden heranwachsenden Organismus verschiedene Stellungen ein, durch welche ihre Beziehungen zueinander, zum Ganzen und zur Außenwelt bestimmt werden: sie werden räumlich determiniert. Die einen werden z. B. um den animalen, die anderen um den vegetativen Pol des Eies gruppiert, die einen kommen ins äußere, die anderen ins innere Keimblatt zu liegen usw. So geraten bei ihrem Zusammenwirken die anfangs gleichen Zellen in verschiedene Zustände gemäß ihrer verschiedenen Position. Die Zellen werden aber außerdem noch dadurch zeitlich determiniert, daß sie unter wechselnde Bedingungen, welche wieder für die einzelnen Gruppen verschieden sind, geraten; sie erhalten eine verschiedene Geschichte. Indem in ihnen die früher durchlaufenen Zustände nachwirken, werden sie nicht nur durch die momentan gegebenen, sondern auch durch die zeitlich vorausgegangenen Beziehungen determiniert. In diesem Prozesse werden durch die Bedingungen, unter welchen die Zellen in der Zeitfolge und in ihrer räumlichen Verteilung geraten sind, mit einem Worte durch ihre „Spezialentwickelungsgeschichte" die Anlagen, welche die Erbmasse einer Zelle ausmachen, allmählich offenbar. Und zwar offenbaren sie sich einmal darin, daß die einzelnen Zellen die jeder Stufe entsprechende Anordnung annehmen, und zweitens darin, daß sie auf jeder Stufe eine immer bestimmtere Funktion und eine ihr entsprechende, immer ausgeprägter werdende Struktur gewinnen. Die Vererbung kommt dadurch zustande, daß aus dem Aggregat von Zellen, die den erwachsenen Organismus bilden, einzelne sich als Keimzellen ablösen und so die Kontinuität des Keimplasmas zwischen Eltern und Nachkommen herstellen.

Nach der Biogenesistheorie ist also die Mannigfaltigkeit der verschiedenen Zellen, Gewebe und Organe nicht im Keimplasma

vorgebildet oder präformiert, sondern entsteht neu aus der ursprünglich homogenen Erbmasse. Sie setzt sich damit in Widerspruch mit dem ganzen Tatsachenschatz der modernen experimentellen Vererbungsforschung. Diese verlangen gebieterisch im Keimplasma lokalisierte und differenzierte Erbeinheiten. Durch die Mendelschen Regeln und die mit ihnen in Zusammenhang stehenden Erscheinungen sind die Biogenesistheorie und alle rein epigenetischen Hypothesen, die ein homogenes undifferenziertes Keimplasma annehmen, widerlegt.

7f) De Vries' Theorie der intrazellulären Pangenesis hat mit Darwins oben besprochener Theorie den Namen gemein, inhaltlich berührt sie sich sehr nahe mit Weismanns Keimplasmatheorie. Die in den Kernen der Zellen lokalisierten „Pangene" von De Vries decken sich fast mit Weismanns Determinanten. Im Idioplasma der Kerne vermehren sich die Pangene durch Teilung. Ein Teil der umgebildeten verbleibt dort, um die vorläufig inaktive Keimmasse für die Zellteilungen zu liefern. Andere aber treten aus dem Kerne heraus, begeben sich an die entsprechenden Stellen des Zelleibes und vermehren sich dort derart, daß schließlich das ganze Protoplasma nur noch aus Pangenen besteht. So prägen diese den Zellen ihren für jede Art und für jede Entwickelungsstufe bestimmten Charakter auf. Und jedes Pangen ist der Träger einer erblichen Eigenschaft der Zelle. So besteht schließlich jeder Organismus aus einer Masse von Pangenen, deren Summe den Charakter der Art ausmacht. Dieselben Pangene und mithin dieselben erblichen Eigenschaften wiederholen sich bei vielen verschiedenen Spezies, aber in anderer Verbindung mit anderen Eigenschaften. Die Pangene denkt sich De Vries nun nicht in einem geordneten Verbande, sondern ganz unabhängig voneinander und frei mischbar. Die Mischung der Anlagen läßt er während der Vorbereitungen zu den Reifungsteilungen durch die Konjugation der väterlichen und mütterlichen Chromosomen vor sich gehen. In jedem von diesen liegen die Pangene in derselben Reihenfolge, bei der Kongujation also immer ein väterliches und ein mütterliches einander gegenüber. In irgendeinem Moment werden nun gleichnamige Pangene gegeneinander ausgetauscht, nicht alle — denn das würde nur die mütterlichen Chromosomen zu väterlichen machen und umgekehrt — sondern immer nur ein Teil. Wie viele und welche es jedesmal sind, bleibt dem Zufall überlassen. Es werden so in den konjugierten Chromosomen alle möglichen neuen Kombinationen von väterlichen und mütterlichen ~~Kombinationen~~ gebildet, und wenn diese durch die Reifungsteilungen wieder voneinander geschieden werden, enthalten natürlich auch die neu gebildeten Keimzellen die elterlichen oder eigentlich großelterlichen Pangene in neuer Durchmischung.

De Vries' Theorie mutet einen ganz besonders modern an. Die von ihm angenommene weitgehende gegenseitige Unabhängigkeit der Pangene und mithin der erblichen Eigenschaften entspricht ganz der modernsten mendelistischen Anschauung (vgl. den Artikel „Bastardierung"), ebenso seine Auffassung der Art als wechselnder Kombination von Eigenschaften. Und obgleich er seine Theorie einige Jahre vor der Auffindung der Mendelschen Arbeiten formulierte, findet sich bei ihm schon der Satz, daß das Bild der Art gegenüber seiner Zusammensetzung aus selbständigen Faktoren ganz in den Hintergrund trete. Er kann demnach fast schon als Begründer der modernen Faktorenhypothesen gelten.

7g) Semons Theorie der Mneme. Anschließend an den von Hering geäußerten Gedanken, daß die Vererbung dem Gedächtnis analog sei, hat Semon eine neue Verbungstheorie aufgestellt, die sich von den zuletzt besprochenen sehr scharf unterscheidet. Semon geht von der Vorstellung aus, daß jeder Reiz im Protoplasma eine dauernde Einwirkung hinterläßt. Der nach dem Abklingen des Reizes wieder eintretende „sekundäre Indifferenzzustand" ist also dem vor Einwirkung des Reizes herrschenden „primären" nicht gleich, sondern unterscheidet sich von ihm dadurch, daß jetzt nicht mehr der ganze Originalreiz nötig ist, um die entsprechende Wirkung auszulösen, sondern daß dazu jetzt auch nur geringe Bruchteile des Originalreizes oder auch andere Reize genügen. Jeder Reiz hinterläßt so in dem gereizten Protoplasma ein „Engramm", das diesem die „mnemische Fähigkeit" verleiht, die vom Originalreiz ausgelöste Wirkung auch bei geringeren oder andersartigen Reizen hervorzubringen. Die Summe aller Engramme, die ein Organismus besitzt, bilden seinen „Engrammschatz". Der Inbegriff aller mnemischen Fähigkeiten eines Organismus ist seine „Mneme". Jeder Organismus besitzt einen ererbten Engrammschatz, den er infolge aller ihn während seiner Entwickelung und seines individuellen Lebens treffenden Reize durch neue Engramme bereichert. Wie im Gedächtnis eine Vorstellung eine ganze Reihe von mit- und nacheinanderfolgenden auslösen kann, so werden bei der Ontogenese die anfangs latenten Engramme durch die mannigfaltigsten vom Originalreiz ganz verschiedenen, durch die Situationen des Keimes

und seiner Bestandteile sich ergebenden Reize aktiviert oder „ekphoriert“. Weiter nimmt Semon an, daß jeder den Organismus treffende Reiz sich allen seinen Zellen mitteilt. So enthält auch jede Zelle den ganzen Engrammschatz des Körpers. Wahrscheinlich ist sogar die Zelle noch nicht die kleinste Einheit, die imstande ist, den ganzen Engrammschatz einzuschließen. Vielmehr setzt sie sich selbst aus „mnemischen Protomeren“ zusammen, Elementarteilchen, von denen jedes ebenfalls den ganzen Engrammschatz besitzt. Aus solchen Protomeren bestehen natürlich auch die Keimzellen und diese sind daher imstande, den ganzen Engrammschatz, nicht nur den ererbten, sondern auch den im individuellen Leben des Organismus erworbenen, auf die nächste Generation zu übertragen. Semon ist daher auch ein überzeugter Anhänger und eifriger Verfechter der Lehre von der Vererbung erworbener Eigenschaften. Er lehnt demgemäß auch vom Standpunkte seiner Theorie alle modernen Versuche energisch ab, das, wie wir oben sahen, nicht zu leugnende, Wiedererscheinen der durch einen Organismus während seines individuellen Lebens erworbenen Eigenschaften bei den Nachkommen, anders als durch Vererbung zu deuten. Namentlich erklärt er die Parallelinduktion für unmöglich. Denn es sei undenkbar, das ein Reiz zu einer lokalisierten und spezialisierten Wirkung auf das Soma zwar besonderer Reizpforten, sowie lokalisierter, mit spezifischer Energie begabter Rezeptoren und eines komplizierten transformatorischen Apparates bedarf, daß derselbe Reiz aber auf das Keimplasma in korrespondierender Weise, d. h. durchaus spezifisch und lokalisiert wirkt, obwohl hier der ganze Apparat zu seiner Rezeption und Transformation fehlt. Dem darf aber wohl entgegengehalten werden, daß, wie die entwickelungsmechanischen Experimente lehren, die Keimzellen ebenso, vielleicht in noch höherem Maße für Entwickelungsreize — und nur um solche kann es sich hier handeln — empfänglich sind, als die somatischen. „Reizpforten“ müssen also auch sie haben. Und für die Existenz der von ihm in den Somazellen angenommenen Rezeptoren und Transformatoren, die den Keimzellen fehlen sollen, ist uns Semon den Beweis vollkommen schuldig geblieben. Ja in keiner seiner Arbeiten findet sich auch nur ein Versuch, darzustellen, wie diese komplizierten Apparate beschaffen sein sollen, und welche zytologischen Beobachtungen ihre Annahme nahe legen oder auch nur möglich erscheinen lassen könnten. Uebrigens gibt Semon selbst zu, daß die das Individuum treffenden Reize meist nur subliminale Engramme erzeugen, die erst durch zahlreiche Wiederholungen in supraliminale verwendet werden können. Von den individuell erworbenen Engrammen wird so auch nach Semon „nahezu nichts“ vererbt. Damit schränkt es aber die Bedeutung der Vererbung somatogener Eigenschaften als artbildenden Faktors selbst wieder auf „nahezu nichts“ ein.

7h) Hatscheks Generatültheorie. Nach Hatschek beruhen die elementaren Lebenserscheinungen auf phasischen Aenderungen besonderer nur den Organismen eigener Moleküle, die er „Biomoleküle“ nennt. Sie zerfallen in „Generatüle“ oder Wachstums- und „Ergatüle“ oder Arbeitsmoleküle. Die Generatüle sind auf die Chromosomen beschränkt und in allen Kernen gleichwertig, so daß der ganze Körper nur eine Art von Wachstumsmolekülen besitzt. Sie allein haben die Fähigkeit der Vermehrung. Die Ergatüle spalten zwar auch Atomgruppen ab und ersetzen sie wieder, teilen sich aber nicht. Ein Teil der Generatüle wandert beständig aus den Zellkernen aus und wandelt sich im Plasma durch Anlagerung neuer Atomgruppen in die verschiedenen Arten der Ergatüle um, die den verschieden biologischen Funktionen vorstehen. Während der Ontogenese steigert sich ihre Mannigfaltigkeit, indem die wenigen Arten von primären Ergatülen, welche die Eizelle besitzt, sich in divergenter Richtung umwandeln. Alle Variationen der Organismen werden in erster Linie durch äußere Umstände veranlaßt. Diese wirken zunächst nur auf die Ergatüle ein. Von diesen lösen sich kleinste Trümmer oder Splitter ab, die „ergotogenen Moleküle“ oder „Ergatine“ Diese gelangen mit dem Säftestrom in die Zellkerne und wirken dort auf die Generatüle ein. Letztere werden durch die Ergatine nicht nur zum Wachstum angeregt, sondern erfahren auch qualitative Veränderungen. Da die Ergatine nicht nur in den Kern der eigenen, sondern auch benachbarter, ja in geringer Anzahl in die aller Zellen des Körpers, mithin auch in die der Keimzellen gelangen, werden auch deren Generatüle von den Ergatinen fast aller Ergatüle beeinflußt. Die Abänderungen, welche die Generatüle der Keimzellen auf diese Weise erfahren, ziehen entsprechende Abänderungen in den Eigenschaften der nächsten Generation nach sich. Es sind dies einesteils bestimmte funktionelle Abänderungen, welche bei einer durch Generationen andauernden Wiederholung ein und desselben äußeren Anlasses sich zu den sogenannten direkten oder funktionellen Anpassungen steigern, anderenteils unbestimmte oder richtungslose Abänderungen, welche erst durch Selektion zu den sogenannten indirekten oder selektiven An-

passungen führen. Die Uebereinstimmung der Abänderungen an parentalem und filialem Organismus stehen nicht im Verhältnis von Ursache und Wirkung zueinander, sondern sind parallellaufende Wirkungen gleicher Ursachen. Hatschek verwirft daher den Ausdruck „Vererbung erworbener Eigenschaften“ und will ihn durch „Vererbung gleichsinniger oder adäquater Abänderungen“ ersetzen und stellt im Gegensatz zum Lamarckschen Prinzip (s. S. 264) das neue Prinzip der adäquaten Abänderungen auf. Da aber auch nach seiner Theorie die Ergatüle durch Abgabe von Ergatinen auf die Generatüle einwirken, die Keimzellen also vom Soma beeinflußt werden, so unterscheidet sich seine Auffassung doch nicht wesentlich von der lamarckistischen. Die Identität der Generatüle eines Organismus ist nach Hatschek übrigens nicht vollkommen, sondern sie zeigen induviduelle Unterschiede, welche dadurch bedingt sind, daß sie von verschiedenen elterlichen und voreltlerlichen Individuen herstammen. Durch die Amphimixis werden die individuell verschiedenen Generatüle beständig neu kombiniert. Hierin erinnert die Generatültheorie an Weismanns Lehre von den Ahnenplasmen (s. S. 267) und der Bedeutung der Amphimixis. Ueberhaupt hat sie eine Anzahl älterer Ideen in neuer Fassung verwertet. So klingt z. B. die Abspaltung der Ergatine sehr an die Abgabe von „gemmules“ in Darwins Pangenesistheorie an.

In sich logisch und konsequent hat Hatscheks Theorie zwei schwache Punkte. Seine Generatüle haben eine eigentümlich zwitterhafte Beschaffenheit. sie vermehren sich durch Teilung wie Organismen, sollen aber im Gegensatz zu den Determinanten Weismanns und den Pangenen De Vries' keine lebendigen, organisierten Teilchen, sondern nur chemische Moleküle sein. Ferner ist es schwer, sich vorzustellen, wie die Ergatine zu den in den Chromosomen liegenden Generatülen gelangen sollen.

7i) Mendelistische Vererbungshypothesen. Die durch das Bekanntwerden der Mendelschen Regeln angeregte, seitdem so intensiv betriebene experimentelle Vererbungsforschung hat natürlich auch die theoretischen Vorstellungen von dem Wesen der Vererbung beeinflußt. Da auf diesem Gebiete aber noch alles in Fluß ist, die Anschauungen der beteiligten Forscher sich noch beständig ändern, ist es zur Aufstellung einer durchgebildeten neuen Vererbungstheorie noch nicht gekommen. Die verschiedenen „Faktorenhypothesen“ usw. sind im Artikel „Bastardierung“ eingehend behandelt worden. Sie können hier daher nur gestreift werden. Allen gemein ist, daß sie sich fast ausschließlich mit der Erklärung und Deutung der Mendelschen Regeln beschäftigen und alle anderen Vererbungsprobleme vernachlässigen. Sie haben bisher nur die Anschauung gezeitigt, daß jedes mendelnde Merkmal im Keimplasma durch ein oder mehrere Erbeinheiten (Faktoren oder Gene) vertreten sein müsse. Ueber das Wesen dieser Erbeinheiten gehen die Ansichten noch sehr auseinander, indem ein Teil der Forscher sie als lebende Teilchen auffassen, wie das schon Weismann, De Vries und andere ältere Vererbungstheoretiker taten, während andere sie sich als Enzyme denken. Ueber die Anordnung der Gene im Keimplasma, ihre Wirkung bei der Ontogenese usw. finden wir in den mendelistischen Vererbungshypothesen so gut wie nichts. Und das ist entschieden ein Rückschritt gegenüber den älteren Vererbungstheorien, die formal auf einer viel höheren Stufe standen und daher einen bedeutend größeren heuristischen Wert hatten.

Nachdem wir die wichtigsten Vererbungstheorien in ungefähr chronologischer Reihenfolge kennen gelernt haben, müssen wir nun noch versuchen, sie systematisch in Kategorien zu gruppieren. Alle Theorien, die ein besonderes organisiertes Idio- oder Keimplasma annehmen und sich wesentlich auf histologische und zytologische Beobachtungen gründen, also: Nägelis Idioplasmatheorie, Weismanns Keimplasmatheorie und De Vries' Pangenesistheorie können wir als morphologische zusammenfassen. Theorien, wie die von Weismann und De Vries, die besondere körperliche, organisierte Vererbungsträger annehmen, pflegt man außerdem als Korpuskulartheorien (corpusculum = Körperchen) zu bezeichnen. Lamarcks Prinzip, Darwins Pangenesistheorie, Hertwigs Theorie der Biogenesis und Semons Mnemetheorie, die wesentlich von physiologischen Vorstellungen ausgehen, stellen sich uns als physiologische Theorien dar, und zwar ist Semons Theorie speziell reizphysiologisch. Hatscheks Generatültheorie und diejenigen der mendelistischen Hypothesen, welche die Erbeinheiten als Enzyme auffassen, lassen sich als chemische Vererbungstheorien charakterisieren.

Kehren wir noch einmal zum Ausgangspunkt unserer Besprechung der Vererbungstheorien zurück, zum Kampf der Evolutionisten und Epigenetiker, so können wir auch von diesem Gesichtspunkte aus die verschiedenen Theorien in Gruppen zusammenfassen. Wesentlich evolutionistisch oder präformationistisch sind die Theorien von Weismann und De Vries, die alle Eigenschaften eines Organismus im Keimplasma vorgebildet oder wenigstens durch entsprechende Teilchen vertreten sein lassen. Auch die mendelistischen Hypothesen mit

ihren Erbeinheiten für jedes Merkmal können vorläufig hierher gerechnet werden, wenn sie auch noch zu wenig entwickelt sind, um schon definitiv klassifiziert zu werden. Rein epigenetisch sind die Theorien von Lamarck, O. Hertwig und Semon, nach denen alle Mannigfaltigkeit aus einer ursprünglichen einfachen Keimsubstanz neu gebildet werden. Die Theorien von Darwin, Nägeli und Hatschek endlich können wir als gemischte bezeichnen, da sie sowohl evolutionistische, als auch epigenetische Elemente umfassen. Alle drei nehmen, ähnlich den Korpuskulartheorien, in den Keimzellen präformierte, mit Vererbungspotenzen ausgestattete Teilchen an (Darwins „gemmules", Nägelis Micellen, Hatscheks Generatüle). Diese werden aber während des individuellen Lebens des Organismus vom Soma aus beeinflußt und erhalten so durch Vermittelung dieses neue Eigenschaften.

Im Auf und Ab der Entwickelung der Vererbungslehre haben bald evolutionistische, bald epigenetische Ideen das Uebergewicht gehabt. Augenblicklich neigt wohl die Mehrzahl der beteiligten Forscher infolge der Ergebnisse der modernen experimentellen Vererbungsforschung wieder mehr der evolutionistischen Richtung zu.

Literatur. 1. *Lehrbücher und Zusammenfassungen:* ***W. Bateson,*** *Mendels Principles of Heredity. Cambridge 1909.* — ***E. Baur,*** *Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. Berlin 1911.* — ***V. Haecker,*** *Allgemeine Vererbungslehre. Braunschweig 1911.* — ***R. Goldschmidt,*** *Einführung in die Vererbungswissenschaft. Leipzig 1911.* — ***L. Plate,*** *Vererbungslehre etc., Leipzig 1913.* — ***W. Johannsen,*** *Elemente der exakten Erblichkeitslehre, 2. Aufl. Jena 1913.* — ***H. Przibram,*** *Experimentalzoologie, 3. Bd. Leipzig und Wien 1910.* — ***E. Godlewski,*** *Das Vererbungsproblem im Lichte der Entwickelungsmechanik betrachtet. Leipzig 1909.* — ***V. Haecker,*** *Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger, in Ergebn. u. Fortschr. d. Zool., 1. Bd., 1907.*

2. Vererbungstheorien: ***J. de Lamarck,*** *Philosophie Zoologique. Paris 1809.* — ***Ch. Darwin,*** *The Variation of Animals and Plants under Domestication, Vol. 2. London 1868. (Pangenesistheorie.)* — ***C. v. Nägeli,*** *Mechanisch physiologische Theorie der Abstammungslehre. München und Leipzig 1888 (Idioplasmatheorie).* — ***A. Weismann,*** *Das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung. Jena 1892.* — ***O. Hertwig,*** *Allgemeine Biologie. Jena 1906 (Theorie der Biogenesis).* — ***H. De Vries,*** *Intrazellulare Pangenesis. Jena 1889.* — ***R. Semon,*** *Die Mneme als erhaltendes Prinzip im Wechsel des organischen Geschehens. Leipzig 1904.* — ***R. Hatschek,*** *Hypothese der organischen Vererbung. Leipzig 1905 (Generatültheorie).*

3. Die wichtigsten der im Text zitierten Spezialarbeiten: ***Th. Boveri,*** *Ueber mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns, in Verhandl. Phys.-Med. Ges. Würzburg, N. F., 35. Bd., 1902.* — ***E. Godlewski,*** *Untersuchungen über die Bastardierung der Echiniden- und Crinoidenfamilie, in Arch. f. Entwickelungsmech., 20. Bd., 1906.* — ***F. Meves,*** *Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen, in Arch. f. Mikr. Anat., 72. Bd., 1908.* — ***E. Fischer,*** *Experimentelle Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften, in Allg. Zeit. f. Entomol., 6. Bd., 1901.* — ***M. Standfuss,*** *Die Resultate 30-jähriger Experimente mit Bezug auf Artbildung usw., in Verhandl. Schweiz. Naturf. Ges. (Luzern) 1905.* — ***P. Kammerer,*** *Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen, in Arch. Entwickelungsmech., 25. Bd., 1907.* — ***Derselbe,*** *Vererbung erzwungener Farbenänderungen, ebenda, 29. Bd., 1910.* — ***W. A. Tower,*** *An Investigation of Evolution in Chrysomelid Beetles of the Genus Leptinotarsa, in Carnegie Inst. Washington Publicat., No. 48, 1906.* — ***E. B. Sumner,*** *An Experimental Study of Somatic Modifications and their Reappearence in the Offspring, in Arch. f. Entwickelungsmech., 30. Bd., 1910.*

J. Gross.

Vergriesung.

Als Vergriesung bezeichnet man die Zermalmung und Zertrümmerung von Gesteinsmassen bei gebirgsbildenden Vergängen. Die verfestigte vergrieste Masse an der Basis von Ueberfaltungsdecken oder im verquetschten Mittelschenkel von Falten nennt man Mylonit. Vgl. den Artikel „Gebirgsbau".

Vermes.

Die Würmer bilden eine der Hauptgruppen des Tierreichs, die freilich nicht sehr einheitlich ist und so verschiedenartige Formen wie die Plathelminthen, Nemathelminthen, Rotatorien und Anneliden, außerdem noch verschiedene andere umfaßt, deren Zurechnung zu dieser Gruppe verschieden beurteilt wird. Man vgl. die Artikel unter den genannten Stichworten sowie unter „Chaetognatha", „Enteropneusta" und „Würmer".

Vertebrata.

Wirbeltiere.

schlechtsorgane. 3. Embryologie. 4. Systematik und Phylogenie.

1. Der Unterstamm Wirbeltiere. Von jeher sind die Wirbeltiere als eine scharf von den Wirbellosen abgegrenzte Tiergruppe angesehen worden, sind doch die „Bluttiere" des Aristotelischen Systems nichts anderes als unsere „Wirbeltiere", unter welchem Namen sie Lamarck zuerst in der Wissenschaft eingeführt hat. Ihr Hauptmerkmal ist der Besitz eines inneren oder Achsenskeletts, das nur bei den niedersten Formen ungegliedert, bei allen anderen gegliedert ist. Da aber ein solches ungegliedertes Achsenskelett, eine Chorda dorsalis, wenn auch in mehr oder weniger rudimentärer Form, einem Teile der Tunikata zukommt, so hat man die Vertebraten mit den Tunikaten zusammen mit dem großen Tierstamm der „Chordata" vereinigt. Als weitere Merkmale der Chordatiere sind anzuführen: die Anlage eines röhrenförmigen, dorsal gelegenen Zentralnervensystems, sowie die Ausbildung von Kiemenspalten, welche, zu beiden Seiten der vorderen Körperregion gelegen, den Vorderdarm mit der Außenwelt in Verbindung setzen. Der Besitz eines Cöloms und eine indessen wieder stark verwischte innere Metamerie sind weitere Merkmale, die sie allerdings auch mit Wirbellosen gemein haben. Vielfach werden die Chordata in drei Hauptgruppen eingeteilt; die Tunicata, die Acrania und die Vertebrata, doch empfiehlt es sich aus mancherlei Gründen, nur zwei Unterstämme anzunehmen, die Tunicata und die Vertebrata, und letztere wieder in die Acrania und Craniota einzuteilen.

Die Diagnose des Unterstammes der „Wirbeltiere" lautet folgendermaßen: „Die Wirbeltiere sind Chordatiere, also mit innerem Achsenskelett versehen und von freier Lebensweise, von äußerer bilateraler Symmetrie und mit innerer vom Mesoderm ausgehender Metamerie, die äußerlich fehlt. Der Körper zerfällt in drei Abschnitte, Kopf, Rumpf und Schwanz, zu denen bei den höheren Wirbeltieren noch dazwischengelegene Regionen kommen. Das Zentralnervensystem ist ein dorsal über dem inneren Achsenskelett gelegenes Rohr, das als „Rückenmark", und in seinem vordersten Teile als „Gehirn" bezeichnet wird. Ventral vom Achsenskelett liegt das Darmrohr mit ventral gelegenem Mund und After. Der vordere Teil des Darmes gibt den Atmungsorganen den Ursprung, und zwar sind es bei den im Wasser lebenden Wirbeltieren die Kiemen, bei den landlebenden die Lungen, welche am Vorderdarm entspringen.

Nur den niedersten Formen fehlen noch Gliedmaßen, die bei den anderen in zwei Paaren auftreten, in einzelnen Fällen aber auch sekundär wieder verloren gehen können. Ein Blutgefäßsystem ist stets vorhanden und immer geschlossen. Das Herz liegt oral und ventral. Die Leibeshöhle ist nicht durch Dissepimente in einzelne Abschnitte getrennt. Die Exkretionsorgane sind ursprünglich segmental angelegt und den Nephridien der Anneliden ähnlich. Die Wirbeltiere sind fast stets getrenntgeschlechtlich und pflanzen sich ausschließlich auf geschlechtlichem Wege fort."

2. Morphologie und Physiologie. 2a) Aeußere Körperform. Der langgestreckte, bilateral symmetrische Körper der Wirbeltiere ist in Kopf, Rumpf und Schwanz gegliedert, und besitzt mit Ausnahme der niedersten Formen 2 Paar als Gliedmaßen bezeichnete, ein inneres Skelett enthaltende Anhänge. Außerdem kommen unpaare Flossen bei den im Wasser lebenden Wirbeltieren vor, während die paarigen Gliedmaßen sich als Organe der Fortbewegung in mannigfacher Weise differenzieren. Im übrigen ist die Körperform innerhalb der einzelnen Wirbeltierklassen sehr verschieden.

2b) Haut. Die Haut der Wirbeltiere besteht aus zwei Schichten, der äußeren Oberhaut oder Epidermis und der darunter gelegenen Lederhaut oder Corium, auch Cutis genannt. Die Epidermis stammt aus dem Ektoderm, das Corium aus dem Mesoderm. Nur bei den Acraniern ist die Epidermis wie bei den Wirbellosen ein einschichtiges Epithel, bei den Cranioten ist sie mehrschichtig und läßt zwei Abschnitte erkennen, einen oberen, der verhornen kann, die Hornschicht oder das Stratum corneum und einen unteren dem Corium benachbarten, die Keimschicht oder das Stratum germinativum, auch Rete Malpighii genannt. Letztere Schicht liefert durch fortgesetzte Teilung alle Epidermiszellen, während die obersten Zellen des Stratum corneum entweder im Zusammenhang oder einzeln abgestoßen und durch neue von unten kommende Zellen ersetzt werden können. Auch kann sich bei den landlebenden Wirbeltieren die zuerst gebildete Lage der Hornschicht als Periderm (bei Säugetieren als „Epitrichium" bezeichnet) im Zusammenhang ablösen.

Das Corium ist gegen die darunter liegenden Gewebe nicht besonders scharf abgegrenzt und besteht vorwiegend aus bindegewebigen Strängen, die mit elastischen Fasern, Blutgefäßen, Nerven und glatten Muskelfasern durchsetzt sind. Die Bündel bindegewebiger Fasern des Coriums durchkreuzen sich bei niederen Wirbeltieren in ziemlich regelmäßiger Anordnung, bei den höheren dagegen sind sie regellos durcheinander verflochten. Epidermis wie Corium vermögen Hartgebilde zu erzeugen, erstere horniger Natur, letztere Verknöcherungen, die das sogenannte Hautskelett bilden. Horngebilde der Epidermis sind die Hornschuppen,

die Federn und die Haare, die Hörner, die Krallen, Hufe und Nägel usw. Die Verknöcherungen der Lederhaut können von den Plakoidschuppen der Haie abgeleitet werden. Eine solche Plakoidschuppe besteht aus einer verknöcherten Basalplatte und einem darauf sitzenden, aus der Haut vorragenden Zähnchen. An diese Formen schließen sich die Schuppen der Knochenfische, sowie andere Hautverknöcherungen bei Wirbeltieren an. Durch Verlagerung in tiefere Schichten des Körpers können derartige Hautgebilde als Belegknochen mit dem inneren Skelett in Verbindung treten.

2c) Skelett. Die Chorda dorsalis entsteht als eine dorsale Abschnürung des Urdarmes, und findet sich in dauernder Funktion nur bei Acraniern und Cyclostomen, während sie bei allen anderen nur noch entwickelungsgeschichtlich auftritt und durch die aus dem umgebenden Mesoderm entstehende Wirbelsäule verdrängt wird. Die Chorda dorsalis ist völlig ungegliedert und besteht aus stark abgeplatteten von großen Vakuolen erfüllten Zellen, die nach außen eine membranöse Hülle, die primäre Chordascheide, absondern. Unter dieser, also nach innen davon, kann als weitere Hülle die Faserscheide oder sekundäre Chordascheide erscheinen, in welche von dem umgebenden mesodermalen Bindegewebe Zellen einzuwandern vermögen. Letzteres wird häufig, aber zu Unrecht als eine äußere Chordascheide bezeichnet, und ist besser skeletogene Schicht zu nennen, die der Wirbelsäule den Ursprung gibt. Zuerst entstehen metamer angeordnete paarige Wirbelspangen als dorsale und ventrale Bogen: Neurapophysen und Hämapophysen, und zwar finden sich ursprünglich in jedem Metamer zwei Paar dorsaler Bogen, von denen die hinteren klein bleibenden zu den Intercalaria werden. Durch Vereinigung der Bogen an ihrer Basis entstehen die Wirbelkörper, welche die Chorda allmählich verdrängen. Entweder sind die Wirbelkörper amphicoel, wenn ihre Vorder- und Hinterfläche ausgehöhlt ist, oder procoel oder opisthocoel, wenn nur die vordere oder nur die hintere Fläche hohl ist. Auch können die Wirbel durch Sattelgelenke oder durch Zwischenwirbelscheiben, Ligamenta intervertebralia, miteinander verbunden sein. Den dorsalen Bogen, welche das Rückenmark umschließen, sind Dornfortsätze aufgesetzt. Die ventralen Bogen können aber nur in der hinteren Körperregion zur Bildung eines Kanales zusammentreten und ventrale Dornfortsätze erhalten. Dagegen weichen die ventralen Bogen in der Rumpfregion weit auseinander, und es kommt zur Bildung von Rippen, entweder durch Abgliederung von den ventralen Bogen oder durch Verknöcherung transversaler Bindegewebssepten. Erstere sind die Hämalrippen, letztere die Lateralrippen. Während die Chorda mit ihren Hüllen einen vollkommen ungegliederten elastischen Stab darstellt, ist die gegliederte Wirbelsäule in sich beweglich, sowohl durch die schon erwähnte Verbindungsweise der Wirbelkörper, als auch durch vordere und hintere Gelenkfortsätze an den Neuralbögen. Eine Weiterdifferenzierung der Wirbelsäule tritt in den einzelnen Körperabschnitten ein. Auch wird der den Schädel tragende erste und der darauf folgende Halswirbel stark umgeformt. Wie die Wirbelsäule so ist auch der Schädel ursprünglich zellig oder häutig, dann knorpelig und dann knöchern. Das knorpelige Stadium wird als Primordialcranium bezeichnet. Nur bei niederen Fischen bleibt es dauernd erhalten, bei allen anderen tritt es nur noch entwickelungsgeschichtlich auf und wird dann mehr oder weniger vollständig durch Knochen ersetzt. Nur ein Teil der Schädelknochen entsteht als Knorpelknochen in oder am Knorpel des Primordialcraniums, eine anderer Teil, die Deck- oder Belegknochen stammen ursprünglich aus der Haut und sind in die Tiefe verlagert. Der Schädel wird aus zwei Bestandteilen gebildet, der Schädelkapsel (Cranium cerebrale), welche das Gehirn umgibt, und dem Gesichtsschädel, (Cranium viscerale), der aus den vordersten Kiemenbögen entsteht.

Die Herausbildung eines Kopfskeletts wurde zunächst bedingt durch die Sinnesorgane: Nasengruben, Augen und Gehörorgane, von denen die ersteren und die letzteren knorpelige Umhüllungen enthalten, die mit der sich ausbildenden knorpeligen Schädelbasis verschmelzen. Die Metamerie der Wirbeltiere, die durch die segmentale Anlage des Cöloms und seiner mesodermalen Wandung zustande kommt, fehlt auch dem Kopfe nicht, und man nimmt jetzt an, daß sich nach vorn vor den Gehörblasen drei Somitenpaare finden, während die hinter den Gehörblasen liegenden sogenannten metotischen Somiten bei den einzelnen Klassen in verschiedener nicht immer genau bestimmbarer Zahl auftreten. Knorpelknochen der Schädelkapsel sind 1. die Hinterhauptsbeine (Occipitalia), welche die als Foramen magnum bezeichnete Oeffnung der Schädelhöhle in den Wirbelkanal umgeben. Hier lassen sich folgende einzelne Elemente unterscheiden: ein unpaares oberes Supraoccipitale, das sich bei den Säugetieren mit einem Deckknochen, dem Interparietale zur „Hinterhauptsschuppe" verbindet, ein ebenfalls unpaares Basioccipitale und zwei seitliche Exoccipitalia, 2. die Keilbeine (Sphenoidea), bestehend aus dem an der Schädelbasis liegenden Basisphenoid, davor dem Präsphenoid, und zu deren Seiten die paarigen Alisphenoide und Orbitosphenoide, 3. die Ohrknochen (Otica), ursprünglich fünf an

der Zahl, 4. die Siebbeine (Ethmoidea), welche die Gesichtskapsel umgeben. Zu diesen Knorpelknochen der Schädelkapsel treten folgende Belegknochen: 1. die Schädeldachknochen, und zwar ein Paar Scheitelbeine (Parietalia), ein Paar Stirnbeine (Frontalia) und ein Paar Nasenbeine (Nasalia), 2. die Schläfenbeinknochen, insbesondere das Schuppenbein (Squamosum), Augenringknochen und Tränenbein (Lacrymale), 3. das Parasphenoid, welches bis zu den Reptilien und Vögeln hinauf die Stelle des Basi- und Präsphenoids einnehmen kann. Der Gesichtsteil des Schädels wird von den vordersten Schlundbogen gebildet, die spangenförmig zu beiden Seiten des Vorderdarmes in der Körperwand liegen. Von diesen ist, wenn wir die beiden vordersten unbedeutenden und unsicheren Paare der Lippenknorpel beiseite lassen, das erste Paar der Kieferbogen. Der Kieferbogen besteht aus zwei gegeneinander wirkenden Stücken, dem dorsalen Palatoquadratum und dem ventralen Mandibulare. Das zweite Paar ist der Zungenbeinbogen, der ebenfalls in zwei Stücke, das dorsale Hyomandibulare und das ventrale Hyoid zerfällt. Ein unpaares Verbindungsstück, das Basihyale verknüpft beide Bogenhälften. Die übrigen Kiemenbogen, von denen die beiden letzten meist zugrunde gehen, tragen die Kiemen. Mit der Verknöcherung des Gesichtsschädels treten als Belegknochen zunächst zwei Skelettstücke vor dem Kieferbogen auf, nämlich der Zwischenkiefer (Prämaxillare) und der Oberkiefer (Maxillare), die beide funktionell das bisher als Oberkiefer verwendete Palatoquadratum ersetzen. Letzteres wird in seinem vorderen Teile zum Gaumen, und es treten als Belegknochen Vomer, Palatinum und Pterygoid auf, denen sich noch Jugale, Squamosum und Tympanicum zugesellen. Der hintere Teil des Palatoquadratums verknöchert als Quadratum, und es lenkt sich ihm das Mandibulare mit seiner proximalen Verknöcherung, dem Articulare, ein, während andere Belegknochen am distalen Teile des Mandibulare auftreten. Das Hyomandibulare wird schon von den Amphibien an zu einem Gehörknöchelchen, der Columella, zu der sich dann bei den Säugetieren noch Quadratum und Articulare als Amboß und Hammer gesellen, während die Columbella mit der Platte, an welche sie sich ansetzt, verschmilzt und damit zum Steigbügel wird. Das ursprüngliche Unterkiefergelenk wird also bei den Säugetieren zum Hammer-Amboßgelenk.

Von Extremitäten unterscheiden wir unpaare und paarige. Die unpaaren Extremitäten bilden einen in der Mittelebene des Körpers verlaufenden Flossensaum, der besonders längs des Rückens und an dem Schwanz stark entwickelt ist, aber sich auch auf die ventrale Mittellinie oralwärts bis über den After hinaus fortsetzen kann. In der Rückenregion differenziert sich dieser Flossensaum meist zu einer oder mehreren Rückenflossen, an dem Schwanzende bildet sich die Schwanzflosse und ventral die Afterflosse aus. In diese unpaaren Flossengebilde treten basal knorpelige oder später verknöchernde Stützgebilde, die Flossenträger, ein, während die aus dem Integument stammenden hornigen oder ebenfalls verknöchernden Flossenstrahlen den Randsaum der Flosse bilden. Die paarigen Extremitäten sind wahrscheinlich in ähnlicher Weise aus zwei seitlichen Falten hervorgegangen, und mit dem Körper durch besondere Skelettbogen, die in dessen Seitenwand eingelassen sind, Schultergürtel und Beckengürtel, verbunden. Der dorsal von der Gelenkfläche der freien Extremität liegende Abschnitt des Schultergürtels ist das Schulterblatt (Scapula), während sich der ventrale Teil in einen vorderen (Praecoracoid) und einen hinteren Ast (Coracoid) spaltet. Im Beckengürtel heißen die drei entsprechenden Skelettelemente Darmbein (Ileum), Schambein (Os pubis) und Sitzbein (Os ischii). Bei den Fischen liegen die Extremitätengürtel frei in der Muskulatur, bei den terrestrischen Wirbeltieren dagegen ist fast stets eine Verbindung mit der Wirbelsäule vorhanden. Der Schultergürtel ist indirekt mit der Wirbelsäule verbunden, indem die beiden Coracoide mit einem ventral gelegenen unpaaren Skelettstück, dem Brustbein, in Verbindung treten, das seinerseits mit der Wirbelsäule durch eine Anzahl Rippen verbunden ist. Uebrigens ist das Brustbein ein Derivat der Rippen. Auch das Procoracoid mit seinen Deckknochen, dem Schlüsselbein (Clavicula), tritt mit einem dem kranialen Ende des Brustbeines aufliegenden Deckknochen, dem Episternum, in Verbindung. Die Verbindung des Beckengürtels mit der Wirbelsäule ist eine direkte, indem sich das Ileum mit einem oder mehreren Wirbeln, den Sakralwirbeln, verbindet.

Die freie Extremität ist je nach der Lebensweise sehr mannigfaltig gestaltet. Ihr Skelett ist bei den Fischen aus vielen strahlenförmig auslaufenden Reihen einzelner Skeletteile zusammengesetzt, während bei allen anderen Wirbeltieren ein Hauptstrahl vorhanden ist, an den sich vier Nebenstrahlen ansetzen, so daß also eine fünffingerige Extremität zustande kommt. Die Vorderextremität enthält den Oberarm (Humerus), die beiden Unterarmknochen Elle und Speiche (Radius und Ulna), die Handwurzelknochen (Carpus) und die sich daran anschließenden Fingerstrahlen, aus Mittelhandknochen (Metacarpus) und Fingergliedern (Phalangen) bestehend. Die entsprechend gebaute Hinterextremität wird zusammengesetzt aus Oberschenkel (Femur), den beiden Unterschenkelknochen,

Schienbein und Wadbein (Tibia und Fibula), den Fußwurzelknochen (Tarsalia) und den Zehenstrahlen.

2d) Zähne. Die Zähne sind Bildungen des Mundhöhlenintegumentes, die den Hautzähnchen der äußeren Haut der Haie homolog sind. Indem sie die Funktion übernehmen, die Beute festzuhalten und zu zerkleinern, treten an ihnen weitere Differenzierungen auf. Auf den Kiefern muß die Zahnbildung in die Tiefe verlagert werden, und damit kommt es zur Ausbildung einer eingesenkten Epithelleiste, der Zahnleiste, an der die Zähne seitlich hintereinander entstehen. Im Laufe der Weiterentwickelung tritt der Prozeß der Zahnbildung mehr und mehr in die Embryonalperiode zurück. Die Zähne lokalisieren sich allmählich auf die Kieferschleimhaut, und der ursprünglich unregelmäßig erfolgende, auf Einzelzähne beschränkte Zahnersatz erfolgt periodisch in Dentitionen. Ursprünglich zahlreiche Hartgebilde mit diffuser Funktion werden nach und nach in eine geringere Zahl mit ausgeprägteren Funktionen umgewandelt, und schließlich tritt auch im Laufe der Entwickelung des Zahnsystems eine histologische Komplikation ein (näheres siehe in dem Artikel „Zähne").

2e) Muskulatur. Fast die gesamte Muskulatur der Wirbeltiere ist mesodermalen Ursprungs und aus den Myotomen, den dorsalen Abschnitten der Somiten hervorgegangen. Ein Teil entsteht auch aus den „Seitenplatten". Die Muskulatur der Extremitäten stammt von knospenähnlich abgeschnürten Teilen der Myotome. Während sich bei den Wirbellosen die Muskulatur fast durchweg an das Integument und seine Ausscheidungen ansetzt, inseriert es bei den Wirbeltieren am inneren Skelett.

2f) Nervensystem. Dorsal vom Achsenskelett liegt das vom Neuralkanal eingeschlossene Zentralnervensystem, ein langgestrecktes Rohr, welches sich kranialwärts zum Gehirn erweitert. Der Hohlraum des Rohres ist der Zentralkanal des Rückenmarkes, der im Gehirn in die Ventrikel übergeht. Die Ganglienzellen des Rückenmarks erscheinen im Querschnitt in Form eines liegenden Kreuzes um den Zentralkanal herum, und diese Schicht wird als „graue Substanz" bezeichnet, während die aus Nervenfasern gebildete „weiße Substanz" dazwischenliegende Stränge bildet. Ein inneres Gerüstwerk von Fasern, die von Zellen ektodermaler Herkunft herstammen, und mit ihnen in dauerndem Zusammenhang verbleiben, ist die Neuroglia. Zu jedem Metamer treten aus dem Rückenmark ein paar Nerven (Spinalnerven) mit einer dorsalen (sensiblen) und einer ventralen (motorischen) Wurzel. Die dorsale Wurzel schwillt unweit des Rückenmarkes zu einem Spinalganglion an.

In der Gehirnentwickelung tritt ein vorderes Urhirnbläschen, Archencephalon und ein hinteres Hirnbläschen, Metencephalon, auf. Ersteres wird in ein primäres Vorderhirn (Prosencephalon) und ein primäres Mittelhirn (Mesencephalon) zerlegt, während das primäre Hinterhirn vom Metencephalon, gebildet wird. Durch weitere Zerlegung des primären Vorder- und Hinterhirnes entstehen fünf Hirnabschnitte, die man als Großhirn, Zwischenhirn, Mittelhirn, Hinterhirn und Nachhirn bezeichnet. Das Großhirn teilt sich durch eine sagittale Spalte in die beiden Großhirnhemisphären. In ihnen liegen die beiden ersten Ventrikel, der dritte Ventrikel befindet sich im Zwischenhirn, während der Hohlraum des Mittelhirnes zu einer schmalen Spalte, dem Aquaeductus Sylvii reduziert ist. Der vierte Ventrikel liegt zwischen dem Nachhirn und dem quer davor befindlichen Hinterhirn oder Kleinhirn. Die untere Wand des Großhirns bildet eine massive ganglióse Verdickung: den Streifenkörper (Corpus striatum), während die seitlichen und dorsalen Wandungen sich zum Mantel (Pallium) verdicken, der bei den Amnioten zur ganglienzellenreichen Rinde wird. Vorn finden sich die beiden Riechlappen (Lobi olfactorii), in welche die Riechnerven vom Riechorgan her eintreten. Eine von den Reptilien an auftretende seitliche Falte, die in den Hohlraum der Seitenventrikel hineinragt, wird zum Ammonshorn (Hippocampus), dem Riechzentrum der Amnioten.

Im Zwischenhirn treten zwei seitliche Ganglien, die Sehhügel (Thalami optici) auf, und in der ventralen Wand des dritten Ventrikels ziehen zwei Längskommissuren, die Hirnschenkel (Pedunculi cerebri) entlang. An der Ventralfläche findet sich eine unpaare hohle Ausstülpung, der Trichter (Infundibulum), mit Anhängen, darunter der Hypophyse. Dorsal liegen hintereinander zwei Ausstülpungen des Zwischenhirns, das Parietalorgan und die Epiphyse. Das Mittelhirn wird durch eine oberflächliche Längsfurche in zwei Hügel (Corpora bigemina) zerlegt, während von den Reptilien an noch ein weiteres Hügelpaar dahinter erscheint (Corpora quadrigemina). Das ursprünglich unansehnliche Hinterhirn gewinnt als Kleinhirn bei den Amnioten Mächtigkeit und Differenzierung. Die zwölf Hirnnerven sind: 1. Nervus olfactorius, 2. opticus, 3. oculomotorius, 4. trochlearis, 5. trigeminus, 6. abducens, 7. facialis, 8. acusticus, 9. glossopharyngeus, 10. vagus, 11. accessorius, 12. hypoglossus. Die drei sich allmählich entwickelnden bindegewebigen Hüllen, welche das Zentralnervensystem umgeben, sind von außen nach innen Dura mater, Arachnoidea und Pia mater. Ein die Eingeweide innervierendes Nervensystem, welches aber mit dem Zentralnervensystem in Verbindung

steht, ist das sympathische Nervensystem mit zwei ventral von der Wirbelsäule gelegenen Nervensträngen und Ganglien.

2g) Sinnesorgane. Von Sinnesorganen unterscheiden wir bei den Wirbeltieren drei Gruppen: 1. Organe des Hautsinnes, die Tast-, Druck- und Temperaturempfindungen dienen, 2. Organe des chemischen Sinnes, also Geschmack und Geruch und 3. höhere Sinnesorgane: Gehör (mit Gleichgewichtssinn verbunden) und Gesicht. Die Sinnesorgane sind stets ektodermalen Ursprungs. Ein Teil der Zellen wird zu Sinneszellen mit verschiedenartigen Fortsätzen an der freien Fläche, ein anderer Teil zu Stützzellen. Beim Geruchsorgan treten die Nervenfasern direkt aus den Sinneszellen heraus, bei den anderen werden die Sinneszellen von ihnen umsponnen. Außerdem finden sich noch Nervenendigungen. Von Hautsinnesorganen sind bei den im Wasser lebenden Wirbeltieren Sinneshügel und Sinnesknospen entwickelt. Erstere treten in den Seitenlinien als Organe auf, die Wasserströmungen nach Richtung und Stärke wahrnehmen sollen, während die Sinnesknospen Organe eines chemischen Sinnes sind. Sie leiten zu den Geschmacksorganen über, die nach dem Typus der Sinnesknospen gebaut sind. Bei den landlebenden Wirbeltieren treten die Hautsinnesorgane in verschiedener Form, als Tastflecken, Tastkörperchen usw. auf. Ob das Geruchsorgan aus zusammentretenden Sinnesknospen entstanden ist, erscheint fraglich. Nur bei Acraniern und Cyclostomen ist das Geruchsorgan unpaar, bei allen anderen paarig, und bei den landlebenden Wirbeltieren tritt es mit der Mundhöhle in Verbindung. Dieser Nasenrachengang schafft einen Atemweg für die Lungen. Die Augen der Wirbeltiere entstehen als seitliche Ausstülpungen des späteren Zwischenhirns. Durch Einstülpung wird aus der Augenblase ein Augenbecher, dessen innere Wand die Netzhaut (Retina), die äußere Wand das pigmentreiche Tapetum nigrum ist. In der Höhlung des Bechers liegt der dioptrische Apparat, bestehend aus der von der Epidermis abgeschnürten Linse und dahinter dem ursprünglich aus einer Retinaausscheidung gebildeten dann von Mesoderm ausgefülltem Glaskörper. Der Augenbecher wird von zwei mesodermalen Schichten umhüllt, der Aderhaut (Chorioidea) vorn als Iris bezeichnet, und der schützenden Sklera, vorn zur durchsichtigen Hornhaut (Cornea) umgebildet. Das Gehörorgan der Wirbeltiere ist ursprünglich ein Organ des Gleichgewichtssinnes, und bildet sich aus einem seitlich vom Nachhirn gelegenen ektodermalen Bläschen aus, das zum häutigen Labyrinth wird. Eine Einschnürung teilt es in Utriculus und Sacculus, ersterer mit den in drei Richtungen des Raumes stehenden drei halbkreisförmigen Kanälen, letzterer mit einer Vorwölbung, der Lagena, die bei den Säugern zu einem spiraligen, mehr oder minder eingerollten Blindsack: der Schnecke (Cochlea) wird. Die in diesem Abschnitt des Sacculus liegenden Nervenendigungen und Sinneszellen sind das Cortische Organ. Rings um das häutige Labyrinth bilden die umgebenden Kopfknochen das knöcherne Labyrinth. Von den Amphibien an treten zum Gehörorgan schalleitende Einrichtungen hinzu, so das aus der ersten Kiemenspalte entstehende Mittelohr, das nach außen durch das Trommelfell geschlossen ist, und in welchem die schon erwähnten Gehörknöchelchen liegen.

2g) Darmkanal. Der vordere Teil des Darmkanals ist die ektodermale Mundhöhle, es folgt dann der bereits entodermale Schlund (Pharynx) und hierauf als engeres Rohr die Speiseröhre (Oesophagus), die in den sehr verschieden ausgebildeten Magen führt. Der darauf folgende Darm ist in seinem hinteren Teile meist zum Dickdarm erweitert, der After liegt ventral und mündet meist zusammen mit dem Urogenitalsystem in eine gemeinsame Höhlung, die Kloake, aus. Eine konstante Drüse ist die Leber, meist mit Gallenblase, kurz hinter dem Magen in den Darm einmündend, während das Pankreas auch fehlen kann.

2i) Atmungsorgane. Die Atmungsorgane der Wirbeltiere werden von dem als Schlund bezeichneten Teile des Vorderdarmes geliefert, und sind bei den im Wasser lebenden Kiemen, bei den auf dem Lande lebenden Lungen. Beide stehen mit dem Darm in Verbindung. Die Kiemen sitzen als blutgefäßreiche meist blattartige Fortsätze an der Wand der Kiemenspalten, welche den Vorderdarm durchbrechen und in kurzen Kanälen nach außen führen. Auch können aus Hautausstülpungen entstandene äußere, baumartig verästelte Kiemen auftreten. Die Lungen entstehen aus einer sackartigen Ausstülpung am unteren Ende des Schlundes, die sich fast stets in zwei Lungensäcke teilt. Das in den Schlund mündende Rohr ist die Luftröhre (Trachea), die sich in die beiden zu den Lungensäcken führenden Bronchien gabelt. Bei den Fischen entspricht der Lunge morphologisch ein hydrostatisches Organ: die Schwimmblase.

2k) Kreislauforgane. Stets ist das Blutgefäßsystem vollkommen geschlossen. Das bei allen Cranioten vorhandene Herz liegt ventral, dicht hinter den Kiemen, nimmt das venöse Körperblut auf, und führt es in die Kiemen hinein, wo es gereinigt und von den abführenden Kiemenvenen zur Aorta descendens geleitet wird, deren Verzweigungen das arterielle Blut den einzelnen Organen zuführen. Mit dem Auftreten der Lungenatmung tritt eine wesentliche Aen-

derung des Blutkreislaufes ein, indem das arterielle Lungenblut der linken Seite des Herzens zugeführt wird. Die Trennung des Herzens in eine linke arterielle und eine rechte venöse Hälfte erfolgt bei den einzelnen Wirbeltierklassen graduell. Auch die ursprünglich in der Sechszahl vorhandenen paarigen Arterienbogen werden stark reduziert. Die ersten beiden treten nur noch embryonal auf, die dritten werden zu den den Kopf versorgenden Carotiden, die vierten zu den beiden Aortenbögen, von denen bei den Vögeln nur der rechte, bei den Säugetieren nur der linke erhalten bleibt, die fünften sind obliteriert und die sechsten und letzten werden zu den Lungenarterien. Die Lymphgefäße haben die Aufgabe, die von dem Darm resorbierten Stoffe in den Blutstrom überzuführen und die überflüssige Gewebsflüssigkeit aus dem Körpern zu sammeln und den Venen zuzuleiten. Auch ergänzen sie den Vorrat an Leukocyten in der Blutbahn.

2l) Exkretionsorgane. Es treten bei den Wirbeltieren drei Generationen von Nieren auf, die aber vielleicht nur hintereinander liegende Abschnitte eines einheitlichen Nierensystems sind: Vorniere, Urniere, und bleibende Niere. Die Vorniere (Pronephros) ist fast stets nur embryonal und vorübergehend vorhanden, und ihre segmental angeordneten, mit Flimmertrichter beginnenden Kanälchen münden in je einen Vornierengang ein. Sie machen dann der Urniere (Mesonephros) Platz, deren Harnkanälchen ebenfalls in den Vornierengang einmünden, der dadurch zum Urnierengang wird. Dieser Gang spaltet bereits als Vornierengang einen kaudal weiter wachsenden Kanal ab, den Müllerschen Gang, der beim weiblichen Geschlecht zum Ausführgang der Geschlechtsprodukte wird, mit einem großen Wimpertrichter, dem Ostium tubae sich in die Leibeshöhle öffnet und sich in drei Abschnitte Ovidukt, Uterus und Vagina differenziert. Im männlichen Geschlecht ist der Müllersche Gang rudimentär. Bei den Knochenfischen fehlen die Müllerschen Gänge völlig.

Indem der vordere Abschnitt der Urniere beim männlichen Geschlecht die Ausführung der Geschlechtsprodukte übernimmt und damit zum Nebenhoden wird, hat der Urnierengang oder Wolffsche Gang bei jenen Formen, bei denen die Urniere dauernd funktioniert, die doppelte Aufgabe der Ausleitung des Harns und der männlichen Geschlechtsprodukte, wird also zum Harnsamenleiter.

Aus dem hinteren Abschnitt der Urniere geht bei den Amnioten die bleibende Niere (Metanephros) hervor, die einen besonderen Ausführgang, den Ureter, erhält, während der Wolffsche Gang beim männlichen Geschlecht ausschließlich zum Samenleiter, beim weiblichen Geschlecht rudimentär wird.

2m) Geschlechtsorgane. Die Geschlechtsdrüsen bilden sich an der dorsalen Wand der Leibeshöhle aus, und ihre Produkte werden im weiblichen Geschlecht entweder direkt aus der Leibeshöhle durch Pori abdominales oder durch die Müllerschen Gänge, im männlichen Geschlecht durch die Wolffschen Gänge nach außen geführt.

3. Embryologie. Die Fortpflanzung der Wirbeltiere ist eine ausschließlich geschlechtliche, und fast stets sind die Geschlechter getrennt. Die Befruchtung ist bei den niederen Formen meist eine äußere, bei den höheren stets eine innere. Entweder werden die Eier nach außen abgelegt oder entwickeln sich in den Müllerschen Gängen. Der Embryo wird in letzterem Falle von der Mutter durch eine sich absondernde Flüssigkeit oder durch eine osmotische Blutverbindung durch Eihülle und Eileiterwand ernährt. Embryonalanhänge sind: Dottersack, Amnion und Allantois, die nach außen von einer gemeinsamen Hülle, der Serosa, zusammengehalten werden. Der Dottersack bildet sich bei dotterreichen Eiern aus, und sein Inhalt ist für den darauf liegenden Embryo das erste Nährmaterial. Amnion und Allantois kommen nur bei den höheren Wirbeltieren, den Amnioten, vor. Das Amnion ist eine vom Bauche des Embryos aus entstehende Hautfalte, die den Embryo überzieht und dorsal verwächst. Es enthält eine eiweißhaltige Flüssigkeit, das Fruchtwasser. Die Allantois ist eine zwischen Dottersack und Amnion sich einschiebende Verlängerung der Harnblase, und ihre mit Blutgefäßen umsponnene Wandung führt dem Embryo den zur Atmung unentbehrlichen Sauerstoff zu.

Die Entwickelung des Embryos ist bei den einzelnen Wirbeltierklassen recht verschieden, und es ist auf die betreffenden Darstellungen in diesem Werke zu verweisen. Gemeinsam sind nur ganz allgemeine Grundzüge wie die Entwickelung des Zentralnervensystems aus einer Einfaltung des dorsalen Ektoderms, der Chorda dorsalis aus dem Entoderm des Urdarmes und die Mesodermbildung aus den Wandungen der Cölomtaschen. Diese segmental angeordneten gleichwertigen Abschnitte des Mesoderms heißen Somiten. Jeder Somit sondert sich wieder in einen dorsalen Teil, aus dem fast die gesamte Muskulatur hervorgeht, das Myotom. Nach innen von den Myotomen entstehen die Sklerotome, welche ringförmig Chorda dorsalis und das darüber gelegene Rückenmark umhüllen und die Wirbelsäule entstehen lassen. Der ventrale Teil des Somits bildet die Seitenplatten, aus denen ebenfalls Teile

der Muskulatur, die Keimdrüsen, die epithelialen Teile der Exkretionsorgane, sowie das Epithel der Leibeshöhle hervorgehen, die in ihrem ventralen unsegmentierten Teile als Splanchnocoel bezeichnet wird.

4. **Systematik und Phylogenie.** Die Einteilung der Wirbeltiere ist von Aristoteles an bis zur Neuzeit ziemlich unverändert geblieben, nur wurden von der Klasse der Reptilien die Amphibien abgezweigt, und von der Klasse der Fische die Cyclostomen und die Acranier. So ist die heute so ziemlich allgemein angenommene Einteilung folgende:

1. Acrania
   1. Leptocardii
2. Craniota
   - A. Anamnia
     2. Cyclostomata
     3. Pisces
     4. Amphibia
   - B. Amniota
     5. Reptilia
     6. Aves
     7. Mammalia.

Die Stammesgeschichte der Vertebraten ist in Dunkel gehüllt. Die früher gehegte Vermutung, daß die Tunicaten eine Brücke zu den Wirbellosen schlagen würden, hat sich nicht bestätigt, da die Tunicaten mit den Vertebraten zusammen einen einheitlichen Tierstamm der Chordaten bilden, der keine direkte Verknüpfung mit Wirbellosen gestattet, da die Tunicaten ein rückgebildeter Zweig der Chordatiere sind. Zwar hat man die Chordaten von den verschiedensten Wirbellosen abgeleitet, von Nemertinen, von Anneliden, von Enteropneusten, von Arachnoiden und Crustaceen, aber keine dieser Hypothesen kann Anspruch auf eine sichere Begründung machen.

Die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb des Unterstammes der Vertebraten sind bei den einzelnen Klassen eingehender erörtert worden, ebenso ist in bezug auf Biologie und geographische Verbreitung auf die Einzeldarstellungen der Wirbeltierklassen zu verweisen.

Literatur. ***C. Gegenbaur***, *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Leipzig 1898 u. 1901.* — ***R. Wiedersheim***, *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, 7. Aufl. Jena 1909.* — ***A. Oppel***, *Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere. Jena 1895 bis 1905.* — ***A. Dohrn***, *Studien zur Vorgeschichte des Wirbeltierkörpers. Mitteil. zool. Station Neapel 1882 bis 1907.* — ***Siebold und Stannius***, *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. Berlin 1846.* — ***O. Hertwig***, *Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwickelungslehre der Wirbeltiere. Jena 1901 bis 1906.* — ***Bronns*** *Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Heidelberg (wird fortgesetzt).* — ***O. Bütschli***, *Vorlesungen über vergleichende Anatomie (z. T. erschienen). Leipzig 1910 und 1912.* — ***E. Gaupp***, *Morphologie der Wirbeltiere in „Kultur der Gegenwart". Herausgegeb. von P. Hinneberg, Abt. IV, Bd. 2, 1913.*

W. Kükenthal.

Verwerfung.

Verschiebung von Gesteinskomplexen gegeneinander längs Spalten (vgl. den Artikel „Schichtenbau").

Verwitterung.

1. Allgemeines. 2. Physikalische Verwitterung. 3. Chemische Verwitterung. 4. Organische Verwitterung. 5. Verwitterung der Bausteine.

1. **Allgemeines.** Die Verwitterung steht unter dem wesentlichen Einfluß der atmosphärischen Verhältnisse und hat eben von dem Wetter den Namen erhalten. Wir verstehen jetzt darunter alle diejenigen Vorgänge, die, von der Erdoberfläche ausgehend, eine Veränderung der Lithosphäre, der einzelnen Mineralien, wie auch ganzer Gesteine hervorrufen. Es kommen physikalische und chemische Einwirkungen, sodann die Tätigkeit von Organismen, besonders von Pflanzen, in Betracht.

Diese verschiedenen Ursachen der Verwitterungsvorgänge wirken durcheinander und können oft an den Verwitterungsprodukten nur schwer auseinandergehalten werden.

Man benutzt zur Erkennung der Verwitterungsvorgänge einmal die Prozesse selbst, die aber in ihren Einzelstadien nur schwer zu beobachten sind, bei denen sich namentlich die Zwischenprodukte der Beobachtung meist entziehen, so daß nur Anfangs- und Endstadien des Umwandlungsvorganges beobachtet werden können. Man ist deshalb häufig nur angewiesen auf die gebildeten Pseudomorphosen (Afterkristalle, vgl. den entsprechenden Artikel in Bd. 1, S. 79 bis 84 dieses Handwörterbuches). Diese geben uns die Endprodukte, aber zumeist nicht völlig rein. In vielen Fällen sind die Verwitterungsrückstände der Prozesse nicht einheitlich und liegen dann in dichten, schwer zu erkennenden Massen vor. Immerhin werden die entstandenen Neubildungen in ihrer Aufeinanderfolge von der Oberfläche aus bis zum unzersetzten Gestein und die gebildeten Lösungen zur Erkennung des Verwitterungsvorganges wesentliche Dienste leisten.

Ueberall wo Verwitterungsvorgänge eingreifen, ist das frische Gestein wie das einzelne Mineral von einer mehr oder weniger mächtigen Decke umgewandelter Gesteine oder einzelner Mineralien überdeckt, deren Unterschiede gegenüber den frischen Gesteinen sich zumeist in einer Farben-

änderung und einer Lockerung, immer aber in einer Strukturänderung der einzelnen Mineralbestandteile oder des ganzen Gesteines zeigen. Die von der Erdoberfläche aus angreifenden, allgemeinen, aber örtlich unterschiedenen Verwitterungsvorgänge führen zur Bodenbildung. Wie weit diese gelockerten, verwitterten Bestandteile an der Erdoberfläche erhalten bleiben, hängt von den allgemeinen Denudationsvorgängen ab.

Die Tiefe der Verwitterung ist abhängig, außer von speziellen, physikalischen und chemischen Vorgängen, auch noch von den allgemeinen Vegetationsverhältnissen des Gebietes. Unter der dichten Pflanzendecke tropischer Gebiete sehen wir eine intensive und in bedeutende Tiefe reichende Verwitterung, während die sterile Wüste unter einer, oft nur als dünner Ueberzug erkennbaren Verwitterungsschicht zumeist das frische Gestein zeigt.

Bei allen den verschiedenartigen Vorgängen, die eine Verwitterung herbeiführen, sind immer die klimatischen Vorgänge des betreffenden Gebietes von besonderer Bedeutung.

2. Physikalische Verwitterung. Sie erfolgt unter dem Einflusse der Volumänderung durch wechselnde Temperatur, des Spaltenfrostes, der Sprengwirkungen des gefrierenden Wassers, sowie anderer äußerer mechanischer Einwirkungen.

Infolge verschiedener Erwärmung der äußeren Teile gegenüber dem Kern durch intensive Sonnenbestrahlung und darauf folgender, am häufigsten bei plötzlicher Abkühlung kommt es unter Umständen zum Abspringen (Abschuppung) kleinerer oder größerer Schalen, oft auch zum Zerspringen großer Blöcke (Insolation). Besondere Beispiele bieten vegetationslose tropische Gebiete, in denen stark erhitzte, frei liegende Gesteine infolge starker äußerer Abkühlung, z. B bei heftigen Regengüssen, zerspringen. Die kahlen Hochgebirge, mit oft ähnlich großem täglichem Temperaturintervall, zeigen ähnliche Wirkungen. Fortgesetzt wiederholte Temperaturänderungen sind wichtiger als besonders große einmalige Temperaturdifferenzen. In der Struktur und der Farbe der Gesteine ist begründet, daß grobkörnige Gesteine leichter zerfallen als feinkörnige, buntfarbige rascher als gleichmäßig gefärbte. Vorbedingung für einen intensiven mechanischen Zerfall ist das Fehlen einer schützenden Vegetationsdecke.

Das in feinen Spalten, Haarrissen, Klüften und in den Poren der Gesteine gefrierende Wasser bewirkt ebenfalls starke Absprengungen, wobei wiederum die Lockerung mehr durch die häufige Wiederholung als durch die Stärke des Frostes gesteigert wird. Das Hochgebirge, in dem sich das Frieren und Auftauen längere Zeit des Jahres hindurch oft täglich wiederholt, zeigt diese Spaltenfrostwirkung in besonders starkem Maße. Der Spaltenfrost wirkt in weiten Gebieten gemäßigten Klimas besonders auffallend in der Zerkrümelung der an der Oberfläche liegenden Bestandteile im Winter (praktisch wichtig ist z. B. die zerkleinernde [krümelbildende] und auch umwandelnde Wirkung des Spaltenfrostes auf den im Herbste umgeworfenen, vegetationsfreien Feldern).

Die Abschuppung am nackten Gesteine infolge von Temperaturunterschieden kann besonders verstärkt werden durch Ausblühungen der verschiedensten Art, durch Auskristallisation von im Gesteine wandernden Salzen auf den feinen Spalten oder in den durch die Abschuppung und Abbröckelung gebildeten Poren und Hohlräumen. Durch Neubildungen innerhalb der Gesteine können ebenfalls mechanische Beeinflussungen erfolgen; einzelne Mineralien zerspringen, wodurch neue Angriffsflächen sich öffnen (z. B. bei der Umwandlung von Olivin zu Serpentin). Wird der Verwitterungsvorgang im ganzen Gesteine betrachtet, so wird die Wirkung der ausblühenden Salze und die Auskristallisation in Poren in stark durchfeuchteten Gebieten mit regem Ablauf der Niederschläge zum Grundwasser hin nicht so stark sein, wie in Gebieten mit gelegentlichen Niederschlägen, lebhafter Verdunstung und fehlendem Abfluß in das Grundwasser. In den Steppen und Wüsten spielt deshalb dieser mechanische Angriff durch Neubildungen innerhalb der Mineralien und Gesteine eine große Rolle.

3. Chemische Verwitterung. Sie greift zunächst die einzelnen Mineralbestandteile an. Diese können dadurch umgewandelt werden, daß sie einzelne Bestandteile aufnehmen (Umwandlung des Anhydrit in Gips $CaSO_4 \rightarrow CaSO_4 . 2H_2O$) oder einzelne Teile abspalten, alle wesentlichen oder unwesentlichen Bestandteile verlieren und dabei neue aufnehmen (z. B. Kaolinisierung der Feldspate, $2Si_3O_8Al\,(K, Na) - 4SiO_2 - K_2O + 2H_2O \rightarrow Si_2O_9Al_2H_4$ oder $Si_2O_8Al_2Ca - CaO + 2H_2O \rightarrow Si_2O_9Al_2H_4$).

Bei zusammengesetzten Gesteinen, bestehend aus einem oder mehreren Mineralien, greifen die verschiedenartigen chemischen Umwandlungsvorgänge die einzelnen Mineralien in verschiedenem Grade und in verschiedenen Zeiten an, so daß wir in bezug auf die chemische Verwitterung mehrere, verschieden rasch in die Gesteine eindringende Verwitterungsvorgänge zu unterscheiden haben. Für jedes Mineral sind ein oder mehrere Verwitterungsprodukte charakteristisch, die wir nur unter besonderen Umständen nebeneinander an demselben Orte beobachten. Mehrere Mineralien eines Gesteins zeigen die Umwandlungsvorgänge in verschiedenem Grade.

Z. B. Quarz und Kalkspat führende Gesteine verlieren den Kalkgehalt, bevor ein Angriff auf die übrigen Mineralbestandteile erfolgt; Sandstein mit einem Bindemittel aus Calcium- mit etwas Eisenkarbonat wird zwischen den Quarzkörnern ausgelaugt und zeigt dann den in Eisenhydrat umgewandelten Eisengehalt in einer bräunlichen Färbung, die namentlich in größeren Hohlräumen besondere Fleckigkeit hervorruft; diese Fleckigkeit kann manchmal einen sonst nicht erkennbaren durch Auslaugung entfernten Karbonatgehalt anzeigen.

Ist der Verwitterungsvorgang einmal von der umzuwandelnden Substanz abhängig, so muß er andererseits wesentlich abhängig sein von den angreifenden Agentien. Diese werden verschieden angreifen auch nach der Menge des Lösungsmittels, der darin enthaltenen Bestandteile nach der Dauer der Einwirkung, nach den Temperaturverhältnissen und nach der Bewegungsmöglichkeit der Lösungen selbst. Diese eindringenden Agentien gehen bei der normalen Verwitterung von der Erdoberfläche aus und zeigen damit wiederum die Abhängigkeit der Verwitterung von den klimatischen Faktoren, auf die wir sowohl bei der Verwitterung des einzelnen Minerals wie der ganzen Gesteine und bei der sich daraus ergebenden Bodenbildung besonders achten müssen. Unterschiede der Verwitterung entsprechen zum Teil den Klimaprovinzen der Erdoberfläche (vgl. die Ausführungen in dem Artikel „Meteorwasser" in Bd. 6 dieses Handwörterbuchs, speziell S. 864 u. f.). Der wesentlichste Unterschied liegt in dem Gegensatz der Verwitterungsprozesse des humiden zu denen des ariden Klima, den wir durch die bodenkundlichen Untersuchungen zuerst näher kennen gelernt haben. Die ariden Gebiete sind gekennzeichnet durch das Vorherrschen der Verdunstung; in den rein ariden Gebieten wird (außer bei Platzregen) aller gefallene Niederschlag wieder in die Atmosphäre zurückgeführt und ein Ueberschuß der Niederschläge kann gewöhnlich weder in den Untergrund noch oberflächlich abfließen. Die humiden Gebiete stehen dem gegenüber unter dem Vorherrschen des Niederschlages gegenüber der Verdunstung; große Wassermassen gehen zum Teil in den Untergrund über, zum Teil fließen sie oberflächlich ab und nur ein Teil gelangt wieder in die Atmosphäre zurück. Infolgedessen sind die rein humiden Gebiete die Zonen intensiver Auswaschung, während die ariden Gebiete die löslichen Verwitterungsprodukte ansammeln. Zwischen diesen klimatisch unterschiedenen Gebieten sind natürlich mannigfache Uebergänge vorhanden und man kann in bezug auf Verwitterung, speziell bei der Bodenbildung verschiedene Zonen unterscheiden. Innerhalb der einzelnen Klimaprovinzen ergeben sich Unterschiede, u. a. nach den Temperaturverhältnissen. Das humide Gebiet zeigt verschiedenartige Verwitterungsvorgänge (und Bodenbildungsprozesse) in den Tropen gegenüber gemäßigtem Klima; ähnliche Unterschiede ergeben sich in dem ariden Klima. Des weiteren hängt die Verwitterung ab von dem Verhältnis von Sommer und Winter zueinander, wie z. B. in unseren Gebieten mit regenreichen Sommerperioden mit starker Verdunstung gegenüber niederschlagsreichen Wintern mit starkem Eindringen der Wassermassen in den Boden. Es zeigt sich auch ein Einfluß in der Unterbrechung der Niederschlagsperiode durch jährlich einmalige oder wiederholte Frostperiode. Die Verwitterung wird ebenfalls beeinflußt durch das Abwechseln von ariden Trockenzeiten mit humiden Regenzeiten. Klimatische Einflüsse stellen sich auch ein bei der Verwitterung je nach den Höhenlagen über dem Meeresspiegel. Die chemische Verwitterung nimmt im humiden Klima mit dem Anstieg im Gebirge ab gegenüber der physikalischen Verwitterung, die im Hochgebirge im allgemeinen allein wirkt. Die chemische Verwitterung wird gesteigert sowohl durch zunehmende Niederschläge wie durch Erhöhung der Temperatur. Die augenblicklich stark in Angriff genommene Untersuchung der bodenbildenden Prozesse vom Standpunkte klimatischer Unterschiede aus wird uns sicher bald noch mannigfache klimatische Beeinflussungen der Verwitterung nachweisen.

Man achte bei der Anwendung dieser hier natürlich nur in allgemeinen Umrissen mitgeteilten allgemeinen Regeln darauf, daß etwa vorhandene Umwandlungsprodukte nicht allein beweisend sind. Man muß feststellen, ob die an der betreffenden Stelle vorhandenen Verwitterungsprodukte auch mit den jetzigen oder den für den speziellen Fall angenommenen Verwitterungsvorgängen in irgendeinem näheren Zusammenhange stehen. Ueberhaupt können Verwitterungsvorgänge verschiedener Perioden sich gegenseitig überdecken und ineinander eingreifen, wodurch natürlich die Erkennung und Erklärung mancher Verwitterungsvorgänge durch das gleichzeitige Auftreten verschiedenartiger Verwitterungsprodukte äußerst erschwert wird. Durch den Transport der Neubildungen kann das ganze Verwitterungsprofil stark verändert werden. An Gehängen werden zudem die Verwitterungsprodukte verschiedenster Gesteine und verschiedener Bodenzonen durch das „Kriechen" am Gehänge durcheinander gemengt, wodurch die Deutung vieler Bodenprofile erschwert oder unmöglich gemacht wird.

Ein besonders lehrreiches Beispiel der Verwitterung von Silikaten unter wechselnden klimatischen Einflüssen bietet die Feldspatverwitterung. Die tonerdehaltigen Silikate verwittern in gemäßigten Zonen zu Tonmineralien (wasserhaltigen Aluminiumsilikaten), dagegen in tropischen Zonen, wie aus den grundlegenden Ar-

bieten von Max Bauer hervorgeht, zu Aluminiumhydraten unter völligem Verlust der Kieselsäure. Als Zwischenprodukte bei dieser Lateritbildung scheinen sich aber auch im tropischen Klima wasserhaltige Aluminiumsilikate (Ton, Roterde) zu bilden.

Eine vollständige, allseitig befriedigende Uebersicht der unter verschiedenartigen äußeren Bedingungen sich zeigenden Verwitterungen läßt sich heute noch nicht geben. Man kann wohl für einzelne klimatische Gebiete schon verschiedene Bodenarten unterscheiden, ohne daß aber ein genereller Unterschied für sämtliche klimatischen Einflüsse durchführbar ist.

Viele neue Anregungen für die Frage dieser Verwitterung sind in der letzten Zeit gegeben worden namentlich durch die Arbeiten der internationalen Agrogeologenkonferenzen 1909 in Budapest und 1911 in Stockholm, zusammengefaßt in den Berichten dieser Kongresse. Es ist auch gerade für die Zukunft von dieser praktischen Arbeit sehr viel Förderung der allgemeinen theoretischen Ansichten zu erwarten. Für einzelne Länder sind schon Klimazonenbodenkarten durchgeführt worden und von Cholnocky ist auch bereits eine allgemeine Uebersicht der Klimazonen der Erde versucht worden, ohne daß aber diese allseitig befriedigt.

Was im speziellen die Verwitterung unter dem Einflusse der Atmosphärilien betrifft, so spielt das Wasser eine hervorragende Rolle, das z. B. bei der Silikatverwitterung zuerst eine hydrolytische Spaltung bedingt. Es treten Auslaugung und hydrolytischer Zerfall in Wechselwirkung. Sind Säuren vorhanden, so wirken diese stärker ein. Sind Basen in Form von Salzen in Lösung, so kann Austausch von Basen in vielfacher Weise den Verwitterungsmechanismus komplizieren.

Es ist heute nicht mehr angängig, die alte, von J. Roth aufgestellte Einteilung in eine einfache, unter dem Einflusse der Atmosphärilien (durch H_2O, CO_2 und O), und eine komplizierte Verwitterung (durch Lösungen der verschiedensten Art) durchzuführen.

Für alle Verwitterungsvorgänge unter dem Einflusse der Atmosphärilien ist die Bildung von kolloiden Substanzen von ganz besonderer Bedeutung. Gerade die Verwitterung der Silikate liefert zahlreiche verschiedenartige Kolloide, deren Bedeutung namentlich durch die Arbeiten von van Bemmelen gefördert ist, dem viele weitere folgten (z. B. Cornu, Stremme u. a.). Diese kolloiden Verwitterungsprodukte sind durch das Fehlen des kristallinen Zustandes charakterisiert und stellen deshalb gegenüber den kristallinen Verwitterungsprodukten einen anderen physikalischen Zustand dar. Die oberflächliche Zone der Lithosphäre ist die typische Zone der Gelbildung. Gele zeigen sich in den Gruppen verschiedenster Mineralien, bei den Silikaten speziell unter den Tonen. Diese treten so in Gegensatz zu kristallinem Kaolin, welcher sich bei speziellen Umwandlungsvorgängen in der Erdrinde zeigt. Die wesentlichste Wirkung der Kolloidbildung ist die Veränderung der physikalischen Eigenschaften.

Die Verwitterung geht nur bis zu einer von Ort zu Ort wechselnden Tiefe in die Erde hinein. Ihre Zone ist in Wüstengebieten oft millimeterdünn, kann aber in Gebieten tropischen humiden Klimas beträchtliche Tiefen erreichen (Lateritisierung bis über 50 m tief ist mehrfach beschrieben); durch tektonische Verhältnisse kann sie auch mehrere 100 m dick werden. Dort wo starke Denudation tätig ist, halten sich die Verwitterungsprodukte mit ihren Gelbildungen nicht; dafür werden aber immer wieder neue Zonen frischen Gesteins für den Angriff frei. Im allgemeinen dürfte die Verwitterung soweit hinunterreichen, wie die Wirkung von Wasser, Sauerstoff und Kohlensäure, letzteres als zerstörendes Agens, tätig sind. Meistens endet diese Umwandlung dort, wo die absteigende Bewegung der von der Oberfläche aus eindringenden Lösungen aufhört, am Grundwasserspiegel. Andererseits kann das Fortschreiten einer Verwitterung in die Tiefe dadurch verhindert werden, daß sich bei der Verwitterung eine für Wasser undurchlässige Schicht bildet.

Die sich ergebenden verschiedenen mit der Oberfläche zusammenhängenden Verwitterungszonen sind mehrfach benannt worden. Wesentlich ist es, die von Krusch speziell für die Erzlagerstätten durchgeführten Begriffe der Oxydationszone und Zementationszone gegenüber dem frischen Erze auch auf die allgemeinen Verwitterungszonen zu übertragen. In gewissem Sinne ist dies bereits durch van Hise und R. Lang geschehen, ohne daß aber bis jetzt eine derartige Tiefengliederung eine durchgreifende Anwendung erfahren hat. Ersterer unterscheidet in bezug auf die metamorphen Vorgänge in der Erdoberfläche eine Zone des Katamorphismus gegenüber des Anamorphismus. Die erstere Zone ist, abgesehen von den Reduktionsvorgängen, die durch Humus in der äußersten Bodenzone (humose Oberschicht) hervorgerufen werden, geteilt in die obere Zone der Oxydationsvorgänge und die untere der Verkittung, in die Zonen der Oxydations- und Zementationsvorgänge. Während in der Zone des Katamorphismus die Bildung einfacher Verbindungen aus Komplexen erfolgt, spielen die hier nicht näher zu erörternden metamorphen Vorgänge in der Zone des Anamorphismus sich im entgegengesetzten Sinne ab. Die Zone der Zementation bezw. Verkittung spielt in der Erzlagerstättengeologie eine besondere Rolle, da unter dem Einflusse der frischen, nament-

lich der sulfidischen Erze sich hier mannigfache Reduktionsvorgänge abspielen (Bildung von ged. Gold, Silber usw.).

Genau so wie im Laboratorium kolloide Substanzen allmählich in kristalline übergehen, so bilden sich in der Natur die kolloiden Verwitterungsprodukte allmählich um in kristalline Substanzen derselben chemischen Zusammensetzung oder in ganz oder wenigstens teilweise kristalline Gemenge von chemisch verschieden definierten Körpern. Man hat diesen weitergehenden Umwandlungsvorgang in der Natur gegenüber der normalen Verwitterung als sekuläre Verwitterung unterschieden.

Gegenüber diesen allgemeinen Verwitterungsvorgängen stehen noch diejenigen Umwandlungsvorgänge an der Erdoberfläche, die von besonderen äußeren Einflüssen herrühren, wie z. B. die Zersetzung, die sich unter dem Einflusse von besonderen Lösungen und Gasen vollzieht im Anschlusse an vulkanische Umwandlungen, deren letztes Ausklingen wir nach der allgemeinen Auffassung in der Einwirkung der Thermallösungen sehen.

4. Organische Verwitterung. Verwitterung durch Organismen bildet gewöhnlich den Anfang jeder Verwitterung an freigelegten Felsoberflächen. Als erste Bewohner an Felsoberflächen zeigen sich Flechten, unter deren Einwirkung die Oberfläche angefressen und das Gestein oft bis zu größerer Tiefe zermürbt werden kann. Aus dem Zusammenwirken dieser gelockerten Schicht und der verwesenden pflanzlichen Organismen bildet sich eine erste dünne Krume, die durch angeblasenen und an den Pflanzen haftenden Sand und Staub immer mehr vergrößert und verstärkt wird, so daß sich an der Stelle der Flechten immer höhere Organismen ansiedeln können, bis die Verwitterung so tief eingedrungen ist, daß sich eine mehr oder weniger mächtige Bodenschicht auf der Oberfläche der Felsen bildet. Die Wurzeln der Pflanzen wirken auch ätzend auf die einzelnen Gesteine ein, was man am stärksten bei der Einwirkung der Pflanzen auf Kalksteine beobachtet. Einen wesentlichen Einfluß üben die pflanzlichen Organismen auch als Schutz gegen die Abtragung, indem in stark mit Pflanzen überzogenen Gebieten die lockere Verwitterungsschicht sich länger hält als in vegetationsfreien Gebieten. Der sich in diesem Gebiete ansammelnde Humusgehalt beeinflußt direkt oder durch die Bildung von Kohlensäure den Fortgang des Verwitterungsprozesses. Bekannt sind auch stark sprengende Wirkungen der Pflanzenwurzeln, die in einzelne Spalten und Klüfte der Gesteine eindringen und beim Wachsen der Pflanze die Kluftwände auseinander treiben und damit neue Klüfte öffnen.

5. Verwitterung der Bausteine. Haben auf der einen Seite die Fragen der Verwitterungsprozesse durch die bodenkundlichen Untersuchungen mannigfache Förderungen erfahren, so finden die Fragen der mineralogischen und geologischen Verwitterung immer mehr Anwendung auf die aus natürlichen Gesteinen errichteten Bauten. Es ist zu erwarten, daß diese Bausteinuntersuchung ihrerseits wiederum allgemeine Fragen der Verwitterung fördert. Bei der Bausteinverwitterung, die hier nur in ganz groben Umrissen erwähnt werden kann, spielt einmal die Frostwirkung eine große Rolle durch Zerfrieren der freistehenden Gesteinsstücke, wobei sich zumeist eine unregelmäßige Zerklüftung der einzelnen Gesteinsstücke herausstellt. Wirkungen der Temperaturunterschiede, der Insolation, zeigen sich durch Abplatzen einzelner Schalen und Platten an den verschiedenartigsten Gesteinen. Chemische Verwitterung setzt ebenfalls bei vielen Gesteinen ein, so vor allen Dingen bei Kalksteinen und kalkigen Gesteinen. Entweder werden die Gesteine von der Oberfläche aus ganz gelöst (reiner Kalkstein, Marmor) oder es tritt eine Lockerung des Gefüges ein durch das Fortlösen des Bindemittels. Neue Lösungen bilden sich dabei in dem Gestein, die bei der starken Verdunstung (die aus dem nackten Baustein in höherem Betrag als von der Erdoberfläche aus erfolgt) ganz wesentliche Umsetzungen und Wanderungen erleiden. Viele Bauten zeigen auch im humiden Klima Anklänge an die Verwitterung des ariden Klima.

Für die Bausteinverwitterung sind von großer Bedeutung die von außen einwirkenden Gase. Neben den normalen Bestandteilen der Atmosphäre und der darauf beruhenden Kohlensäureverwitterung kommt für die Bauten der Großstädte gemäßigter Klimate die Wirkung der sich aus den Rauchgasen entwickelnden schwefligen Säure und Schwefelsäure in Frage, wodurch sich Sulfate in den Gesteinen bilden. Sie können aus den Lösungen auskristallisieren und rufen dann Sprengwirkungen innerhalb der Gesteine hervor, die häufig zu einem Abschälen einzelner Platten führt. Oft sitzen auch mehrfache Schalen hintereinander, was man am einfachsten dadurch erklärt, daß man auch für die Verwitterungsvorgänge nicht nur der Bausteine, sondern allgemein auch bei natürlichem Gesteinsverbande ein rhythmisches Auskristallisieren aus der Lösung annimmt („rhythmische Kristallisation“ ähnlich den von Liesegang beschriebenen „rhythmischen Fällungen“). Neben den aus der Atmosphäre eindringenden Säuren spielt die aus den Verwesungsprozessen hervorgehende, im Gemäuer aufsteigende Salpetersäure eine Rolle, die der Ausblühung in

den tieferen Teilen der Bauwerke entspricht. Eigenartig und auch wenig erklärt sind die krustenförmigen Ueberzüge, die sich auf manchen Bauten besonders stark, unter völliger Verdichtung der Oberfläche, bilden. Wahrscheinlich beruhen sie auf einer Auslaugung an anderen Stellen und einem Absatz in den Poren zwischen einzelnen Gesteinsbestandteilen der Oberfläche.

Für alle Verwitterungsvorgänge ist die Untersuchung im Felde nicht allein ausreichend. Für weitergehende Erklärungsversuche müssen Wiederholungen der Verwitterungsvorgänge im Laboratorium herangezogen werden. Gerade für die Verwitterung der Bausteine kann nach dieser Richtung hin wesentliches geschaffen werden, um die Haltbarkeit eines speziellen Bausteines, die durch Beobachtung an den Bauwerken selbst erst in längeren Zeitperioden festgestellt werden kann, nach kürzerer Zeit zu bestimmen.

Literatur. ***M. Bauer***, *Beiträge zur Geologie der Seychellen, insbesondere zur Kenntnis des Laterits. Neues Jahrb. f. Min., 1898.* — ***Derselbe***, *Beitrag zur Kenntnis des Laterits. Neues Jahrb. f. Min., Festband 1907.* — ***J. M. van Bemmelen***, *Les divers modes de décomposition des roches silicates dans la croûte terrestre. Arch. néerland. des sciences exactes et naturelles. Harlem 1910 (2),* 15 *Zeitschr. f. anorgan. Chemie, 1910,* 66. — ***G. Bischof***, *Lehrbuch der chemischen und physikalischen Geologie, 2. Aufl.,* 4 *Bände. Bonn 1863 bis 1871.* — ***R. Brauns***, *Chemische Mineralogie. Leipzig 1896.* — ***F. W. Clarke***, *The Data of Geochemistry, second edition, Bull. 491 United States geological survey. Washington 1911.* — ***C. Doelter***, *Handbuch der Mineralchemie. Dresden und Leipzig 1912 u. f.* — ***Ch. R. van Hise***, *A treatise on metamorphisme. Monographs of the United States geological Survey, Vol.* 47. *Washington 1904.* — ***R. Lang***, *Ueber eine Einteilung nichtmetamorpher Sedimente in Tiefenzonen nach der Ausbildung ihrer Fe- und Al-Mineralien. Centralbl. f. Min., 1910.* — ***W. Meigen***, *Laterit. Geol. Rundschau,* 2, *1911.* — ***L. Milch***, *Die Grundlagen der Bodenkunde. Leipzig und Wien 1899.* ***E. Ramann***, *Bodenkunde, 3. Aufl. Berlin 1911.* — ***J. Roth***, *Allgemeine und chemische Geologie,* 3 *Bde. Berlin 1879 bis 1890.* — ***H. Stremme***, *Die Chemie des Kaolins. Fortschr. d. Mineralogie,* 2, *S. 87 bis 128. Jena 1912.* — ***J. Walther***, *Das Gesetz der Wüstenbildung, 2. Aufl. Leipzig 1912.*

Zu 5: ***J. Hirschwald***, *Handbuch der bautechnischen Gesteinsprüfung. Berlin 1912.* — ***J. A. Howe***, *The geology of building stones. London 1910.* — ***E. Kaiser***, *Ueber die Einwirkung der Rauchgase auf die Gesteine in der Natur und in Bauwerken. Berlin (Parcy) 1914.* — ***Derselbe***, *Die Verwitterung der Gesteine, besonders der Bausteine, in Handbuch der Steinbruchindustrie. Berlin 1913 (dort auch weitere Literatur).* — ***Derselbe***, *Der Stubensandstein aus Würtemberg, namentlich in seiner Verwendung am Cölner Dom. Neues Jahrb. f. Min., 1907.* — ***H. Seipp***, *Italienische Materialstudien. Stuttgart 1911.* — *Viele Einzelangaben sind enthalten in den „Bautechnischen Gesteinsuntersuchungen", herausgegeben von J. Hirschwald. Berlin 1910 u. f.*

E. Kaiser.

Vicariierende Bestandteile.

Ein Ausdruck von J. N. Fuchs, der damit Elemente oder Oxyde bezeichnete, welche sich in Mineralien oder allgemein in chemischen Verbindungen vertreten konnten, z. B. CaO, FeO, MgO. Vgl. den Artikel „Kristallchemie".

Vinci
Leonardo da.

Er wurde 1452 in dem Gebirgsdorf Vinci bei Empoli, geboren und ist am 2. Mai 1519 im Schloß Clos-Lucé bei Amboise in Frankreich gestorben. Ein ungewöhnlich vielseitiges Genie, hat er als Maler und Bildhauer, als Architekt und Ingenieur Bedeutendes geleistet, und war als Physiker seiner Zeit so weit voraus, daß seine Ideen wenig Verständnis fanden. Es war ihm bekannt, daß beim freien Fall das Wachsen der Geschwindigkeit in arithmetischer Progression geschieht, daß ein Körper auf der schiefen Ebene in dem Verhältnis langsamer fällt, als ihre Länge größer ist als ihre Höhe; er löste das Problem vom schiefen Hebel, beobachtete die Kapillarerscheinungen, verbesserte die Camera obscura, verglich das Auge mit einer solchen, kannte die Gesetze der Reibung, lieferte Beiträge zur wissenschaftlichen Wellenlehre u. a. m. Er war beteiligt als Architekt beim Bau des Mailänder Doms und als Ingenieur beim Martesanakanal und beim Kanal von San Christoforo. Wir finden ihn bald in Mailand, bald in Florenz, nach 1480 auf Reisen, die sich bis in den Orient ausdehnten, darauf bis 1499 wiederum in Mailand, wo er das Modell zu einer Reiterstatue des Herzogs Francesco Sforza ausführte, das leider zerstört wurde, und sein berühmtes Abendmahl malte. Von seinen Bildern und Zeichnungen sind zahlreiche erhalten, seine Schriften sind in der Form loser Blätter zumeist in der Bibliothek von Paris aufbewahrt. Wie er in der Malerei das Verdienst hat, der Zeichnung die anatomische Grundlage zu geben, so gab er der Physik Richtungslinien, indem er, die bisher rein philosophische Behandlungsweise verlassend, Beobachtung und Experiment sowie die Anwendung der Mathematik empfahl.

Literatur. ***L. Amoretti***, *Memorie etc. di L. d. V., Mailand 1804.* — ***Gallenberg***, *L. d. V., Leipzig 1834.* — ***Grothe***, *L. d. V. als Ingenieur und Philosoph, Berlin 1874.* — ***G. Séailles***, *L. d. V., l'artiste et le savant, Paris 1892.*

E. Drude.

Virchow

Rudolf.

1821 bis 1902 in Berlin, das Haupt der modernen Pathologie, Begründer der Zellularpathologie und mit Ludwig Traube der experimentellen Pathologie und pathologischen Histologie in Deutschland. Er wurde in Schievelbein in Hinterpommern geboren, studierte als Zögling der Pepinière, der jetzigen Kaiser Wilhelm-Akademie in Berlin seit 1839, promovierte 1843, habilitierte sich für pathologische Anatomie 1847, nachdem er 1844 die pathologische Prosektur an der Charité übernommen hatte, begründete 1847 sein bekanntes Archiv für pathologische Anatomie, das noch heute existiert und von Orth fortgeführt wird, betätigte sich politisch an der revolutionären Bewegung des Jahres 1848 und mußte, deswegen gemaßregelt, 1849 Berlin verlassen, um in Würzburg das Ordinariat der pathologischen Anatomie zu übernehmen, von wo er jedoch 1856 wieder nach Berlin zurückberufen wurde. Hier entfaltete er seine weltbekannte ruhmreiche und vielseitige Tätigkeit als Patholog, Anatom, Anthropolog, Hygieniker, Politiker bis zu seinem Lebensende. Die Zahl seiner auf den genannten Gebieten veröffentlichten Schriften dürfte ein halbes Tausend überschreiten. Seine geschichtliche Bedeutung ist und bleibt an den Nachweis geknüpft, daß in der Zelle Sitz und Wesen der pathologischen Erscheinungen zu suchen, und Pathologie nichts anderes ist als Biologie unter veränderten Bedingungen. Es gibt kein Gebiet der Pathologie, auf dessen Erkenntnis Virchow nicht Licht verbreitend und befruchtend eingewirkt hat. Man darf ihn mit Recht als Reformator der Krankheitslehre bezeichnen. Sein Hauptwerk Die Cellularpathologie in ihrer Begründung auf physiologische und pathologische Gewebelehre erschien zuerst Berlin 1858, nachdem Virchow die Grundlagen dazu bereits in Würzburg gelegt hatte. Es erlebte bis 1871 vier Auflagen und ist fast in alle europäischen Sprachen übersetzt.

Literatur. ***Pagel,*** *Biogr. Lex.*

J. Pagel.

Vizinalflächen.

Kristallflächen mit sehr hohen Indicies, die einem einfachen Verhältnis sehr nahestehen (vgl. den Artikel „Kristallformen“).

Vögel.

1. Die Klasse Vögel. Die lebenden Vögel bilden eine sowohl von den Säugetieren wie von den Amphibien scharf abgegrenzte Klasse der Wirbeltiere. Zu den Säugetieren zeigen sie zwar bezüglich der Einrichtungen, die zur Wärmeökonomie Beziehungen haben, nähere Uebereinstimmungen. Man bezeichnet sie daher mit diesen zusammen als Warmblüter (homöotherme Tiere). Trotzdem sind ihre Verwandtschaften zu den Reptilien so bedeutend, daß man beide unter dem gemeinsamen Namen Sauropsiden zusammenfaßt. Die Uebergangsglieder zwischen beiden Klassen gehören jedoch einer früheren Periode an. Kennzeichnend für den Vogel sind seine Federn. Diese geben ihm den Charakter eines fliegenden Wirbeltieres. Die hinteren Extremitäten sind mit Zehen versehen, die vorderen stellen ein vollendetes Flugorgan dar, das in der Ruhe am Körper angelegt wird. Von der Lunge gehen Luftzellen aus, die sich zwischen den Eingeweiden verbreiten und sich bis unter die Haut und in die Knochen ausdehnen, die selbst auch großen Luftgehalt haben. Außerdem ist der Vogel auch durch allerlei andere Einrichtungen, Fehlen der Zähne, Fehlen der sich entwickelnden Leibesfrucht, schnelle Verdauung, Fehlen der Harnblase und durch die Anordnung der Eingeweide und der Muskulatur, die ein Vorrücken des Schwerpunktes des Körpers verhindern, für den Flug noch besonders ausgebildet. Die Zahl der Halswirbel schwankt zwischen 9 und 24, die der Schwanzwirbel ist vermindert. Die Brust und der obere Teil der Bauchhöhle ist von den Rippen und einem sehr großen Brustbein bedeckt. Das große Gehirn ist deutlich in Groß- und Kleinhirn geteilt. Der hornige Schnabel, der von sehr verschiedener Bildung ist, dient nie zum Kauen der Speisen. Die Fortpflanzung erfolgt durch Eier, die mit einer Schale von kohlensaurem Kalk umgeben sind.

2. Morphologie und Physiologie. 2a) Körperform. Der Körper ist mehr oder weniger eiförmig. Er setzt sich nach vorn in den langen beweglichen Hals fort, der den runden Kopf trägt, nach hinten in den kurzen, als Steuer wirkenden Schwanz. Die in der Regel gut entwickelten säulenförmigen Füße tragen den Körper in schräg horizontaler Richtung. Nur einzelne (Pinguine) halten sich ziemlich aufrecht. Die einzelnen Teile des Vogelkörpers werden mit besonderen Namen bezeichnet. Die beistehende Abbildung (Fig. 1) erläutert diese am einfachsten. Die Füße sind verschieden ausgebildet je nach der Lebensweise des Vogels. Reichenow unterscheidet: 1. Schwimmfuß (Pes natalis)

oder Plattfuß (Pes planus), der als Spaltschwimmfuß (Pes fissipalmatus), Ruderfuß (Pes steganus) und Schaufelfuß (Pes palmatus) auftreten kann; 2. Watfuß (Pes vadans), der Lauffuß (Pes cursorius) und Schreitfuß (Pes gressorius) sein kann; 3. Raubfuß (Pes raptorius), der in die Formen Scharrfuß (Pes radens) und Fangfuß (Pes capiens) zerfällt; 4. Spaltfuß (Pes fissus); 5. Baumfuß (Pes arboreus), der als Haftfuß (Pes haerens), Klimmfuß (Pes enitens), Klammerfuß (Pes adhamans), Sitzfuß (Pes insidiens) und Kletterfuß (Pes scansorius) ausgebildet sein kann, und Hüpffuß (Pes saliens) (Fig. 2). Auch die Flügel sind sehr verschieden entwickelt. Während manche Vögel sehr lange Flügel besitzen, sind diese bei anderen fast vollständig verkümmert oder sogar zu flossenähnlichen Gebilden umgewandelt. Aehnlich wechselt auch die Gestaltung des Schnabels. Seine Form ist außerordentlich verschieden, und läßt zahlreiche Anpassungen an bestimmte Lebensweisen erkennen. Auffallend ist schon die verschiedene Länge und Breite, für die als Gegensätze der kurze Schnabel des Seglers und der lange des Ibis angegeben seien. Sehr breit ist der Schnabel von Balaeniceps, bei Pelecanus als Fischsack ausgebildet, löffelartig bei Platalea, nach oben gekrümmt bei Recurvirostra, sowie bei einzelnen Kolibriarten, klaffend bei Anastomus, bei Rhynchops ist der Oberschnabel kürzer als der Unterschnabel. Die Lamellirostres haben seitlich am Schnabel zahnartige Fortsätze, die einen Seihapparat

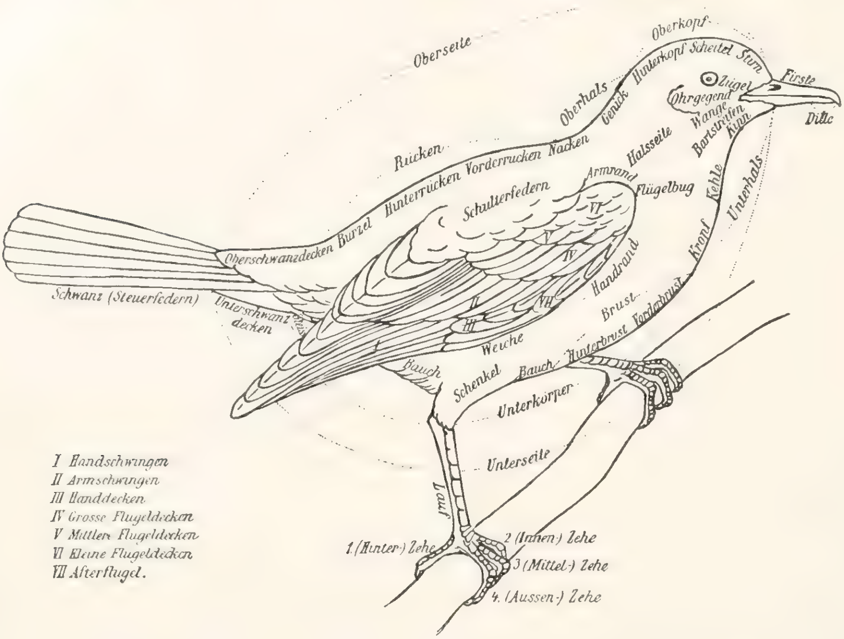


Fig. 1. Die äußeren Regionen des Vogelkörpers und deren Bezeichnungen. Nach Reichenow („Tierreiche“).

darstellen, während die Falken „Zähne“ besitzen, zahnartige Fortsätze des Oberkiefers, die in die Ausschnitte des Unterkiefers passen. Der Schnabel der Drossel ist pfriemenförmig, der der Ammer kegelförmig (Fig. 3). Die ältere Systematilk unterschied danach Fissirostres (Spaltschnäbler), Dentirostres (Zahnschnäbler), Conirostres (Kegelschnäbler), Tenuirostres (Dünnschnäbler), Grandirostres (Großschnäbler), Levirostres (Leichtschnäbler) usw.

2b) Skelett (Fig. 4). Die gut entwickelte knöcherne Wirbelsäule, deren Wirbelzahl zwischen 39 und 64 schwankt, zerfällt in einen Halsabschnitt, einen Rumpfabschnitt und einen Schwanzabschnitt. Der Halsabschnitt ist sehr lang, sehr beweglich und S-förmig gekrümmt. Die Zahl seiner Wirbel ist 13 (bei Papageien, Nachtschwalben und Seglern) bis 25 (Cygnus atratus). Die letzten Halswirbel tragen selbständige Rippen, die jedoch das Brustbein nicht erreichen, und bilden so einen Uebergang zu den Brustwirbeln (cervicodorsale Wirbel). Auch die vorhergehenden Wirbel tragen rudimentäre Rippen. Die oberen und unteren Halswirbel tragen starke Dornfortsätze (Processus spinosi), die mittleren an ihrer Stelle nur

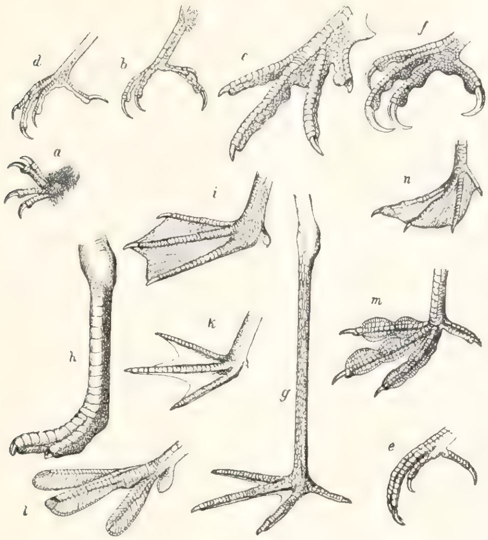


Fig. 2. Fußformen. a Pes adhamans von Apus apus. b Pes scansorius von Picus capensis. c Pes ambulatorius von Phasianus colchicus. d Pes fissus von Turdus torquatus. e Pes gressorius von Alcedo ispida. f Pes insidens von Falco biarmicus. g Pes colligatus von Mycteria senegalensis. h Pes cursorius von Struthio camelus. i Pes palmatus von Mergus merganser. k Pes semipalmatus von Recurvirostra avocetta. l Pes fissipalmatus von Colymbus cristatus. m Pes lobatus von Fulica atra. n Pes steganus von Phaeton aethereus. Nach Claus.



Fig. 3. Schnabelformen. a Phoenicopterus antiquorum. b Platalea leucerodia. c Emberiza citrinella. d Monticola cyanus. e Falco gyrfalco. f Mergus merganser. g Pelecanus perspicillatus. h Recurvirostra avocetta. i Rhynchops nigra. k Columba livia. l Balaeniceps rex. m Anastomus coromandelicus. n Pteroglossus discolor. o Mycteria senegalensis. p Falcinellus igneus. q Apus apus. Nach Claus.

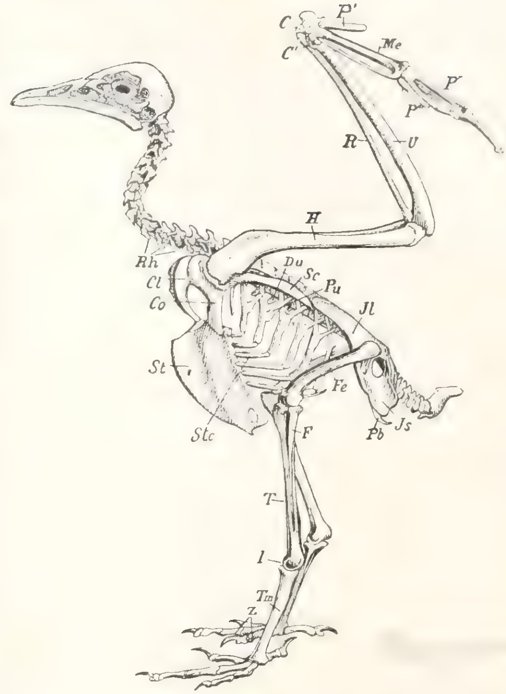


Fig. 4. Skelett von Neophron percnopterus. Rh Halsrippen. Du untere Dornfortsätze der Brustwirbel. Cl Clavicula. Co Coracoideum. Sc Scapula. St Sternum. Stc Sternocostalia. Pu Processus unicati. Il Os Ilei. Is Os ischii. Pb Os pubis. H Humerus. R Radius. U Ulna. CC′ Carpus. Me Metacarpus. P′ P″ P‴ Phalanges. Fe Femur. T Tibia. F Fibula. Tm Tarso-Metatarsus. I Intertasalgelenk. Z Zehen.

schwache Erhebungen. Querfortsätze kommen in deutlicher Ausbildung (Processus transversi) nur bei Raubvögeln vor. Sonst sind sie durch zwei vordere, nach unten gerichtete Dornen am Wirbelkörper vertreten. Bisweilen treten auch untere mediane Fortsätze auf, die aber nicht als untere Dornen gedeutet werden dürfen, sondern als Hypapophysen bezeichnet werden. Sie kommen auch an den vorderen Thorakalwirbeln vor. Die beiden ersten Halswirbel sind als Atlas und Epistropheus besonders ausgebildet. Der Atlas stellt einen durch ein Interzentrum ventral synostotisch verbundenen Bogen dar, dessen Oeffnung bisweilen durch die Verknöcherung des Ligamentum transversum in zwei Abschnitte geteilt wird, einen oberen zum Durchtritt des Rückenmarks und einen unteren für den Zahnfortsatz des Epistropheus. Zuweilen besitzt er einen Muskelfortsatz auf beiden Seiten. Der Dornfortsatz fehlt ihm. Der Epistropheus besitzt den schon genannten Zahnfortsatz (Processus odontoideus), der morphologisch der Körper des Atlas ist, durch Synostose mit dem Körper des Epistropheus verbunden. Der

Rumpfabschnitt der Wirbelsäule zerfällt in den Dorsalteil und den Sakralteil. Der erstere besteht aus freien rippentragenden Wirbeln, die ihrer Zahl nach zwischen 3 (Sula, Plotus, Sarcorhamphus, Caprimulgus, viele Eisvögel) und 8 (Casuarius, Alken und Rallen) schwanken. Sie sind von gedrungener Form mit kräftigen Dorn- und breiten, starken Querfortsätzen. Häufig tritt Ankylosierung zwischen einzelnen Rückenwirbeln ein, so daß man in einzelnen Fällen von einem Os dorsale sprechen kann. Beim Sakralteil, der zwischen 9 und 22 Wirbel zählt, hat man zwischen primären und sekundären Sakralwirbeln zu unterscheiden, von denen die letzteren wieder in präsakrale und postsakrale zerfallen. Ursprüngliche Sakralwirbel sind zwei vorhanden. Der distale Teil der präsakralen Wirbel trägt fast gar keine seitlichen Fortsätze. Er entspricht dem Lumbalteil der Wirbelsäule. Der voraufgehende Teil gehört der Thorakalregion an. Die vorderen Wirbel tragen sogar noch Rippen. Die 4 bis 8 zählenden postsakralen Wirbel gehen allmählich in die Schwanzregion über. Die Sakralwirbel sind bis auf die ersten und letzten verwachsen. Die Körper der beweglichen präsakralen Wirbel sind durch Ringe aus Faserknorpel miteinander verbunden, die sich von der Peripherie des einen zu der des anderen erstrecken. Nach innen setzt sich jeder Ring in eine Scheibe fort, deren Vorder- und Hinterfläche frei sind, den Meniscus. Im Mittelpunkt ist der sich stetig dahin verdünnende Meniscus durchbohrt. Bisweilen ist er rudimentär, bisweilen mit der Fläche der Wirbelkörper mehr oder weniger ausgedehnt vereinigt. In der Schwanzregion ist die Verbindung vollkommen. Von den Kaudalwirbeln bleibt nur eine geringe Anzahl beweglich. Sie tragen obere und untere Dornfortsätze und mit Ausnahme der letzten das Ende des Rückenmarkkanals. Soweit sie frei sind, haben sie wie der postsakrale Wirbel des Kreuzbeins starke Querfortsätze. Das Ende der Schwanzwirbelsäule, das aus 4 bis 6 verwachsenen Wirbeln besteht, das Pygostyl, hat je nach den daran befestigten Steuerfedern eine verschiedene Gestalt.

Die Rippen sind Lateralrippen. Die Costovertebralverbindung am Hals und Thorax ist doppelt mittels des Köpfchens (Capitulum) am Wirbelkörper und mittels eines Tuberculum am Querfortsatz. Die späteren Rippen zeigen nur die letztere Verbindung. Die Sternalrippen bestehen aus einem vertebralen und einem sternalen Stück. Das letztere (Os sternocostale) geht aus einer selbständigen Ossifikation hervor und trifft mit dem ersteren in einem nach vorn offenen Winkel zusammen. Die vertebralen Teile tragen nach hinten gerichtete Fortsätze (Processus uncinati), die sich an den Körper der nächstfolgenden Rippe anlegen. Sie fehlen nur den Palamedeidae. Die Zahl der echten Rippen schwankt zwischen zwei (Dinornis) und 9 (Cygnus atratus und Podicipidae). Am häufigsten kommen 4 bis 6 vor.

Das Sternum geht aus paarigen Anlagen hervor, die sich von den Rippenenden abgliedern und median zu einer breiten Knorpelplatte verschmelzen, die allgemein ossifiziert. Diese hat drei- oder viereckige Form, ist ventral gewölbt, dorsal konkav und bedeckt wie ein Schild den vorderen zentralen Teil der Brusthöhle, bisweilen auch einen Teil der Bauchhöhle. Bei den meisten Vögeln entwickelt sich in Anpassung an das Flugvermögen auf dieser Platte in der Medianlinie der Ventralseite ein mehr oder weniger hoher Kamm, der Brustbeinkamm (Crista sterni, Carina). Am verbreiterten Vorderrand artikulieren die zum Schultergürtel gehörigen Coracoidea, an den Seitenrändern die Sternocostalia (Fig. 5). Die

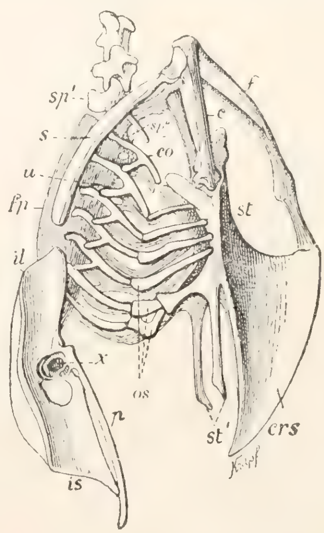


Fig. 5. Thorax, Schultergürtel und Becken eines Carinaten. st Brustbein. st' Abdominalfortsätze (Trabeculae) desselben. crs Brustbeinkamm. f Schlüsselbein (Furcula). c Coracoid. s Scapula. os Ossa sternocostalia. u Processus uncinati. sp' Dornfortsatz des ersten Brustwirbels. sp'' untere Dornen. co Rippe. fp verschmolzene Dornfortsätze. il Darmbein. is Sitzbein. p Schambein. x Pfanne des Hüftgelenks. Nach Gegenbaur.

Sternalplatte besitzt häufig eine Durchbrechung ihrer Knochensubstanz am abdominalen Ende, das paarige, durch Membranen verschlossene Fenster (Fenestra), das bisweilen an der hinteren Umgrenzung

geöffnet ist, so daß Einschnitte (Incisurae) entstehen, durch die die zwischen ihnen stehen bleibenden Knochenpartien als Fortsätze (Trabeculae) erscheinen. Der vordere Teil des ~~Abschnittes~~, der mit den Rippen verbunden ist, heißt Costosternum, der hintere, mit Einschnitten und Fenstern versehene Xiphosternum. Die sehr verschiedenartigen Fenster und Einschnitte werden je nachdem als Fenestra, bezüglich Incisura intermedia lateralis, ultralateralis, die entsprechenden Knochenspangen als Trabecula lateralis intermedia, ultralateralis und mediana bezeichnet. Der Kamm des Brustbeins (Crista sterni) springt vorn am höchsten und schärfsten hervor und flacht sich nach hinten allmählich ab. Er stellt also ein vertikal und sagittal gestelltes Dreieck dar. Länge, Höhe und Dicke sind sehr verschieden, auch die Kontur des ventralen Randes. Auch der vordere Rand hat ganz verschiedene Krümmungen. Die innere Fläche des Brustbeins ist plan oder hohl, nur dann etwas vorgewölbt, wenn die Trachealschlingen von der Crista aufgenommen werden. Ist das Brustbein sehr lang, so ist es bisweilen durch eine mehr oder weniger deutliche quere Erhebung in eine Pars thoracica und eine Pars abdominalis getrennt. Die Innenfläche ist durch Foramina pneumatica ausgezeichnet. Am Vorderrand hat das Brustbein eine paarige Gelenkfläche mit den Ossa coracoidea, die stets etwas schräg gestellt sind. Diese Sulci articulares coracoidei, an denen man eine innere dickere und eine äußere dünnere Lippe (Labrum externum und internum) unterscheiden kann, lassen ein Spatium intercoracoideum zwischen sich, das aber bisweilen, wenn sich die Gelenkflächen der Coracoidknochen kreuzen, zu einer Leiste, einem Septum interarticulare wird. Ist das Spatium mehr oder weniger breit entwickelt, so zeigen sich gewöhnlich Fortsätze in ihm, die Spinae anteriores, die als externae und internae unterschieden werden und in ihrer Form zahlreichen charakteristischen Schwankungen unterworfen sind. Die Spina externa ist am oberen Ende oft gabelförmig geteilt, besonders bei den Passeres. Die Spina interna, die nur bei wenigen Vögeln deutlich ausgebildet ist, kann auch mit der Spina externa sich zu einer Spina communis vereinigen, die dann an ihrer Basis einen Querkanal (Foramen interspinale) aufweist. Nach außen von jeder Gelenkfläche der Coracoidea entsteht dadurch, daß sich der Winkel, in dem der Vorderrand mit dem Seitenrand sich begegnet, auszieht, ein Processus lateralis anterior, der zuweilen eine lange Hervorragung bilden kann, zuweilen nur so gering ausgebildet ist, daß man nur von einem Angulus lateralis anterior sprechen kann. Der Seitenrand des Brustbeins ist meist gebogen. Der costale Abschnitt ist dicker als der präcostale und postcostale und trägt die durch konkave Zwischenräume getrennten Gelenkflächen für die Rippen (Processus articulares costales sterni). Der Hinterrand trägt außer den erwähnten Trabekeln bisweilen, z. B. beim Wiedehopf, wirkliche Fortsätze (Processus xiphoidei posteriores). Ein Episternum haben die Vögel nicht.

Der Schultergürtel, der sich primär beiderseits aus einer einheitlichen, winklig gebogenen Knorpelplatte entwickelt, zeigt ventral die Anlage des Coracoids, dessen distales Ende mit dem Brustbein gelenkig verbunden ist, dorsal das Schulterblatt. Am Vereinigungspunkt liegt die Gelenkgrube für den Oberarmkopf (Fossa glenoidalis humeralis). Ventral schließt sich als sekundärer Brustgürtel das Schlüsselbein an, das mit dem der anderen Seite sich zum Gabelbein (Furcula) vereinigt. Bei den Ratiten ist der Winkel zwischen Coracoid und Scapula stumpf, bei den Carinaten spitz. Bei letzteren sind die beiden Knochen durch Faserknorpel verbunden, bei den Ratiten synostotisch verwachsen. Das Schulterblatt ist ähnlich dem der Krokodile schmal und leicht gekrümmt. Bei den Carinaten springt das Acromion stark vor, bei den Ratiten fehlt es. Der Processus coracoideus verbindet sich meist mit dem Processus procoracoideus des Coracoids, der Processus humeralis beteiligt sich an der Bildung der Gelenkpfanne für den Oberarm. Das Coracoid, das die Verbindung mit dem Sternum vermittelt, stellt einen säulenförmigen, am Sternalende verbreiterten Knochen dar. Am Vorderende des Coracoids findet sich ein zuweilen ganz verkümmerter Fortsatz, der Processus procoracoideus, der bei den Ratiten eine bedeutende Ausbildung erlangt und ein selbständiges Stück des Schultergürtels, das Procoracoid, darstellen kann. Bei Struthio bildet das Coracoid eine breite, von einem Fenster durchbrochene Platte, deren vorderer Abschnitt, der auch durch seine kürzere Dauer im Knorpelzustand an die Reptilien erinnert, das Procoracoid vorstellt. Bei Rhea erscheint dieser Abschnitt nur noch als Fortsatz, bei den Carinaten ist er oft gänzlich verkümmert. Dafür kommt bei diesen ein anderer, vom Coracoid ausgehender Vorsprung zur Entwickelung, der das Schultergelenk überragt und früher als Spina coracoidea bezeichnet wurde, das Acrocoracoid. Der Gabelknochen (Furcula) entsteht in gleicher Weise wie bei den Lacertiliern als Deckknochen eines am vorderen Ende des Schultergürtels befindlichen Knorpelstreifens, der dann selbst ossifiziert. Die Vereinigung der beiden Knochen zur Furcula erfolgt durch Dazwischenkunft eines knorpeligen

Skeletteils, des Interclaviculare. Die Mächtigkeit und das Maß der Krümmung der Furcula hängt eng mit dem Fluge zusammen. Bei weniger flugbefähigten ist sie schwächer und gestreckter, bei guten Fliegern stark gebogen und von starkem Durchmesser. Bei Dromaeus und Casuarius erfolgt die Verbindung des primären Brustgürtels hauptsächlich durch das Procarocoid, bei Carinaten durch das Acrocoracoid, in zweiter Linie den Processus procoracoideus und die Scapula. Dadurch zerfällt die Furcula in drei Abschnitte, einen subcoracoidalen, einen supracoracoidalen und einen acrocoracoidalen. Das dorsale Ende des Schlüsselbeins zeigt vielfach keine Verbreiterung, ja sogar Verschmälerung (Grus, Cypselus, wo es mit dem acrocoracoidalen Teile endet, Otis, Cuculus u. a., wo es sich bis zum Acromion erstreckt). In anderen Fällen verbreitert es sich an der Vereinigungsstelle mit dem Acrocoracoid oder ventral daneben zu einer verschieden großen Knochenplatte, dem Epicleidium (Pelecanus, Eulen und einzelne Falken). Das dorsale Ende kann sich auch in zwei Fortsätze spalten, den Processus acromialis und den Processus acrocoracoideus, die annähernd gleich ausgebildet sein können (Spechte, Eisvögel, viele Passeres) oder verschieden lang sein können. Der acromiale Fortsatz ist dann meist länger und erstreckt sich über das Acromion hinaus (Sturmvögel, Gänse) oder der acrocoracoidale Fortsatz ist stärker. Das hintere ventrale Ende der Furcula ist mit dem vorderen Rande des Brustbeinkamms durch ein Ligament verbunden. In einzelnen Fällen tritt auch Synostose ein (Steganopoden). Die Vereinigungsstelle der beiden Aeste der Furcula ist teilweise kaum oder nur gering angedeutet, teilweise entwickelt sich von ihr aus eine meist selbständig ossifizierende Hervorragung, das Tuberculum interclaviculare. Dieses kann sehr dick werden (Sturmvögel, Ruderfüßler), wenn die Furcula dem Brustbeinkamm direkt aufsitzt. Bei größerer Entfernung zwischen beiden entwickelt sie sich zu einem Fortsatz, dem Hypocleidium. Je nach der Richtung, in der sich dieses entwickelt, wird es unterschieden als Processus interclavicularis posterior (Hühner), dorsalis (Passeres), anterior (Reiher). Unter Umständen erscheint die Vereinigungsstelle der beiden Aeste auch schwächer (Wasserhühner, Spechte, manche Eulen). Bei Papageien und anderen Vögeln unterbleibt die knöcherne Verwachsung, an ihre Stelle tritt eine Vereinigung durch Knorpel- und Bindegewebe. Bei vielen Papageien, Dromaeus und Casuarius tritt von hinten her an Stelle des Knochens Sehnengewebe, das die ventralen Teile teilweise ersetzt. Der Claviculärrest kann dann mit dem Coracoid knöchern verwachsen (Casuarius). Bei Rhea, Struthio, Apteryx und einigen Papageien verschwindet die Furcula ganz.

Das Becken besteht aus drei Knochenpaaren, dem Darmbein (Ilium), dem Sitzbein (Ischium) und dem Schambein (Pubis). Besonders kennzeichnend ist für das Vogelbecken, daß es mit Ausnahme der Struthionidae ventralwärts nicht geschlossen ist, die mächtige Entfaltung der Pars iliaca, die 11 bis 18 Wirbel in ihren Bereich zieht, und das nach hinten gerichtete Schambein. Diese Rückwärtsrichtung entwickelt sich aber erst ganz allmählich, während ursprünglich Scham- und Sitzbein eine senkrechte Lage zum Darmbein besitzen wie bei den Sauriern. Das hintere Ende des Darmbeins ist im Gegensatz zum vorderen nur knorpelig vorgebildet und bleibt knorpelig bis zum vollendeten Wachstum. Der vordere Abschnitt ist auf der Oberfläche konkav, der hintere nach außen gewölbt. An der außer bei Dromaeus innen stets offenen Gelenkpfanne beteiligen sich alle drei Beckenknochen. Das Loch der Gelenkpfanne ist sehr klein bei Geococcyx, Tinamus und Hesperornis. Das Sitzbein zieht sich von der Pfanne aus ziemlich parallel mit dem Darmbein nach hinten und bildet zunächst die ventrale Begrenzung des Foramen ischiadicum, sodann legt es sich in schaufelförmiger Verbreiterung an das Darmbein an, mit dem es vollkommen verwächst. Eine ursprünglich vorhandene Insicura ischiadica, die bei den Ratiten und den Tinamus, sowie einer Anzahl fossilen Vögeln dauernd bestehen bleibt, wird durch Verknöcherung der vereinigten Ligamente ein Foramen ischiadicum. Bei Rhea treten die beiden Ischia unterhalb des Sacrums miteinander in Verbindung. Auch bei Dromaeus fand Gegenbaur ein ähnliches Verhalten. Das Pubis ist ein dünner rippenförmiger Knochen, der parallel mit dem Sitzbein nach hinten verläuft, sich aber zuweilen nach hinten verbreitert und sich dem Sitzbein der anderen Seite stark nähert, mit dem es sich bei Struthio camelus in einer Symphyse vereinigt. Ischium und Pubis sind durch Ligamente verbunden, die häufig zwischen beiden Knochen nur das Foramen obturatum zum Durchtritt von Muskel und Nerv offen lassen; bisweilen kommen dann noch kleinere oder größere Fenestrae oblongae zustande, die sehr groß sein (gewisse Ratiten), aber auch vollständig fehlen können. Beim Storch besteht eine Verbindung zwischen Pubis und Ischium nur unmittelbar am Acetabulum.

Die vordere Extremität besteht aus dem Humerus, dem Radius und der Ulna, dem Carpus, dem Metacarpus und drei Fingern, bisweilen auch einem Rudiment

eines vierten (Fig. 6). Bei Hesperornis scheint nur der Humerus ausgebildet gewesen zu sein. Apteryx, Dromaeus und Casuarius besitzen nur einen Finger. Die einzelnen Teile sind je nach ihrer Anpassung an den Flug ganz verschieden stark entwickelt. Die vordere Extremität ist am längsten bei den Longipennes, am kürzesten bei den Straußen. Die Hand bei den Macrochires ist so lang wie Ober- und Unterarm zusammen. Bei den Ratiten ist das Verhältnis umgekehrt. Bei Opisthocomus ändern sich nach Pycraft die Verhältnisse der verschiedenen Teile während des Wachstums. Der Humerus läßt drei Abschnitte unterscheiden und stellt als Ganzes einen schwach gebogenen, an den Enden verbreiterten, in der Mitte zylindrischen Knochen dar. Der Gelenkkopf für das Schultergelenk ist ellipsoidisch. An ihn schließt sich der Processus lateralis, der mit einem Tuberculum laterale beginnt. Der Processus medialis ist durch die Incisura collaris vom Gelenkkopf getrennt. Die Artikulationsfläche mit Radius und Ulna trägt lateral und medial den Condylus lateralis und medialis. Auf diesen sitzen der Epicondylus lateralis und der Epicondylus medialis, die Insertionsstellen für die Streck- und Beugemuskulatur des Unterarms. Die Sturmvögel, Möven, Schnepfen und andere tragen proximal vom Epicondylus lateralis einen stark entwickelten Processus supracondyloideus lateralis (Processus ectepicondyloideus Gadow). Der Humerus zeigt die größte Pneumatizität aller Vogelknochen. Das Ellenbogengelenk trägt häufig eine kniescheibenähnliche Verknöcherung am Ulnaende (Passeres), die Patella brachialis. Radius und Ulna sind stets ausgebildet. Die Ulna ist der längere Knochen. Sie ist besonders bei Hühnern und Tauben stark gekrümmt. Am Gelenk trägt sie ein Olecranon. Der Radius ist wesentlich schwächer, bei den Parridae ist die Außenseite in einen starken, flachen Fortsatz ausgezogen. Am distalen Ende findet sich oft ein kleiner länglicher akzessorischer Knochen (bei den Eulen, Passeres, Sturmvögeln). Die Handwurzel der rezenten Vögel besteht nur aus zwei Knochen, dem Ulnare und Radiale. Embryonal sind jedoch sechs besondere Knorpel vorhanden. Dromaeus hat nach Parker keinerlei carpale Elemente, Casuarius galeatus nur ein kleines Ulnare. Besonders ausgebildet sind die Carpalknochen bei den Pinguinen. Die Metacarpalknochen werden im entwickelten Zustand nur durch zwei nebeneinander liegende, an beiden Enden verwachsene Knochen repräsentiert, die durch eine längliche Lücke getrennt sind. Dies sind die Metacarpalia des zweiten und dritten Fingers; das Rudiment des dem Daumen angehörenden Mittelhandknochens wird durch einen Vorsprung an der Basis der Radialseite angedeutet. Von

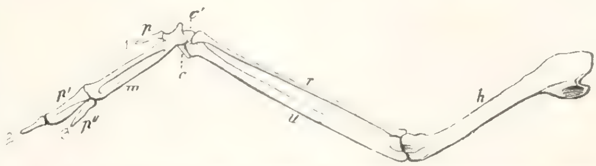


Fig. 6. Armskelett eines Vogels. h Humerus. r Radius. u Ulna. c Ulnare. c′ Radiale der Handwurzel. m Metacarpalia, p, p′, p″ erster, zweiter, dritter Finger. Nach Gegenbaur.

Zehntner wurde die Anlage zu einem vierten beim Segler, von Studer beim Pinguin, von Lindner bei Podiceps nachgewiesen. Phalangen besitzen die rudimentären Finger nur in geringer Zahl. Drei Daumenglieder besitzen im allgemeinen die Tagraubvögel, Hühnervögel, Cypselus, die meisten Sumpf- und Wasservögel, eins die Passeres, Picae, Charadrius spinosus. Der Zeigefinger ist der längste und setzt sich aus zwei (Blumenbach, Cuvier u. a.) oder drei (Wiedemann, Tiedemann) Phalangen zusammen. Der dritte Finger ist klein; ein- oder, wie Tiedemann angibt, stets zweigliederig. Bei den Struthionidae werden die Fingerknochen rudimentär. Fingerkrallen kommen bei den rezenten Vögeln nur noch ausnahmsweise vor, meist am Daumen, seltener am Zeigefinger oder dritten Finger (Struthionen, Chionis, Megapodius). Opisthocomus besitzt im Jugendstadium die Krallen am ersten und zweiten Finger beweglich mit dem Endglied verbunden, kann sich ihrer also zum Klettern bedienen, wie es bei Archaeopteryx angenommen wird.

Die hinteren Gliedmaßen bestehen aus dem Femur, den den Unterschenkel zusammensetzenden Tibia und Fibula, dem Tarsus, Metatarsus und den Phalangen. Bei allen Vögeln ist der Oberschenkel kürzer als der Unterschenkel. Sehr kurz ist er bei Phoenicopterus und Himantopus. Der Femur stellt einen meist schwach nach vorwärts gebogenen Knochen dar, der häufig pneumatisch ist. Der Gelenkkopf mit der Pfanne des Beckens ist rund, seine Achse steht fast senkrecht zu der des übrigen Knochens, was bei den Reptilien nur bei den fossilen Ornithoscelides vorkommt. Nach außen und vorn davon liegt der Trochanter. Von den beiden Condylen entspricht der innere, schwächere ausschließlich der Tibia, der andere Tibia und Fibula. Die Knie-

scheibe ist bei einigen Vögeln doppelt, bei den Pinguinen besonders mächtig. Bei den Colymbidae wird sie durch einen starken Fortsatz der Tibia ersetzt. Bei Phalacrocorax und bei Biziura lobata sowie bei Hesperornis ist sie durch die Sehne das Ambiens perforiert. Bei Plotus hat sie nur eine Rinne für diese Sehne. Die Fibula ist an der distalen Seite reduziert. Sie ist mit der Tibia mehr oder weniger verwachsen. Nach unten endet sie zugespitzt und frei, ohne die Fußwurzel zu berühren. Ursprünglich sind beide Knochen gleichmäßig angelegt. Die Tibia ist ein Tarsotibiale, denn sie besteht aus der eigentlichen Tibia und dem mit ihrem distalen Ende verwachsenen Tarsale. Embryonal besteht der Tarsus aus drei Stücken, zwei proximalen (dem Tibiale und Fibulare) und meist noch einem breiten distalen, das dem ersten bis fünften Tarsale entspricht. In manchen Fällen, z. B. beim Pinguin, legen sich distal noch vier diskrete Stücke an. Das Tibiale und Fibulare verschmelzen dann und verwachsen mit dem distalen Ende der Tibia, das distale Stück mit den Metatarsen. Zwischen beiden bleibt ein dauerndes Intertarsalgelenk bestehen (Fig. 7). Der Fuß des erwachsenen Vogels

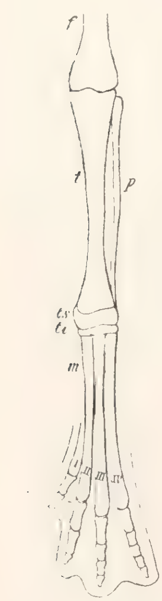


Fig. 7. **Fußskelett eines Vogels im embryonalen Zustande.** f Oberschenkel. t Schienbein. P Wadenbein. ts oberes, ti unteres Stück der Fußwurzel. m Mittelfuß. I bis IV Metatarsalstücke für die vier Zehen. Nach Gegenbaur.

besitzt also keine getrennten Tarsalia mehr. Der Unterschenkel übertrifft bei den meisten Vögeln den Lauf wesentlich, bisweilen (bei Fregata und einzelnen Papageien) ist er drei- bis viermal länger. Der Lauf besteht aus den ursprünglich getrennten 5 Metatarsalia und dem distalen Tarsale. Das fünfte Metatarsale verschwindet frühzeitig, drei verschmelzen stets zu einem Knochen mit isolierten Gelenkenden für die Zehen, das Metatarsale I verschwindet entweder oder ist dem Tarsometatarsus als gesondertes Skelettstück hinten angefügt. Bei Phaeton, Steatornis ist er auffallend lang, beim ersteren mit den übrigen Metatarsalien verschmolzen. Die meisten Vögel haben vier Zehen, in der Regel ist die Innenzehe nach hinten gerichtet, die drei anderen nach vorn, bei Cypselus und mehr oder weniger bei den Ruderfüßlern steht die Innenzehe auch nach vorn. Bei Eulen und anderen kann die Außenzehe nach vorn oder rückwärts gewandt werden, bei Klettervögeln (Scansores) ist sie stets nach hinten gestellt. Bei den Trogoniden ist die erste und zweite Zehe nach hinten gerichtet. Bei Pterocles und Procellaria ist die Innenzehe ganz rudimentär, bei Casuarius, Rhea, Otis, Calidris und Picus tridactylus fehlt sie vollständig. Bei Struthio sind nur zwei Zehen vorhanden.

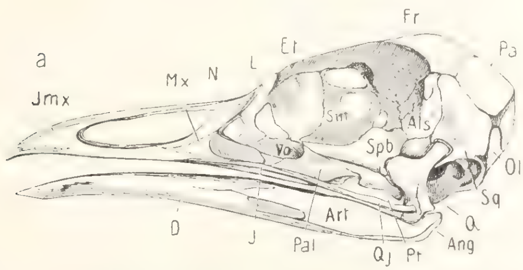
Das **Kopfskelett** zeigt eine ganze Anzahl fundamentaler Aehnlichkeiten mit dem der Reptilien, die es von dem der Säuger unterscheiden. Es artikuliert mit dem Rückgrat nur mit **einem** occipitalen Condylus. Es besitzt ein Quadratum zur Artikulation mit dem Unterkiefer. Der Unterkiefer besteht aus einem dentalen, angularen und artikularen Teil. Die Columella auris ist der der Reptilien sehr ähnlich. Auf der anderen Seite aber zeigt es eine Anzahl Eigentümlichkeiten, die es deutlich von dem der Reptilien unterscheiden: Die Schädelknochen sind frühzeitig sehr fest miteinander verwachsen, am wenigsten bei den Sphenisciden und Ratiten. Die Hirnkapsel ist sehr groß im Verhältnis zu der der Reptilien. Die Schädelknochen sind ebenso wie die Skelettknochen im allgemeinen leicht und luftführend. Die Columella und das Os transversum der Reptilien fehlen. Ebenso fehlt ein Postfrontale. Die Augenhöhlen sind sehr groß, durch ein Septum interorbitale getrennt, das aber nicht immer ganz verknöchert. Der vorderste Abschnitt des Schädels nimmt stets die Form eines Schnabels an, von dem sowohl der Unterkiefer wie auch der Oberkiefergaumenapparat beweglich mit dem eigentlichen Schädel verbunden ist. Nach der Entwickelung kann man die einzelnen Schädelknochen in vier Abteilungen einteilen, die aus der Ossifikation des knorpeligen Primordialcraniums entstandenen, die Knochen der Sinneskapseln, die der Visceralbögen und die als Deckknochen entstandenen (Fig. 8). In der Hinterhauptsregion besteht das Os occipitale ursprünglich aus vier sich später vereinigenden Knochen, dem Basioccipitale, den beiden Exoccipitalia und dem Supraoccipitale, die zusammen das Foramen occipitale magnum bilden. Zuweilen schiebt sich zwischen Exoccipitale

und Supraoccipitale noch das Opisthoticum ein, das dann auch an der Umgrenzung des Foramen magnum beteiligt ist. Der Condylus occipitalis wird vom Basioccipitale, teilweise unter Beteiligung der Exoccipitalia. gebildet. Er ist gewöhnlich klein und wechselt von der Gestalt einer Halbkugel bis zur querelliptischen oder Nierenform. Die Exoccipitalia tragen je drei Löcher zum Durchtritt für Nerven und Gefäße. Auch das Supraoccipitale (Squama) trägt ein Gefäßloch Es geht aus zwei oder vier Ossifikationspunkten hervor. Zwischen ihm und den Parietalia bleibt zuweilen eine Fontanelle. Bei den Phalacrocoridae findet sich am Supraoccipitale ein dreieckiger pyramidenförmiger Sehnenknochen.

Die Region des hinteren Keilbeins besteht aus dem Basisphenoidale, den beiden Alisphenoidalia und als Deckknochen den beiden Parietalia. Das sehr große Basisphenoid, das sehr frühzeitig aus vier Ossifikationspunkten verknöchert, nach Selenka den beiden Basisphenoidalia superiora und den beiden Basisphenoidalia inferiora (letztere als Reste des Parasphenoids angesehen), verwächst nach hinten mit dem Basioccipitale. Nach vorn setzt es sich in das bei Straußen sehr große, bei den Galli und Passeres kleine Rostrum sphenoides fort, das häufig zur Gelenkung mit den Pterygoidea Fortsätze, die Processus basipterygoidei, besitzt. In der Regel entspringen diese nach vorn von der Mündung der Tuba Eustachii und artikulieren meist mit der Mitte des Pterygoids, bei den Galli und Anatiden mit dessen vorderstem Ende, bei Dromaeus mit dem proximalen Ende.

Die Basipterygoidfortsätze fehlen einer Anzahl Vögel, z. B. dem Albatroß und seinen sämtlichen Verwandten mit Ausnahme von Procellaria, sowie vielen Schwimm- und Sumpfvögeln, den meisten Raubvögeln, Singvögeln und Spechten. Dagegen finden sie sich bei den Straußen, Eulen und Lamellirostres. Bei Caprimulgus sind sie rudimentär und erreichen die Pterygoidea nicht. Ihr Vorkommen oder Fehlen ist im allgemeinen für die einzelnen Familien charakteristisch, aber nicht immer. Die Parietalia sind nie sehr groß, meist leicht gewölbt. Ihre Naht bleibt verhältnismäßig lange sichtbar. Die Alisphenoidalia bilden den größten Teil der hinteren Augenwand.

Die vordere Keilbeingegend besteht aus dem Präsphenoid, den Orbitosphenoidalia und den Frontalia als Deckknochen. Das Präsphenoid setzt mit den Orbitosphenoiden und dem Ethmoid ein mediales Septum zusammen, das mit der hinteren Kante (Os heloides) an die Hirnhöhle herantritt. Im Orbitosphenoid befindet sich das Foramen opticum. Es verknöchert nicht immer, ebenso wie das Präsphenoid (Tauben, Rallidae, Phalacrocoridae, Passeres). Vollständig ist es verknöchert bei den Psittacidae und Picidae. Bei vollkommenerer Ossifikation treten zwischen Orbitosphenoid und Alisphenoid in die Augenhöhle mehrere Nerven durch, jeder durch sein eigenes Foramen. Bei unvollkommener Ossifikation verschmelzen dagegen diese sämtlichen Foramina mit dem Foramen opticum zum Foramen lacerum anterius. Die Frontalia tragen den Processus orbitalis superior, der als selbständige Ossifikation entsteht



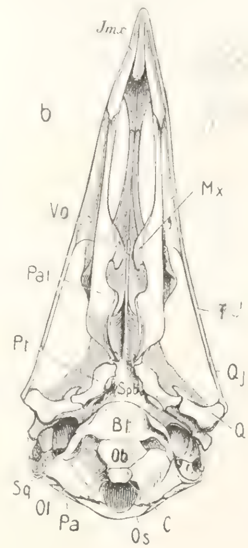


Fig. 8. Schädel von Otis tarda, a von der Seite, b von unten gesehen. Ob Occipitale basilare (Basioccipitale). C Condylus occipitalis. Ol Occipitale laterale (Exoccipitale). Os Occipitale superius (Supraoccipitale). Sq Squamosum. Bt Basitemporale (Parasphenoideum [Basisphenoid]). Spb Sphenoidale basale (Basisphenoidale). Als Alisphenoideum. Sm Septum interorbitale. Et Ethmoideum impar. Pa Parietale. Fr Frontale. Mx Maxillare. Imx Intermaxillare. N Nasale. L Lacrimale. J Jugale. Qj Quadratojugale. Q Quadratum. Pt Pterygoideum. Pal Pal tinum. Vo Vomer. D Dentale. Art Articulare. Ang Angulare. Nach Claus.

und beim Emu getrennt bleibt. Viele Wasservögel besitzen zwei tiefe Gruben zur Aufnahme der Nasendrüse, die Fossae supraorbitales, die bei Uria in der Mittellinie des Schädels nur durch eine scharfe Knochenleiste getrennt sind. Bei Diomedea und Cepphus grylle sind sie sehr groß und tief, bei Phoenicopterus sehr flach. Bei Tinamus zerfällt der außerhalb der Fossa gelegene Teil des Frontale in eine Anzahl durch Bandmaße verbundene Knochenschilder. Das Squamosum ist ein Deckknochen, der an der Unterseite allein oder mit dem Alisphenoid die Fossa glenoidalis für das Quadratbein bildet. Der Processus zygomaticus und der Processus orbitalis posterior schließen die Fossa temporalis ein. Der Processus zygomaticus ist sehr stark entwickelt bei Struthio, Galli, Psittacidae, schwach bei Sumpf- und Wasservögeln, fehlt den Anatidae. Bei den Psittacidae verbindet sich der Processus orbitalis posterior mit dem Lacrimale, so daß so die Augenhöhle von einem Ring begrenzt wird. Bei vielen Hühnern wird die Schläfengrube durch Vereinigung der Spitzen der beiden Fortsätze zu einem Loche umgebildet. Bei Tetrao urogallus zerfällt der Processus orbitalis posterior in mehrere durch Sehnen verbundene Knochen. Der Vomer ist als basaler Deckknochen ursprünglich paarig angelegt und bleibt es bei den Picidae und Ramphastidae. Bei den übrigen Vögeln ist er unpaar und hat meist die Form eines Stäbchens. Bei den Columbidae, Gallidae, Psittacidae, Alcedinidae, Upupidae ist er sehr reduziert oder ganz verschwunden, bei den Ratiten und Tinami sehr groß und breit. Die Nasalia sind stets paarig angelegte Deckknochen. Jedes entsendet drei Fortsätze, die Processus intermaxillaris, maxillaris, frontalis. Der letzte fehlt bei den Psittacidae, die beiden letzten bei Struthio, Rhea und Dromaeus. Im allgemeinen sind die Nasalia mit den Frontalia, Ethmoidea, Maxillare und Intermaxillare verwachsen, bei den Columbidae und Strigidae auch mit dem Lacrimale.

Ist der Vorderrand des Nasale jederseits konkav, dann spricht man von Holorhinie, bildet der Vorderrand einen spitzen Winkel, in dem der Processsus maxillaris und der Processus intermaxillaris so tief gespalten sind, daß dieser Spalt weiter nach hinten reicht, als das Ende der medialen Stirnbeinfortsätze der Zwischenkiefer, so spricht man von Schizorhinie (Garrod). Holorhin sind die Spheniscidae, Procellariidae, Galli, Rallidae, Otididae (zugleich schizognath) und alle übrigen Vögel bis auf die Columbidae, die meisten Scolopacidae, Laridae, Alcidae, Gruidae, Ibis und Platalea, die schizorhin und zugleich schizognath sind.

Das Os lacrimale ist ein paariger Knochen, der stets mit einem Foramen versehen ist. Es verwächst häufig mit Frontale und Nasale oder auch nur mit dem Frontale und artikuliert mit dem Nasale (Turdidae, Alaudidae) oder verschmilzt mit dem Nasale und artikuliert mit dem Frontale (Vanellus) oder es verwächst mit dem Maxillare (Balaeniceps) oder mit dem Ethmoidale (Corvus). Bei Balaeniceps, Otis, Accipitres, Psittacidae artikuliert es mit dem Jochbogen, bei Struthio mit dem Palatinum. Bei den Ardeidae verwächst es nicht und ist mit dem Nasale und Frontale nur sehnig verbunden. Bisweilen ist es nur eine kleine Knochenplatte, meist besitzt es aber den Processus orbitalis anterior, der zuweilen den Jochbogen erreicht. Bei einzelnen Psittacidae und Anatidae bildet dieser mit dem Processus orbitalis posterior des Squamosum eine untere Augenhöhlenbrücke. Bei den Accipitres, Psittacidae, Struthio ist das Tränenbein sehr groß und pneumatisch, bei Cypselus sehr klein, bei Picus und Upupa rudimentär. Bei den meisten Tagraubvögeln findet sich ein akzessorisches Os supraorbitale, 3 bis 4 bei Struthio, Psophia und Perdix javanica, ein Os infraorbitale bei den Sternidae. Die Periotica bestehen aus dem Prooticum (Petrosum Selenka), Epioticum und Opisthoticum (Mastoideum Selenka). Das Epioticum verschmilzt mit dem Supraoccipitale, das Opisthoticum erst mit dem Exoccipitale und dann mit dem Prooticum. Das Ethmoideum ist nicht an der Bildung der Hirnkapsel beteiligt. Es besteht aus einem horizontalen und einem vertikalen Teile. Der letztere beteiligt sich an der Bildung des Septum interorbitale. Er ist bei vielen Vögeln (Struthio, Strigidae, Psittacidae) dick und hohl. Unterhalb der Furche oder des Kanals für den Nervus olfactorius entspringt jederseits vom vertikalen Teile ein Processus lateralis, der entweder frei in die Augenhöhle hineinragt oder mit dem Tränenbein verwächst (Corvus corax). Bei den Galli, Columbidae, Scolopacidae, Laridae, Passeres ist er sehr stark, fehlt bei den Podicipedidae und den Anatidae. Die Pterygoidea und Palatina bilden die innere, das Quadratojugale und das Jugale, sowie der Processus zygomaticus maxillae die äußere Knochenbrücke des Oberkiefergaumenapparates. Jedes Pterygoid trägt an der Berührungsstelle mit dem Keilbein eine Facette, die einer gleichen des Keilbeins entspricht. Wenn beide sich nicht ganz berühren (Caprimulgus), besteht statt dieser Facette der Processus pterygoideus anterior. Die Palatina sind vorn stets mit dem Intermaxillare oder auch mit dem Maxillare verwachsen. Am hintersten Ende sind sie direkt miteinander verwachsen bei Carbo, Balaeniceps, Caprimulgus. Am

schwächsten sind sie entwickelt bei den Gallidae, stark und senkrecht gestellt bei den Psittacidae, bei den Struthiones und Passeres weit voneinander getrennt, bei den Strigidae weit nach außen gebogen. Das Maxillare, das nur einen kleinen Teil des Oberschnabels bildet, gibt nach hinten den Processus zygomaticus ab, nach oben den Processus nasalis. Es ist immer mit Nasale, Jugale, Palatinum, Intermaxillare, oft auch mit Vomer und Lacrimale verwachsen. Bei den Galli ist es nur klein, bei den Ardeidae und den Ciconiidae sehr groß. Bei den Papageien ist der Oberkiefer mit dem Jugale gelenkig verbunden. Das Os intermaxillare bildet den vorderen und größten Teil des Oberschnabels. Von den beiden Stücken, aus denen er ursprünglich besteht, trägt jedes einen Processus maxillaris, palatinus und frontalis. Der letztere verwächst mit dem Stirnbein in der Regel fest, bei den Papageien gelenkig. Im allgemeinen ist dieser Fortsatz sehr dünn und biegsam, aber fest und federnd. Die Verwachsung der beiden Zwischenkiefer an der Oberschnabelspitze tritt sehr frühzeitig ein. Das Quadratum ist dem Ambos der Säugetiere homolog. Es hat die Bedeutung, die Beweglichkeit des Kiefergaumenapparates zu vermitteln. Der Processus orbitalis ist sehr veränderlich, lang und schlank bei Schwimm- und Wasservögeln, bei den Accipitres scharf zugespitzt, bei Caprimulgus fehlt er.

Huxley benennt die Vögel, bei denen der Vomer nach hinten breit ist und sich zwischen Pterygoideum, Palatinum und Rostrum des Basisphenoids einschiebt (Tinami) Dromaeognathae. Bei allen übrigen Carinaten ist der Vomer hinten schmal und Pterygoidea und Palatina artikulieren mit dem Rostrum des Basisphenoids. Ist dann der Vomer vorn spitz und die Processus palatini frei, dann spricht man von Schizognathie, ist der Vomer stumpf, von Aegithognathie. Bei Vereinigung der Processus palatini handelt es sich um Desmognathie.

An der Mandibula ist nur das Os dentale, das die Schnabelspitze bildet, unpaar, das Os articulare, angulare, operculare und supraangulare verwachsen meist innig, doch bleiben oft Nähte oder Lücken bestehen. Bei Caprimulgus bleibt sogar eine gelenkige Verbindung des Dentale. Der Unterkiefer ist meist pneumatisch. Die Luft dringt in ihn ein durch das Foramen pneumaticum. Die dafür meist bestehende membranöse Röhre wird bei Corvus, Lanius, Sitta, Certhia, Oriolus, Sturnus, Turdus, Bombycilla, Alauda, Hirundo zu einem röhrenförmigen Knöchelchen, dem Siphonium. Die Luft des Unterkiefers stammt aus der Paukenhöhle, in seltenen Fällen (Pelecanidae) aus den Luftsäcken des Halses. Das Zungenbein (Fig. 9) besteht aus dem unpaaren Basihyale, dem ebenfalls unpaaren Urohyale, das dem Basibranchiale I der niederen Wirbeltiere homolog ist, dem Endoglossum, das ursprünglich paarig, später unpaar geworden ist, hervorgegangen aus dem Hyoidbogen und den vorderen Zungenbeinhörnern der Säuger entsprechend, und den Zungenbeinhörnern, die meist aus zwei Stücken bestehen, zwischen denen zuweilen aber sich noch ein drittes knorpelig bleibendes Stück befindet. Die Hörner, die besonders lang bei Spechten und Kolibris sind, wo sie sich in einem vorwärts gerichteten Bogen um den ganzen Schädel herumkrümmen und in einer Grube endigen, entsprechen morphologisch dem ersten Kiemenbogen. Der zweite Kiemenbogen fehlt den Vögeln.

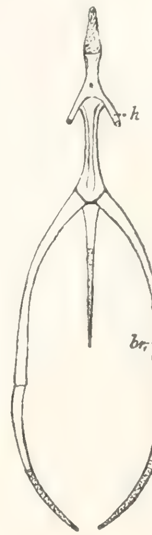


Fig. 9. Zungenbein des Haushuhns. h Os entoglossum. br. die beiden Abschnitte des Zungenbeinhorns. Nach Gegenbaur.

2c) Die Haut besteht aus der Epidermis, die aus dem Ectoderm hervorgeht, und dem Corium, das aus dem Mesoderm entsteht. Die tieferen Zellen der Oberhaut bilden das Stratum Malpighii, die oberen das Stratum corneum. Die abgeplatteten Zellen dieser Schicht lassen die Federn, Schuppen, Nägel, Krallen, Schnabelscheiden und Hornkämme, wenn sie in die Lederhaut hineinwuchern, die Drüsen entstehen. Von diesen ist bei den Vögeln nur die Bürzeldrüse (Glandula uropygialis) ausgebildet, die aus zwei miteinander verwachsenen Hälften besteht. Die Hälften sind symmetrisch. Jede besitzt mehrere äußere Oeffnungen (6 Pelecanus crispus, 5 Ciconia alba, nigra und Diomedea exulans, 3 Grus, Sterna, Lestris, Uria, 2 Lamellirostres, 1 Upupa). Am größten ist die Drüse bei Wasservögeln, sehr klein bei Caprimulgus. Der verlängerte Ausgang der Drüse ist häufig mit einem Federkranz versehen. Dann ist die Drüse nackt. Fehlt der Federkranz, so ist sie befiedert. Bei den Ratiten, Otis, Argus giganteus, Didunculus, Goura, Starnoenas, Treron, Brotogerys, Chrysotis, Pionus, Cacatua sulfurea, Podargus fehlt die Drüse immer, bei Ptilopus, Erythroenas und Cacatua cristata fehlt sie oder ist sehr klein. Das Sekret der Drüse wird durch Schnabeldruck oder Kontraktion

der Muskelhülle nach außen befördert. Von weiteren epidermoidalen Gebilden richtet sich der Hornüberzug des Schnabels nach der Gestalt des Zwischen- und Unterkieferknochens. Die Lamellirostres haben einen zum größten Teil weichen Schnabelüberzug, bei dem nur die Spitze zu einer nagelartigen Kuppe verdickt ist. Bei anderen Vögeln, besonders den Raubvögeln, Papageien und Tauben, ist die Haut an der Wurzel des Oberschnabels sehr verdickt, weich, lebhaft gefärbt und reich an Nervenendigungen. In dieser Wachshaut (Ceroma) liegen in der Regel die äußeren Nasenlöcher. Die Form und Größe des Schnabels schwankt in der verschiedensten Weise und zeigt Anpassung an die Lebensweise. Die angeblichen Zahnreste bei den rezenten Vögeln haben sich als Papillen zur Bildung und Ernährung der Hornmasse der Schnabelscheide erwiesen. Nägel, Krallen und Sporen sind Verdickungen der vorhandenen Epidermis. Die Sporen kommen am Metatarsus bei den Phasianiden, auf den Metacarpalknochen bei Chauna derbiana, Parra jacana und Hydrophasianus, sowie auf dem radialen Carpalknochen bei Plectropterus gambensis vor. Wahrscheinlich hat auch Pezophaps solitarius Hornsporen am Radius und ersten Metacarpalknochen gehabt. Die meist gekrümmten Nägel bestehen aus der Nagelplatte und dem Sohlenhorn. Die erstere sitzt im Nagelfalz. Das freie Ende ist beiden gemeinsam. Der Nagel der dritten Zehe ist bei den Herodii, Steganopodes außer Pelecanus, Scopus, Ibis, Dromas, Cursorius, Glareola, den Caprimulgidae und Chordeideles, nicht aber Podargus und Steatornis, an der Innenseite fein kammartig gesägt, bei Podiceps am distalen Rand gezähnelt. Die Tetraoniden sind einem periodischen Wechsel der Zehennägel unterworfen. Eine größere Anzahl Vögel tragen einen Nagel am ersten, bisweilen auch am zweiten und dritten Finger, doch ist dieses Vorkommen ohne taxonomischen Wert. Es ist als einer der verlorenen reptilienartigen Charaktere aufzufassen. Die Schuppen, die Lauf und Fuß bekleiden, sind nach dem Typ der Reptilienschuppen gebaut, sie bestehen aus dem Schuppenkörper und dem Hornüberzug. Phylogenetisch entspricht der Schuppenkörper der Cutispapille der Feder, der Hornüberzug der Feder selbst. Es sind bei der Laufbekleidung der Ratiten alle Uebergänge von der Schuppe zur Feder vorhanden. Bei den Federn ist zwischen den Embryonaldunen (Plumae) und den definitiven Federn zu unterscheiden.[1]) Beim Embryo des Huhns zeigen sich schon am fünften oder sechsten Tage der Bebrütung kleine Höckerchen, die sich von den beiden Seiten des Schwanzes, dem Rücken und den Flügelrändern aus über den ganzen Körper hin ausbreiten. Durch Wucherung der Malpighischen Zellen und des Corium wird das Epitrichium emporgehoben, und es entsteht so eine kleine Papille, der Federkeim. Die Malpighischen Zellen vermehren sich zu vielfachen Lagen. Die am schlechtesten genährten äußeren verhornen zu der Hornscheide, die sich dann abhebt. Unter ihr hat die Hornschicht Längsfalten gebildet, die ziemlich senkrecht auf der Papille stehen, allmählich verhornen und nach Freiwerden eine Anzahl radiär gestellte Federstrahlen bilden, die gegen die Basis zu in eine gemeinsame kurze Spule übergehen. Jeder Büschelstrahl ist aus longitudinal angeordneten verhornten Zellen zusammengesetzt. Die inneren können in lufthaltige Markzellen umgewandelt werden. Bei einzelnen Vögeln bleiben die Strahlen einfach (Pinseldune), bei den meisten entwickeln sich an ihnen kleine sekundäre Strahlen. Die definitive Feder entsteht ähnlich wie die Embryonaldune. Der Follikel hat sich tiefer in die Lederhaut hineingesenkt und ist größer geworden. Die die Papille umschließende, von einer Hornschicht umgebene Keimschicht sondert sich in ähnliche Falten wie bei der Anlage der Dune. Eine dieser Falten wird breiter und stärker als die übrigen und bildet sich zum Schaft (Rhachis) aus, an dem sich die übrigen Falten als Aeste (Rami) ansetzen. Der Schaft wächst von der Umgebung der Papille aus weiter und drängt schließlich die Embryonaldune aus dem Follikel, dem nun die definitive Feder aufsitzt. Oft bildet sich an der Stelle, wo die Aeste an dem Schaft sich ansetzen, ein Nebenschaft oder Afterschaft (Hyporhachis), der ebenso wie der Hauptschaft Aeste entsendet. An den Schwung- und Schwanzfedern fehlt der Afterschaft. Am größten ist er an den Dunen und kleinen Konturfedern. Meist ist er kleiner als der Hauptschaft, nur bei Dromaeus und Casuarius ebenso groß. Auf der ventralen Seite des Schaftes läuft eine deutliche Rinne bis zur Spitze, in der die Federseele, das letzte Ueberbleibsel der Hülle der Pulpa, liegt, die zwischen Hauptschaft und Wurzel des Afterschafts ins Innere der Spule dringt und sie bis zu ihrer Basis durchsetzt. Die Stelle, wo der Afterschaft vom Hauptschaft entspringt, heißt Nabel. Die fertige Feder besteht dann aus dem Kiel oder Stamm und der Fahne (Vexillum) oder Federbart (Fig. 10). Der in der Haut verborgene Teil des Kiels heißt Spule (Calamus), der obere Teil Schaft (Rhachis). Die Fahne

[1]) Neoptile oder Neossoptile heißen nach Gadows Vorschlag die Erstlingsfedern, gleichviel ob sie Dunen sind oder nicht. Die definitiven Federn nennt man Teleoptile.

besteht aus den schräg aufwärtsstehenden Aesten (Rami), die wieder mit zweizeilig angeordneten Strahlen (Radii) besetzt sind. Die Radii tragen Wimpern (Ciliae) und Häkchen (Hamuli). Die letzteren sind als Differenzierung der Strahlenlamellen aufzufassen

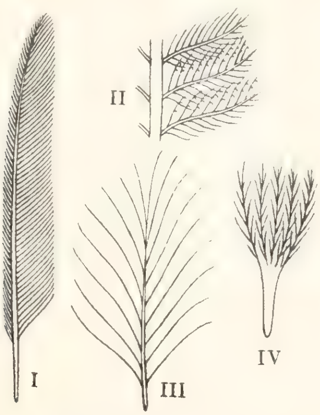


Fig. 10. Federn eines Sperlings. I Schwungfeder. II Teil derselben, stark vergrößert. III Dune, vergrößert. IV Erstlingsdune mit pinselförmigen Strahlen. Vergrößert.

und bewirken das Zustandekommen einer zusammenhängenden, fast luftdichten, elastischen Fahne, weil die Häkchen auf den glatten Strahlenkanten hin und her gleiten können. Nur die Strahlen der der Spitze der Feder zugekehrten Reihe tragen Häkchen. Ebenso tragen die Strahlen des Afterschafts keine Häkchen. Von den fertigen Federn unterscheidet man verschiedene Arten, die Kontur- oder Lichtfedern (Pennae), die Dunen (Plumae), die Halbdunen (Semiplumae) und die Haar- oder Fadenfedern (Filoplumae). Die Konturfedern bilden die äußeren Umrisse des Vogels. Sie haben steifen Schaft und Fahne. Nur am unteren Ende des Schaftes sind die Fahnenabschnitte mehr dunenartig. Bei den straußartigen Vögeln und Pinguinen treten die einzelnen Strahlen nicht miteinander in Verbindung. Die Dunen bilden die wärmeschützende Decke. Sie haben schlaffen Schaft und schlaffe Fahne, bisweilen fehlt der Schaft fast ganz, z. B. bei Pelecanus. Die Aeste der Dunen tragen rundliche Strahlen ohne Häkchen. Die Dunen stehen entweder um die Konturfedern herum in bestimmter Anordnung oder an Stellen, wo keine Konturfedern sich finden. Unter Puderdunen versteht man Dunen, deren Wurzelteil sich nicht schließt, sondern fortwährend weiter wächst, und deren Endverzweigungen durch Umwandlung der sie zusammensetzenden Zellen in eine Art Puder zerfallen. Sie finden sich bei den verschiedensten Vögeln. Halbdunen sind weich und ohne Wimpern wie die Dunen, haben aber einen langen Schaft wie die Konturfedern. Sie stehen nicht zwischen den Konturfedern, deren Stelle sie bisweilen einnehmen, von denen sie aber bedeckt und dem Licht entzogen werden. Häufig haben sie auch einen Afterschaft. Am größten sind sie bei einigen Störchen und Haliaetus. Fadenfedern sind ausgezeichnet durch außerordentliche Schlankheit, fehlende oder sehr kleine Fahne. Sie stehen dicht an den Konturfedern des Kopfes, Halses und Rumpfes, meist ein oder zwei, seltener, bei den Reihern und Lamellirostres, mehrere, bis 10, neben einer Konturfeder. Der Kiel ist sehr dünn, steif fadenförmig und hat sehr kurze Spule. Meist sind sie von den Konturfedern bedeckt. Am Mundwinkel gewinnen sie das Aussehen steifer Borsten (Vibrissae). Die Konturfedern sind verhältnismäßig selten gleichmäßig über den Vogelkörper verteilt (Struthionidae, Spheniscidae, Chauna). Bei den meisten Vögeln sind sie in Gestalt von Figuren (Fluren, Pterylae) über den Körper angeordnet, die durch Raine (Apteria) voneinander getrennt sind (Pterylosis). Bei den Alcidae, Anatidae, Steganopodes, Colymbidae lassen sich meist noch breite Fluren deutlich erkennen, die oft ganz allmählich in Raine übergehen. Bei den Laridae, Limicolae, Gruidae, Herodii und Passeres, die die höchsten pterylotischen Formen aufweisen, sind die meist schmalen Fluren mehr oder minder scharf und deutlich gegen die oft sehr wenig befiederten Raine abgesetzt. Eine solche anscheinend primitive Anordnung des Gefieders, wie dasjenige der Spheniscidae, Columbidae und Ratitae, läßt sich, wie Fürbringer nachweist, sehr wohl durch Rückbildung aus einer ursprünglich höher entwickelten und nachträglicher Anpassung erklären. Nitzsch unterscheidet 10 Federfluren: Rückenflur (Pteryla spinalis), Schulterflur (Pteryla humeralis), Oberschenkel- und Lendenflur (Pteryla femoralis s. lumbalis), Unterflur (Pteryla gastraei), Halsseitenflur (Pteryla colli lateralis), Kopfflur (Pteryla capitis), Flügelflur (Pteryla alaris), Unterschenkelflur (Pteryla cruralis), Schwanzflur (Pteryla caudae) und Afterflur (Pteryla ani. Fig. 11). Die nur bei den Passeres, Cypselidae, Cuculidae, Strigidae und Galli fast nackten Raine werden unterschieden als Halsseitenraine (Apteria colli lateralia), Rumpfseitenraine (Apteria trunci lateralia), Unterrain (Apterium mesogastraei), Rückgratsrain (Apterium spinale), obere Flügelraine (Apteria alae superiora), untere Flügelraine (Apteria alae inferiora), Unterschenkelraine (Apteria cruralia) und Kopfrain (Apterium capitis). Die Konturfedern



Fig. 11. Federfluren des Huhns. Nach Nitzsch.

des Flügels zerfallen in Schwungfedern (Remiges) und Deckfedern (Tectrices) (Fig. 12). Von den Schwungfedern unterscheidet

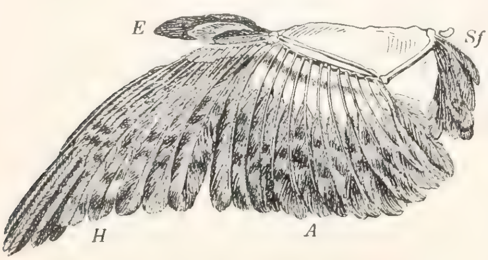


Fig. 12. Schwungfedern mit Armskelett (Bussard). A Armschwingen. E Afterflügel. H Handschwingen. Sf Schulterfittich.

man Handschwingen (Pennae primariae) oder Schwingen erster Ordnung, die von den Knochen der Finger und des Metacarpus getragen werden, und Armschwingen (Pennae cubitales s. secundariae) oder Schwingen zweiter Ordnung, die an der Ulna befestigt sind. Die vom ersten Glied des Daumens getragenen Handschwingen werden samt ihren Deckfedern als Alula, Ala spuria oder Afterflügel bezeichnet. Ihre Zahl beträgt selten mehr als 4, oft weniger. Die Handschwingen ruhen auf der nach oben außen und hinten gekehrten Fläche der sie tragenden Knochen. Sie werden stets vom Handgelenk an gezählt. Ihre Zahl beträgt 10 bis 12 (Podiceps und einige Pelargi meistenteils 11). Die ersten 6 liegen auf den vereinigten Metacarpalia II und III (bei Podiceps und einigen Pelargi 7, bei Struthio, Rhea, Apteryx 8). Auf dem ersten Glied des dritten Fingers liegt eine (Penna addigitalis), auf dem ersten Glied des zweiten Fingers bei allen Carinaten 2 (Pennae mediodigitales), bei Struthio 4, auf dem zweiten Glied des zweiten Fingers die übrigen (Prädigitales), meist 2, selten nur eine, die dann die 10. ist, bei Struthio 3, dis 14. bis 16. Die 11. Handschwinge ist, wenn vorhanden, stets verkürzt, oft kürzer als die obere Deckfeder. Bei vielen Vögeln, z. B. bei einigen Fulicariae und vielen Passeres, ist sie sehr klein oder fehlt, wogegen die 11. obere Deckfeder vorhanden ist. Die 10. Schwinge zeigt alle Stufen der Ausbildung. Bei manchen Oscines (Novempennatae) ist sie ganz verkümmert, bei Larus und Cypselus sehr groß. Nicht selten nehmen die rückgebildeten terminalen Schwingen die Farbe der unteren Deckfedern an (Neophron percnopterus, Oriolus, Rupicola). Die Armschwingen verursachen auf der Ulna oft kleine Exostosen. Ihre Zahl ist sehr unbeständig und wechselt zwischen 6 (Trochilidae) und 30 (Tubinares). Häufig fehlt die 5. Armschwinge innerhalb der Reihe, wie die vorhandenen oberen und unteren Deckfedern beweisen. Die Flügeldeckfedern werden in größere, mittlere und kleinere (Tectrices majores, mediae und minores) eingeteilt, neben denen noch die Randfedern (Tectrices marginales) zu erwähnen sind. Die größeren Deckfedern stimmen mit der Zahl der Schwungfedern überein. Bei Verlust der 11. Schwungfeder bleibt die obere Deckfeder bestehen (Scolopax rusticola); die untere 11. Deckfeder ist weniger beständig (Rasores), ebenso die 10. (Passeres). Die obere Deckfeder der ersten Handschwinge ist häufig sehr klein oder fehlt ganz und wird dann von der mittleren Deckfeder bedeckt oder durch sie vertreten. Jede obere Deckfeder liegt proximal neben ihrer Schwungfeder. Die oberen Deckfedern der Armschwingen kreuzen sich mit ihnen in distaler Richtung, die unteren größeren Deckfedern kreuzen sich aber nicht mit ihnen. Auf dem Oberarm entspringen eine oder mehrere Reihen oft sehr langer Federn (Tectrices humerales superiores), die das Parapteron bilden. Die Tectrices humerales inferiores s. axillares bilden das Hypapteron. Die obere mittlere Deckfeder der zweiten Metacarpalschwinge fehlt häufig (Anas). Bei den Oscines fehlt die erste größere Deckfeder, ebenso zeigen die mittleren unteren Deckfedern der Hand häufig Neigung zu Rückbildung oder fehlen ganz. Die Steuerfedern (Rectrices) sitzen an dem Pygostyl und tragen ebenso oben wie unten Deckfedern. Ihre Zahl schwankt zwischen 8 (Crotophaga) und 26; die Regel ist 12. Mit dem Verlust des Flugvermögens geht auch der Steuerapparat verloren. Bei Vögeln mit kletternder Lebensweise erlangen die Steuerfedern unter Umständen eine große Festigkeit (Picidae und Certhiidae). Bei Picus und Jynx

sind die äußersten Steuerfedern sehr klein. Die Deckfedern können durch besondere Ausbildung Schmuckfedern repräsentieren (Pavo). Die Färbung der Federn kann auf Pigmenten beruhen (chemische oder Absorptionsfarben): schwarz, rot, gelb nebst ihren Mischfarben, selten auch grün. Oder auch auf Strukturbeschaffenheit der Oberfläche (Interferenzfarben). Beide können sich kombinieren. Das Pigment kann diffus in der Feder verteilt sein, oder es ist zwischen oder in den Markzellen angehäuft. Von Farbenpigmenten sind bekannt Zoomelanin, Zoonerythrin (Tetronerythrin), Zooxanthin (Zoofulvin), Turacin, Turacoverdin, Zoorubin, Ontochrin (Choriosulfurin). Pathologisch kommen Mangel an schwarzem Pigment (Albinismus) und Ueberhandnahme schwarzen Pigments (Melanismus) vor. Abschwächung von rot zu gelb führt zu Xanthochroismus, umgekehrt zu Erythrismus. Die Mauser ist dem Häutungsprozeß der Reptilien gleichwertig und findet periodisch statt. Die meisten Vögel mausern nur einmal vollständig im Herbst, andere (Podiceps, Colymbus, Alca, Rasores, Motacilla, Anthus) wechseln außerdem die kleineren Federn noch einmal im Frühling. Die Laridae, Charadriidae, Grus, Crex, Columbidae, Cuculus, Upupa, Caprimulgus, Cypselus, Sylviinae mausern im Herbst und Frühjahr vollständig. Bei anderen geht die Mauser allmählich vor sich und dehnt sich über einen großen Teil des Jahres aus. Daß auch ohne Federwechsel Verfärbung des Gefieders eintreten kann, scheint nach neueren Untersuchungen festzustehen. Zu erwähnen sind noch als dermale Gebilde die Hautmuskeln, die in wahre Hautmuskeln (mit glatten, nicht quergestreiften Muskelfasern, nie an Teilen des Skeletts oder an den übrigen Muskeln befestigt mit Ausnahme des Musculus expansor secundariorum, der diese Verbindung nachträglich erworben hat) und unechte Hautmuskeln zu scheiden sind, die als Abspaltungen von Skelettmuskeln aufzufassen sind. Nach Helm ist die Ausbildung dieser Muskeln abhängig von der Entwickelung der Fluren und der Lebensweise der Vogelarten. Sie können sich auch gegenseitig ersetzen. Hierher gehören Teile des Musculus cucularis, des Musculus latissimus dorsi und des Musculus metapatagialis, die Pars abdominalis des Musculus pectoralis und das System des Musculus sterno-hyoideus.

2d) Bei der Muskulatur ist das kennzeichnende für die Vögel die gewaltige Entwickelung der Vorderextremitätenmuskeln, vor allem des Pectoralis major. Der ursprüngliche Charakter der Stammuskulatur ist ziemlich verwischt. Es erscheint alles darauf berechnet, dem hoch entwickelten Respirationssystem, bezüglich dem Flugapparat eine möglichst große Masse von Muskeln dienstbar zu machen.

Die gesamte Stammuskulatur läßt 4 Hauptgruppen von Muskeln unterscheiden. Das oberflächliche System des Musculus sacrospinalis gliedert sich am Rücken, Hals und Kopf in besondere Muskeln, am Rücken in den Longissimus dorsi medial und den Iliocostalis lateral, am Halse den Longissimus cervicis medial und den Cervicalis ascendens lateral, am Kopfe den Musculus biventer und den Musculus complexus. Das die zweite Schicht bildende System des Musculus spinalis teilt sich wiederum in Spinalis dorsi, cervicis und Rectus capitis posticus minor. Das die dritte Schicht bildende System des Musculus transversospinalis besteht am Rücken und Hals aus dem Multifidus semispinalis, den Musculi obliquo transversales und dem Musculus interspinalis, am Kopf aus dem Rectus capitis posticus major. Die tiefste Schicht bilden die Musculi intertransversarii posteriores und anteriores. Die Caudalregion hat den Levator coccygis ausgebildet. Ihn unterstützt der Levator rectricum, dessen Antagonist der Depressor ist, ebenso wie dem Levator coccygis ein Depressor coccygis entspricht, ein echter spinaler Muskel, während der Musculus iliococcygeus und die Musculi pubicoccygei den Uebergang zur Muskulatur der Gliedmaßen bilden. Der Musculus ischiocaudalis der Krokodile wird zum Sphincter cloacae. An der ventralen Seite der Wirbelsäule hat sich der Musculus longus colli anticus gebildet, als dessen Fortsetzung die Musculi recti capitis antici major und minor erscheinen. Die tiefste Region der Halsmuskulatur bilden die Musculi intertuberculares. Das System der Rippenmuskeln besteht aus den Musculi intercostales interni und externi. An den Sternalstücken der Rippen inserieren die Musculi interappendiculares costarum, am Sternum der Musculus triangularis sterni. Selbständig gewordene Teile der Intercostales externi sind die Musculi levatores costarum, als deren Fortsetzung am Halse der schwache Musculus scalenus anzusehen ist. Eine Fortsetzung der Intercostales interni nach hinten und des mit ihnen verbundenen Obliquus internus ist der schwach entwickelte Quadratus lumborum. Ueber den Eingeweiden bilden die Musculi obliqui abdominis externus, internus und transversus mit schrägem Faserverlauf und der Rectus abdominis mit longitudinalem Faserverlauf eine dünne Decke. Der Musculus sternohyoideus entspringt vom Kehlkopf und den Zungenbeinhörnern und inseriert an einem großen Teil des Brustbeins. Der vom Coracoid entspringende Sternothyreoi-

deus, der sich an die Luftröhre und den Kehlkopf ansetzt, wird vom Hypoglossus innerviert, ist aber nur ein Teil des Sternohyoideus, der zum größten Teil von Spinalnerven innerviert wird. Der Tracheohyoideus ist besonders bei den Picidae stark entwickelt. Die Musculi sternotracheales und ypsilotracheales sind ebenfalls von dieser Muskulatur abzuleiten. Nach vorn setzt sich der Sternohyoideus als Geniohyoideus fort. Seine Abzweigungen bilden als Genioglossus und Hyoglossus die Zungenmuskulatur. Das Diaphragma ist nur rudimentär ausgebildet. Von der Kopfmuskulatur werden der Musculus temporalis, der Masseter und die Pterygoidei, sowie der Levator quadrati et pterygoidei vom Trigeminus innerviert. Der Musculus intermandibularis (mylohyoideus) liegt im Innervationsgebiete des 3. Astes des Trigeminus und des Facialis. Der Facialis innerviert ferner den Musculus digastricus, der als Schnabelöffner wirkt, und den Musculus sphincter colli, während der Vagus lediglich noch den Ceratoglossus und den Ceratohyoideus versorgt.

An der vorderen Extremität ist zunächst der Musculus cuccularis zu erwähnen, der außer von Cervikalnerven noch von einem Zweige des Nervus vagus accessorius innerviert wird. Er zerfällt in zwei bis drei Teile. Die Musculi rhomboidei superficialis und profundus bewirken eine Annäherung des Schulterblattes an die Wirbelsäule, Lageveränderung der Scapula bewirken die Musculi serrati. Als vorderer Rippenheber wirkt der von den Nervi thoracici inferiores innervierte Musculus sternocoracoideus. Die Zusammenlegung des Flügels bewirkt der Musculus latissimus dorsi, der in einen anterior, posterior und Pars metapatagialis zerfällt. Er wird durch die Nervi brachiales superiores innerviert. Die Musculi deltoideus major und minor heben den Oberarm. Im Zusammenhang mit dem Deltoideus major entwickelt sich bei sehr vielen Vögeln ein knöchernes oder fibrös knorpeliges Sesambein, das Os humeroscapulare. Das Herabziehen des Oberarms bewirken die Musculi scapulihumerales und subcoracoscapulares (Musculus supracoracoideus, Musculus subscapularis internus und externus). Die Aufgabe, den Oberarm gegen die Brust zu ziehen, haben eine Anzahl von den Nervi brachiales inferiores innervierte Muskeln, von denen der größte und der bedeutendste des Vogelkörpers überhaupt der Pectoralis major mit der Pars thoracica, Pars propatagialis und Pars abdominalis ist. Der Musculus supracoracoideus, der systematisch von großem Werte ist, hebt den Flügel. Vom Coracoid entspringen noch und gehen zum Oberarm der Musculus coracobrachialis anterior und posterior. Die Flughaut, die sich als Propatagium zwischen Ober- und Unterarm und Metapatagium zwischen Rumpf und Oberarm ausspannt, wird durch den Musculus propatagialis und metapatagialis gespannt. Der Musculus propatagialis entspringt von der vorderen Schultergegend, der Musculus metapatagialis hat Fasern vom Serratus oder Latissimus dorsi oder von beiden zusammen; bisweilen kommt noch ein dritter Bestandteil dazu, der einem Hautmuskel entstammende Musculus expansor secundariorum. Den Oberarm umgeben die Beuger des Vorderarms, Musculus biceps brachii und Musculus brachialis inferior. Strecker des Vorderarms ist der Musculus triceps brachii (anconaeus). Der Musculus biceps brachii hat auch eine Pars propatagialis. Die Pronatoren des Vorderarms sind der Musculus entepicondyloulnaris und die Musculi entepicondyloradialis. Die letzteren trennen sich in einen Pronator sublimis und einen Pronator profundus. Die entsprechenden Strecker sind der Ectepicondyloulnaris und der Ectepicondyloradialis. Ferner ist noch zu erwähnen der Flexor carpi ulnaris. An die Mittelhand tritt als Beuger der Musculus ulnimetacarpalis ventralis, als Strecker der Musculus ulnimetacarpalis dorsalis, der Musculus extensor metacarpi radialis und ulnaris. Als Flexoren der Phalangen sind zu nennen Musculus digitorum sublimis und profundus, als Extensoren der Musculus extensor digitorum communis, pollicis longus und indicis longus. Auf die Hand beschränkt sind im Gebiete des Nervus ulnaris der Musculus interosseus dorsalis, Musculus abductor indicis, Musculus flexor pollicis und Musculus abductor pollicis, im Gebiete des Nervus radialis der Musculus interosseus palmaris, Musculus extensor pollicis brevis, Musculus abductor pollicis und Musculus flexor digiti tertii.

Vom Becken und Oberschenkel entspringt das System der Musculi iliofemorales, die in die Musculi iliotrochanterici und den Musculus iliofemoralis externus zerfallen. Die ersten sind den Vögeln eigentümlich und bestehen aus drei Portionen (posterior, anterior und medius). Sie heben den Oberschenkel. Der Iliofemoralis externus (Musculi glutaei medius und minimus der Säuger) zieht den Oberschenkel nach außen. Der Iliofemoralis internus (Iliacus der Säuger) hebt und adduziert den Oberschenkel. Der Musculus iliotibialis besteht aus oberflächlichen und tiefen Lagen. Der früher mit dem Musculus gracilis identifizierte Musculus ambiens entspringt typisch von der Spina pubica und bildet einen der Köpfe des Musculus flexor perforatus. Der Ambiens fehlt den Eulen, den Cypselomorphae, den Coccygo-

morphae, den Pici und Passeres, den Herodii, Alcidae und Podicipidae. Sehr schwach entwickelt ist er bei den Ciconiidae, Phoenicopteridae, Psittacidae und Columbidae. Den Treroninae und einer großen Anzahl Papageien fehlt er auch vollständig. Der Musculus sartorius (Iliotibialis internus) und der Iliotibialis treten an das Knie und zwar an seine Innen-, Vorder- und Außenfläche. Der letztere zerfällt in drei Teile. Strecker des Unterschenkels ist der Femoritibialis, der Caudiliofemoralis und der Caudilioflexorius. Parallel mit dem letzteren findet sich der Musculus ischioflexorius. Der Musculus iliofibularis geht vom Darmbein zur Fibula. Seine Endsehne geht durch eine Sehnenschlinge. Vom Ischium zum Trochanter externus geht der Musculus ischiofemoralis. Auch der Musculus obturator, der Musculus accessorius obturatorii und der Musculus pubischiofemoralis (alle drei innerviert vom Nervus obturatorius) entspringen vom Becken und heften sich am Oberschenkel an. Die übrigen Muskeln der hinteren Extremität werden vom Nervus ischiadicus innerviert. Der Tibialis anticus und der Extensor digitorum communis entspringen an der Dorsalfläche der Tibia, der Peroneus superficialis und profundus vom Tibiakopfe, zuweilen auch vom Fibulakopfe, der Popliteus von der hinteren Fläche des Fibulahalses. Der gewöhnlich aus drei Bäuchen zusammengesetzte Musculus gastrocnemius geht in die Achillessehne über. Der Musculus plantaris geht vom Tibiahalse zum proximalen Ende des Laufs. Für die einzelnen Zehen sind eine Anzahl Streckmuskeln vorhanden, der Musculus extensor hallucis, Extensor proprius digiti tertii, Extensor brevis digiti tertii, Extensor brevis digiti quarti und Abductor digiti secundi. Die Beuger auf der Plantarseite sind wesentlich größer ihrer Zahl nach und werden als lange oder kurze Zehenbeuger je nach ihrem Ursprunge am Ober- und Unterschenkel oder am Laufe bezeichnet. Zu den langen gehören die den Vögeln eigentümlichen Musculi flexores perforati II, III, IV, zu den kurzen die Musculi flexores perforantes et perforati II und III und in tiefster Lage der für die Systematik bedeutsame Musculus flexor profundus s. perforans. Die Hinterzehe hat einen eigenen Beuger, der vom Oberschenkel entspringt, den Musculus flexor hallucis longus. Die kurzen Zehenbeuger sind der Musculus flexor hallucis brevis, flexor brevis digiti tertii, abductor digiti secundi, abductor digiti quarti und adductor digiti quarti. Der Flexor brevis digiti tertii entspringt von der Sehne des Flexor digitorum profundus.

2e) Das Nervensystem. Das Vogelgehirn zeigt einen sehr eigenartigen Typus, der nur wenige Berührungspunkte mit dem Gehirn der Säuger hat, aber auch dem Reptiliengehirn nicht ähnlich gebaut ist. An den Hemisphären, deren Wand völlig glatt ist, sind eine Pars frontalis, parietalis, temporalis und occipitalis zu unterscheiden (Fig. 13). Der Ventrikel zeigt nur geringe

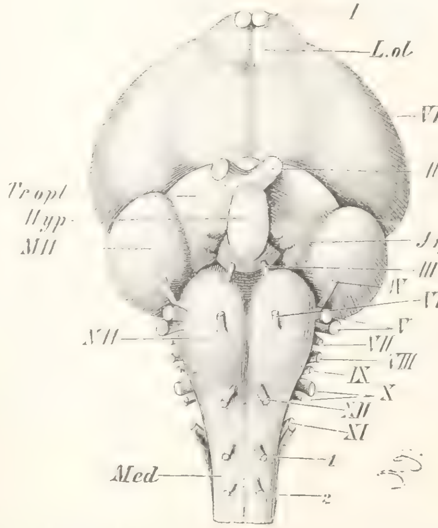


Fig. 13. Gehirn der Haustaube. Von unten gesehen. Hyp Hypophysis. I bis XII erster bis zwölfter Hirnnerv. Inf Infundibulum. L.ol Lobus olfactorius (Riechlappen). MH Mittelhirn. Med Medula spinalis. NH Nachhirn. Tr.opt Tractus opticus. VH Vorderhin. 1, 2 erster und zweiter Spinalnerv. Nach Wiedersheim.

Größe. Die starke Entwickelung des Vorderhirns ist vornehmlich bedingt durch die enorme Entwickelung der Corpora striata. Das Pallium ist auf den kleinsten Teil der Hemisphärenoberfläche beschränkt. Auch das Corpus callosum ist wenig ausgebildet, die Commissura anterior ansehnlich entwickelt. Das Zwischenhirn sowie ein Teil des Mittelhirns wird durch die Hemisphären vollständig bedeckt. Nur die Lobi optici bleiben sichtbar. Das Kleinhirn zeigt eine Anzahl Querfurchen, die zum großen Teil aus grauer Substanz bestehen. Die Glandula pinealis ist bei manchen Vögeln nicht mehr nach vorn, sondern nach hinten gerichtet. Die Lobi olfactorii sind, wo sie überhaupt vorkommen, nur schwach entwickelt.

Die Kreuzung des Opticus ist eine vollständige. Der Oculomotorius versorgt den Musculus rectus inferior durch ein Büschel feiner Fädchen, was nach Schwalbe für die Vögel charakteristisch zu sein scheint Dem Facialis fehlt die Chorda tympani,

die funktionell durch den Glossopharyngeus ersetzt wird. Der sehr schwache Accessorius besitzt diejenigen Merkmale, die bei den Säugern allein dem Accessorius vagi zukommen und ist deshalb als spinaler Vagusteil zu bezeichnen.

Der Plexus brachialis wird in der Regel von 4 bis 5 (seltener von 3 oder 6) Nervenwurzeln gebildet, die meist den letzten Halswirbeln angehören. Bisweilen beteiligt sich auch der erste Thoracalnerv. Je nach der Länge des Halses sind die Cervikalnerven, die in Frage kommen, verschieden (bei Cypselus der 10. bis 14., bei Cygnus atratus der 22. bis 26.). Am Plexus unterscheidet Fürbringer zwei Teile, den dorsalen Nebenplexus, den Komplex der Nervi thoracici superiores für den Serratus und Rhomboideus, und den Hauptplexus, der die Nervi thoracici inferiores für den Musculus sternocoracoideus und die Nerven für die Flügelmuskulatur abgibt, die Nervi brachiales anteriores und die Nervi brachiales posteriores. Im Bereich des Beckens besteht der Plexus lumbosacralis, der in den Plexus sacralis s. ischiadicus und den Plexus cruralis s. lumbalis zerfällt, sowie der Plexus pudendus. Die primären Sacralwirbel bilden den Mittelpunkt für das Beckengeflecht, an dem sich aber auch bald mehr, bald weniger präsacrale Nervenwurzeln beteiligen. Der letzte am Plexus sacralis beteiligte Nerv ist der Nervus sacralis, während der Nervus furcalis durch Spaltung die Verbindung zwischen dem Plexus cruralis und dem Plexus sacralis vermittelt. Der Plexus cruralis besteht aus 2 bis 5, in der überwiegenden Mehrzahl aus 3 Stämmen, der Plexus sacralis aus 3 bis 8, in der Regel 5 bis 6. Aus dem Plexus lumbosacralis treten der Nervus obturator und der Nervus ischiadicus. Der letztere teilt sich in den Nervus tibialis und Nervus fibularis. Der Plexus pudendus setzt sich aus den caudalwärts vom Plexus sacralis austretenden Spinalnerven zusammen. Von ihm aus werden die Muskeln der Schwanzgegend, die Begattungsorgane und der Schließmuskel des Afters innerviert. Er anastomosiert häufig mit dem Plexus sacralis.

2f) Die Sinnesorgane. Eigentliche Geschmackszellen, Endknospen, Schmeckbecher scheinen den Vögeln zu fehlen. Von sensiblen Endapparaten besitzen sie Herbstsche Körperchen und Tastkugeln oder Grandrys Körperchen. Die Herbstschen Körperchen finden sich weit verbreitet in der Haut, an den Federbälgen, an den Schnabelnerven, in der Zunge und in der Bindehaut, in den Gelenken und zwischen den Muskeln, im Periost der Tibia, in der Schleimhaut des Schnabels. Ihr Bau ist folgender: Das Zentrum besteht aus einer fadenförmigen, am Ende angeschwollenen Fortsetzung des Achsenzylinders, der von feinen Körnchen Protoplasma umgeben ist. Um dieses liegt eine doppelte Reihe kernartiger Gebilde, die einander berühren. Hierauf folgt eine Zone konzentrischer Lamellen mit Zellkernen, die nach der Peripherie zu größere vereinzelte Kerne bekommen und am Stiele des Körperchens in die äußere Nervenscheide übergehen. Key und Retzius fanden die Herbstschen Körperchen in der Tibia, in der Haut, in der Zunge und im Schnabel der Ente und im Schnabel der Schnepfe etwas verschieden gebaut. Prinz Ludwig Ferdinand fand Herbstsche Körperchen in zahlloser Menge in der Zunge der Spechte. Die Tastkugeln oder Grandryschen Körperchen liegen besonders in den oberflächlichen Schichten der Haut, in der Wachshaut des Schnabels, in den großen Papillen, am vordersten Teil des Schnabelrandes, in den Lamellen des seitlichen Schnabelrandes, im Gaumen und in der Zunge. Sie kommen außer bei den Lamellirostres auch bei vielen anderen Vögeln (sowie bei Amphibien, Reptilien und Säugern) vor. Im Schnabel ist ihre Anzahl ebenso groß wie die der Herbstschen Körperchen, in den Papillen des Seitenrandes aber sind die Tastkugeln etwa 6mal häufiger. Die Tastkugel besteht aus einer bindegewebigen Hülle, Deckzellen, deren in jeder Tastkugel mindestens zwei vorhanden sind, die aber weder mit der Kapsel noch mit der Tastplatte eine Verbindung eingehen, und der feingekörnten Tastscheibe. Der Achsenzylinder tritt zwischen Rand und Mitte der Tastscheibe, nachdem er die Kapsel durchbohrt und die Scheiden verloren hat. Die Tastkugeln kommen einfach (Tastzellen nach Merkel), aber auch aus 2 Platten und 3 Deckzellen und 3 Platten und 4 Deckzellen bestehend (Tastkörperchen nach Merkel) vor. Sie werden versorgt von den 3 Aesten des Trigeminus.

Die Geruchsorgane befinden sich in den Nasenhöhlen. Ursprünglich zwei Riechgruben, die sich vom Ektoderm aus einsenken, dehnen sich diese allmählich nach innen aus und gewinnen Verbindung mit der Rachenhöhle. Die Nasenhöhle ist hinten und oben blind geschlossen, die Choanen befinden sich unten. Der vordere tiefer gelegene Abschnitt, das Vestibulum, ist häufig durch eine Oberflächenvergrößerung, die den Vögeln eigentümliche Vorhofsmuschel, ausgezeichnet, die sich von der lateralen Wand der Nasenhöhle schräg zum Septum hinüberzieht. Bei den Hühnervögeln (Gallus, Meleagris, Perdix) ist dieser Wulst zu zwei Gebilden differenziert, bei Podargus Cuvieri fehlt er vollständig, fast ganz bei Gypogeranus. Die eigentliche Nasenhöhle besitzt ebenfalls einen seitlichen, medial gerichteten

Vorsprung, der der unteren Muschel der Säugetiere und der Muschel der Reptilien entspricht. Unter ihr befindet sich die Ausmündung des Tränennasengangs. Bei den Tauben ist sie einfach, bei den Spechten und Nachtschwalben einmal, bei den Hühnern 2mal umgerollt, bei der Gans 2½ mal, bei den Raubvögeln, Krähen, Staren, Würgern 1½ mal. Bei den Papageien ist sie sehr dick, bei Gecinus klein, gewunden. Bei Caprimulgus ist sie nicht mit dem Septum verbunden, ebenso bei Podargus und Gecinus. Bei einer größeren Anzahl Vögel findet sich noch eine hintere oder obere Muschel, mit deren Binnenraum ein im vorderen Orbitalraum gelegener Sinus kommuniziert. Diese obere Muschel ist nach Gegenbaur keine echte Muschel und wird von ihm Riechhügel genannt. Bei Psittacus, Pyrgita, Sylvia, Troglodytes, Fringilla fehlt sie nach Gegenbaur und Schulze, wurde aber bei Corvus, Sturnus, Turdus, Cinclus, Alauda, Muscicapa, Picus, Columba, Numenius, Anser, Gallus, Caprimulgus und den Raubvögeln beschrieben. Die Nasenhöhle ist im Vorderhof mit Pflasterepithel, im übrigen mit flimmerndem Zylinderepithel ausgekleidet, die Regio olfactoria besitzt das Sinnesepithel. Dieses besteht aus mehreren Lagen kernhaltiger Nervenzellen ganglionöser Natur, die nach der Peripherie zu in feine, teilweise noch granuliertes Plasma enthaltende, dicht aneinander gedrängte Fasern übergehen, die ihrerseits in noch feinere Riechhärchen endigen. Mit den Nervenzellen sind wahrscheinlich die Endverzweigungen des Riechnerven verbunden. Die Nasendrüse liegt paarig in der Regel auf den Nasen- und Stirnbeinen. Sie wird innerviert vom ersten und zweiten Ast des Trigeminus. Bei Columba fehlt sie. Am größten ist sie bei den Sumpf- und Wasservögeln, am kleinsten bei den echten Luftvögeln. Ein Jacobsonsches Organ fehlt den Vögeln.

Das Gehörorgan zerfällt in das innere, mittlere und äußere Ohr. Der äußere Gehörgang ist eine kurze, membranöse, selten etwas knorpelige Röhre, deren Eingang fast allgemein von mehr oder weniger reduzierten Federn bedeckt, nur bei Struthio, Casuarius und den Geiern von Federn entblößt ist. Andeutungen einer Ohrmuschel finden sich bei verschiedenen Vögeln, besonders bei den Eulen, bei denen die Ohröffnungen sehr asymmetrisch sind. An diese Ohrklappe setzen sich auch drei kleine Muskeln an. Das Trommelfell ist mit der Columella, dem Stapes der Säugetiere, knorpelig verwachsen. Diese, ein gegliederter, knorpeliger, teilweise verknöcherter Strang, der mit einer knöchernen ovalen Platte in das Foramen ovale paßt, besitzt drei Fortsätze, den Processus supracolumellaris, extracolumellaris und infracolumellaris. Die beiden letzteren entsprechen dem Manubrium und dem Processus longus mallei. Ein kleiner Muskel, der sich an dem Trommelfell und der Columella befestigt und vom Os occipitale basilare entspringt, der dem Musculus tensor tympani entspricht (er spannt das Trommelfell und zieht es nach außen), wird vom dritten Ast des Trigeminus innerviert. Die sehr geräumige Paukenhöhle hat drei Nebenhöhlen, im Occipitale basilare, die mit der der anderen Seite in Verbindung steht, am hinteren und unteren Teil der Paukenhöhle, die die Bogengänge umgibt, und über der Tuba Eustachii im Keilbein, die ebenfalls mit der der anderen Seite kommuniziert und die Cochlea teilweise umgibt. Die Tuba Eustachii verläuft größtenteils im Basisphenoid, wird an der Basis des Schädels knorpelig und verschmilzt mit der der anderen Seite. Beide öffnen sich gemeinsam hinter den Choanen in einen trichterartigen Hohlraum (Infundibulum tubarum). Am inneren Ohr, das aus den die nervösen und das Sinnesepithel umschließenden häutigen Gehörorganen, dem Labyrinth und der dieses umhüllenden knorpeligen oder knöchernen Labyrinthkapsel besteht, erscheint die Schnecke noch als blindendende, aber doch schon zuweilen deutlich gekrümmte und leicht spiralig gedrehte Röhre. Die Kommunikation mit dem Sacculus ist zu dem Canalis reuniens ausgezogen (Fig. 14). Außer-

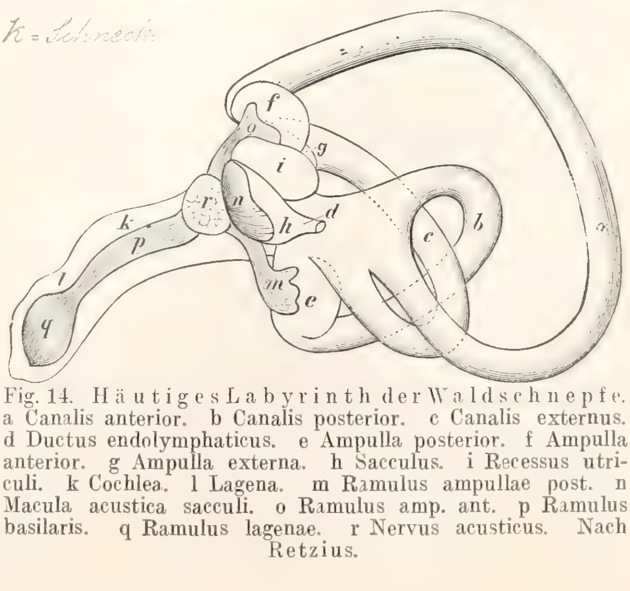


Fig. 14. Häutiges Labyrinth der Waldschnepfe. a Canalis anterior. b Canalis posterior. c Canalis externus. d Ductus endolymphaticus. e Ampulla posterior. f Ampulla anterior. g Ampulla externa. h Sacculus. i Recessus utriculi. k Cochlea. l Lagena. m Ramulus ampullae post. n Macula acustica sacculi. o Ramulus amp. ant. p Ramulus basilaris. q Ramulus lagenae. r Nervus acusticus. Nach Retzius.

dem ist an ihr noch die Pars basilaris und die Lagena zu unterscheiden. Der unteren medialen Wand des Ductus cochlearis ist die Membrana basilaris eingefügt. Auf ihr und dem angrenzenden Teile des Nervenschenkels liegt die dem Cortischen Organ homologe Papilla acustica basilaris, die nicht mit der Papilla lagenae zusammenhängt. Auf ihr liegt die Membrana tectoria. Die Papilla lagenae ist eine bandförmige Nervenstelle, die durch die Otolithendeckmembran der Lagena bedeckt ist. Der Sacculus ist eine kleine Blase mit einer ebenfalls mit Otolithendeckmembran versehenen Macula acustica, von dem aus der Ductus endolymphaticus durch die Apertura aquaeductus vestibuli in die Schädelhöhle hineintritt, wo er zu dem Saccus endolymphaticus anschwillt. Höchstwahrscheinlich hat dieser keine Kommunikation mit dem epencephalen Raum. Der Utriculus ist eine kurze, unregelmäßige Röhre, die nach vorn in den Recessus utriculi, nach hinten in den Sinus posterior übergeht, der die Verbindung mit der hinteren Ampulle bildet. Nach oben geht er in den Sinus superior über, der das obere Ende des hinteren und des vorderen Bogengangs empfängt. Im Recessus utriculi befindet sich die von einer dünnen Deckmembran mit zahlreichen Otolithen bedeckte Macula acustica utriculi. In ihn mündet die vordere äußere Ampulle. Die Bogengänge sind charakterisiert durch den hochgeschwungenen vorderen und hinteren Bogengang und die umgekehrte Einmündung des letzteren in den Sinus superior. Die vordere Ampulle, die die kleinste ist, hat ein quer gerichtetes Septum, das eine Crista acustica trägt und durch zwei längsgerichtete Fortsätze ein Septum cruciatum bildet. Die etwas größere äußere Ampulle enthält ebenfalls ein Septum mit Crista acustica, die hintere Ampulle, die größte, wieder ein Septum cruciatum mit Crista acustica. Am Boden des Sinus posterior beim Uebergang in die hintere Ampulle liegt die Macula neglecta. Der perilymphatische Raum kommuniziert mit dem Subduralraum.

Die hochentwickelten Augen besitzen eine relativ bedeutende Größe. Eine Verkümmerung oder gänzlicher Mangel der Sehorgane findet sich bei keinem Vogel. Die Sklera besitzt in ihrem vorderen Abschnitt einen Kranz dachziegelartig sich überlagernder Knochenschuppen, deren Zahl 10 bis 17, in der Regel 13 bis 15 beträgt (Fig. 15). Dieser vordere Sklerotikalring gibt dem Auge seine, besonders bei den Eulen charakteristische, Teleskopform. Die Cornea ist stark gewölbt. Ihre Uebergangsstelle in die Sklera ist als abgesetzter Ring deutlich sichtbar, der früher als Ligamentum annulare corneae benannt wurde (Fig. 16). Ein Tapetum und eine Choreoidealdrüse fehlen. Eine Eigentümlichkeit der Vögel mit Ausnahme von Apteryx ist der Fächer (Pecten), der als ein Derivat der Sehnerven und der Arteria ophthalmica aufzufassen ist, also nicht dem Processus falciformis der Fische

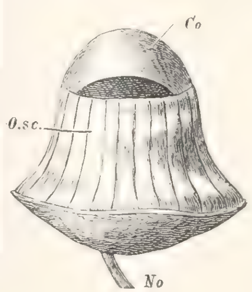


Fig. 15.

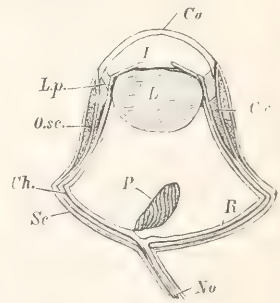


Fig. 16.

Fig. 15. Auge des Waldkauzes. Co Cornea. No Nervus opticus. O.sc Sclerotialring.

Fig. 16. Auge des Waldkauzes (Durchschnitt). Co Cornea. I Iris. L Linse. C.c Corpus ciliare. Lp Ligamentum pectinatum. Sc Sclera. Ch Chorioidea. R Retina. P Pecten. No Nervus opticus. O.sc Scleroticalring.

morphologisch entspricht. Er besteht in einer bindegewebigen, blutgefäßreichen, pigmenthaltigen Lamelle, die in zahlreiche (5 bis 30) Falten gelegt ist und von der Eintrittsstelle des Sehnerven aus schräg durch den Glaskörper hindurchtritt, bisweilen bis nahe an die Linse hinaufreichend. Nach den Untersuchungen von Franz scheint er ein Hilfsmittel zu sein, um das im Vogelauge zur höchsten Ausbildung kommende Akkommodationsvermögen bedeutend zu unterstützen. Nebenbei dürfte er zur Ernährung des Glaskörpers und der Retina dienen. Ernährt wird der Fächer von der Arteria und Vena ophthalmica. Mit der Aderhaut hängt er nicht zusammen. Die Iris ist außerordentlich verschieden gefärbt, wechselt auch nach Alter und Geschlecht. Die Pupille ist in der Regel rund, doch kann sie bei den Eulen schlitzförmig sein, bei Picus martius ist sie seitlich in eine Art Erker ausgezogen. Die Iris besitzt quergestreifte Muskulatur, die in einen Sphincter pupillae und einen Dilatator pupillae ausgebildet ist. Die Linse ist sehr verschieden ausgebildet, besonders groß ist sie bei den Nachtraubvögeln. Bei den Schwalben und Seglern ist sie von eigentümlicher Form, ohne radiäre Symmetrie, mit schief gegeneinander gestellten Endflächen. Die Akkommodation erfolgt durch die Wirkung des Musculus ciliaris, sowie des Ligamentum pectinatum iridis. Die Retina zeigt die Nervenfaserschicht, Ganglienzellenschicht, innere retikuläre Schicht, Körner-

schicht, äußere retikuläre Schicht und äußere Körnerschicht. Eingehüllt wird sie durch die Membranae limitantes, zwischen denen sich die Müllerschen Stützfasern ausspannen. Die Stäbchen sind der Zahl nach vorherrschend. Bei vielen Vögeln sind zwei Stellen des schärftsen Sehens ausgebildet, von denen die eine temporal, die andere nasal gelegen ist. Der Musculus ciliaris ist quergestreift. Eine sich bis ins Hornhautstroma fortsetzende Portion wird als Cramptonscher Muskel bezeichnet. Bewegt wird der Augapfel von 6 Muskeln, den 4 Recti und den beiden Obliqui. Außerdem besitzen die Vögel noch zwei zur Bewegung des dritten Augenlids dienende Muskeln, den Musculus quadratus membranae nictitantis und den Musculus pyramidalis nictitantis. Die Membrana nictitans ist eine Duplikatur der Conjunctiva, die durch Kontraktion des Musculus pyramidalis vom äußeren unteren Augenwinkel her schräg zum inneren Augenwinkel über die vordere Augenfläche gezogen wird. Der Musculus quadratus gibt der Sehne die nötige Zurichtung. Bei Erschlaffen der beiden Muskel zieht sich die Nickhaut vermöge ihrer elastischen Fasern wieder zurück. Die beiden anderen Augenlider sind Hautfalten, die der Drüsen und Federn entbehren. Nur am Rande der beiden Lider sind Federreste entwickelt, die, weil die Fahne häufig ganz zurückgebildet ist, als Wimpern erscheinen. Das untere, bewegliche Augenlid hat bei den meisten Vögeln einen eingelagerten Tarsus. Die Bewegung der Lider geschieht durch den Musculus orbicularis, Levator palpebrae und Depressor palpebrae inferioris, die durch den Oculomotorius und den ersten Ast des Trigeminus innerviert werden. Beim Adler existiert nach Merrem auch ein Augenbrauenmuskel. Die Hardersche Drüse liegt innerhalb der Augenhöhle, an der inneren Oberfläche des Bulbus, sie ist von verschiedener Größe und Form, Unterschiede, die ohne taxonomische Bedeutung sind. Die Tränendrüse liegt nahe dem hinteren äußeren Augenwinkel, gehört zu den zusammengesetzt acinösen und ist fast immer kleiner als die Hardersche Drüse. Nur bei den Hühnern ist sie größer. Beide werden durch Zweige des Ramus superior des Nervus sympathicus caroticocephalicus innerviert.

2g) Der Darmkanal. Die aus dem Ectoderm entstandene Mundrachenhöhle hat als obere Decke den Gaumen, der die untere Begrenzung der Nasenhöhle darstellt. Der Boden der Mundhöhle liegt zwischen den Unterkieferästen. Sie ist im allgemeinen eng, doch gewinnt sie bei einzelnen Vögeln eine große Weite durch eigenartige Bildung des Oberkiefergaumenapparates und des Unterkiefers (Cypselus, Caprimulgus). Bei Pelecanus und Phalacrocorax erhält sie eine ventrale Ausbuchtung, die als Futterbehälter dient. Zu einem Futterbehälter ist auch der Kehlsack bei Nucifraga bestimmt, während der bei den Männchen von Otis tarda, Kori, australis, Edwardsi ausgebildete eine sexuelle Zierde zu sein scheint. Beim Männchen von Biziura lobata befindet sich ebenfalls eine kleine Tasche zwischen den beiden Falten des Zungenbandes. Der Sack bei Leptoptilus kommuniziert dagegen nicht mit der Mundhöhle. Zähne fehlen den Vögeln. Die Zunge ist durch ein deutliches Frenulum mit dem Boden der Mundhöhle verbunden und im allgemeinen in ihrer Form dem Schnabelraume angepaßt. Sie ist muskelarm und im allgemeinen nur als Ganzes beweglich. Eine Ausnahme machen in gewisser Weise die Papageien. Die dicke, zur Verhornung neigende Epithelschicht der Zunge bildet häufig mancherlei Fortsätze und Stacheln. So haben die Picidae hornige Widerhaken an der scharfen Spitze, die Pteroglossi feine Fasern an der Seite, bei den Trichoglossi ist die Oberfläche des vorderen Drittels bürstenartig, bei den Nectarinidae ist sie zweiteilig und röhrenartig, bei den Meliphaginae als Pinsel geformt. Auch die Trochilidae haben Röhrenzungen. Einzelne Passeres haben eine zweiteilige Zungenspitze. Bei Phoenicopterus ist die Zunge mit einer Stachelreihe an jeder Seite des hinteren Abschnittes besetzt. Ebenso haben die Anatiden stachelartige Randerhebungen an der fleischigen Zunge. Die Zungen der Ratiten sind sehr rudimentär, auch bei Pelecanus, Sula und anderen Steganopoden, bei Ibis, Platalea, Ciconia, Cancroma und einzelnen Coccygoformae ist die Zunge sehr klein. Von Drüsen sind die Glandulae sublinguales bei den Anatiden, Ardeiden, Raubvögeln und Psittaciden vorhanden, während sie bei Uria, Mormon, Otis, Fulica und den Picidae sowie anderen Vögeln mit rückgebildeter Zunge fehlen. Innerviert werden sie vom Glossopharyngeus. Die Glandulae submaxillares finden sich bei Schwimmvögeln, Hühnern, Raubvögeln und anderen. Die Glandulae sublinguales sind besonders stark entwickelt bei Gallinula, Larus, Mergus, den Picidae, Collocalia (wo sie den Stoff zum Nestbau liefern), fehlen den Passeres, Psittacidae, Ardeidae, Ciconiidae und Steganopodes. Die Parotis, die der Ueberrest der Lippendrüsen der Reptilien ist, liegt in der Regel hinter dem Jochbogen, seltener (Cygnus) am Mundwinkel und fehlt bei Sula, Colymbus, Ardea, Strigiden und Psittaciden. Bei Ciconia und Otis ist sie sehr klein. Neben der Choanenspalte finden sich sehr häufig zwei flache Schleimdrüsenpolster, die nach Kahlbaum mit den Tonsillen der Säugetiere nichts zu tun haben.

Der Oesophagus liegt im Halsteil hinter der Trachea, etwas mehr auf der rechten Seite. Die Querschicht der Muskelfasern liegt nach außen, die Längsschicht nach innen. Er ist im allgemeinen sehr weit und ausdehnungsfähig. Bei vielen Vögeln erweitert er sich zu einem Kropfe (Ingluvies), der entweder ein spindelförmiges Lumen hat und als unechter Kropf bezeichnet wird oder in gefülltem Zustande von rundlicher Form ist und vor dem Eintritt des Schlunds in den Rumpf sich befindet, der wahre oder echte Kropf. Beide Hauptformen sind durch zahlreiche Uebergänge verbunden. Der Kropf ist eine sekundäre Bildung in Anpassung an trockene, schwer verdauliche Nahrung. Er fehlt bei Struthio, Rhea, Apteryx, Spheniscidae, Podiceps, Colymbus, Tubinares, Steganopodes, Lamellirostres, Laridae, Alca, Uria, Grallae, Herodii, Pelargi, Coccygomorphae, Picariae, Caprimulgus, Cypselus, Podargus und den meisten Passeres. Der Magen zerfällt in den Vor- oder Drüsenmagen (Proventriculus). Bei manchen Wasser- und Sumpfvögeln schließt sich hieran noch der Pylorusmagen. Der Drüsenmagen ist sehr schwach muskulös und wirkt vermöge seiner zahlreichen großen Drüsen chemisch, der Muskelmagen mechanisch. Letzterer ist wie bei den Säugern von links nach rechts gedreht. Der Pylorusmagen scheint den Zweck zu haben, leichtflüssige Nahrung im vorbereitenden Darmabschnitte länger aufzuspeichern. Er kommt nur vor bei den Spheniscidae, Podicipidae, Steganopodes, Herodii, Pelargi, undeutlich noch bei Mergus, Gallinula und Porphyrio.

Die Leber ist verhältnismäßig groß. Sie zerfällt in einen rechten und einen linken Lappen, die an der dorsalen Seite durch eine Querbrücke verbunden sind. Häufig findet sich ein Lobus Spigelii. Nicht selten zerfällt jeder der beiden Hauptlappen noch in kleinere Nebenlappen. Die Größenverhältnisse der beiden Lappen zueinander sind sehr variabel. Eine Gallenblase fehlt den Tauben und den Papageien. Bei vielen Passeres und Rasores ist sie sehr klein, bei den Raubvögeln, Schwimm- und Sumpfvögeln sehr groß. Nur bei einzelnen Kuckuckindividuen, Papageien, Tauben (Chalcophaps), Rhea ist sie gefunden. Es bestehen fast immer zwei Gallengänge. Das Pankreas ist bei den Vögeln relativ am größten unter allen Wirbeltieren. Es besteht meist aus zwei langgestreckten Lappen, kommt aber auch dreilappig vor. Die Anzahl der Ausführungsgänge schwankt zwischen einem und dreien, die in der Regel in den aufsteigenden Ast der Duodenalschlinge münden. In der Regel mündet zuerst der Ductus hepatoentericus, zuletzt der Ductus cysticoentericus. Zwischen und teilweise vor ihnen münden die Ductus pancreatici.

Der Darm zerfällt in das Duodenum, das Ilium, den Enddarm und die Blinddärme. Das Duodenum hat fast immer weiteres Lumen und stärkere Entwickelung der Zotten als der Dünndarm. Das Ilium ist außer bei Struthio der bei weitem längste Teil des Darms und bildet zahlreiche, sehr mannigfaltig gelagerte Schlingen. Diese Lagerung unterscheidet Gadow als orthocöl, cyclocöl, plagiocöl. Vom orthocölen Typus beschreibt er je nach der Lagerung der zweiten, dritten und vierten Hauptschlinge einen isocölen, anticölen, pericölen und cyclocölen Typus. Außerdem unterscheidet er eine mesogyrische und telogyrische Modifikation des cyclocölen Typus. Diese Lagerungsweisen besitzen einen bedeutenden taxonomischen Wert. Als Rest des Dottersacks mit seinem in den Darm mündenden Gange erhält sich in der Mitte des Dünndarms bei den meisten Sumpf- und den Schwimmvögeln das Diverticulum coecum vitelli. Der Enddarm von der Einmündung der Coeca bis zum After ist außer bei Struthio der kürzeste Teil des Darms, ein Colon besitzt nur Struthio und vielleicht Otis und Rhea. Bei großen Blinddärmen findet sich an der Grenze zwischen Dünn- und Enddarm eine starke Klappe, entsprechend der Valvula coli, von der bei den meisten anderen Vögeln keine Andeutung vorhanden ist. Der letzte Teil des Enddarms ist in eine Kloake für den Kot, die Produkte der Nieren und der Geschlechtsdrüsen verwandelt. Nur bei wenigen Vögeln (Ardeidae mit Ausnahme von Ardetta minuta, Balaeniceps, Strepsilas, Plotus, Mergellus, Cymochroa, Podiceps cristatus, Atrichia) sind die Blinddärme (Coeca) unpaar. Sie wechseln von einem Volumen, das das des Hauptdarms übertrifft, bis zum völligen Verschwinden. Sehr lang und weit sind sie bei Struthio und Rhea, auch bei den Anatiden und Hühnern, den Gruidae, Otididae, Fulicae, vielen Scolopacidae, Strigidae, Caprimulgidae, Coraciidae, sehr klein bei den Ciconiidae, Ardeidae, Laridae, Podicipidae, einigen Alcidae, den meisten Procellariidae, vielen Raubvögeln und den meisten Passeres. Ganz fehlen sie den Columbidae, Psittacidae, Upupa, Alcedo, Cypselidae, einzelnen Raubvögeln und Procellariidae. Die Wände sind in der Regel sehr dünn und durchsichtig. Häufig sind sie funktionslos und dann entweder kleine dünnwandige Säckchen oder wurstförmig. Das Fehlen der Blinddärme ist ein sekundärer Zustand.

Vögel mit Fisch- und Aasnahrung haben einen großen Vor- und Muskelmagen. Die Magenmuskeln sind jedoch nur schwach entwickelt. Der Darm ist entweder lang und

eng oder kurz und weit. Blinddärme fehlen. Vögel mit reiner Fleischnahrung haben einen stark entwickelten Vormagen. Der Darm ist entweder mittellang und mittelweit und ohne Blinddärme oder kurz und mäßig weit und mit langen Blinddärmen. Bei Vögeln mit Insekten- und Fruchtnahrung ist der Vormagen stark, die Magenmuskeln schwach entwickelt. Der Darm ist sehr kurz, ziemlich weit und ohne Blinddärme. Ein Kropf fehlt. Vögel mit Insekten- und Körnernahrung haben starken Vor- und Muskelmagen, der Darm ist kurz und mit sehr kleinen Blinddärmen. Der Kropf fehlt meist. Bei Vögeln mit reiner Körnernahrung ist der Vor- und Muskelmagen gut entwickelt, der Darm ist lang, eng und ohne Blinddärme, der Kropf groß und stark. Bei Körner- und anderer Pflanzennahrung ist der Muskelmagen sehr stark, der Darm lang und weit mit großen Blinddärmen, ein Kropf vorhanden. Bei sonstiger Pflanzennahrung ohne Körner fehlt der Kropf.

2h) Die Respirationsorgane sind bei den Vögeln ausnahmslos Lungen, paarige Säcke, die ihren Ursprung aus Ausstülpungen der ventralen Wand des Vorderdarms nehmen und diese Verbindung durch die Trachea dauernd bewahren. Der Kehlkopf bildet den oberen Teil der Luftröhre und öffnet sich in die Mundhöhle durch die Stimmritze, die mit der Stimmbildung in keinem Zusammenhang steht. Ein Kehldeckel fehlt den meisten Vögeln. Er ist nur durch eine quere Hautfalte angedeutet bei den Ratiten und Phoenicopterus. Nur bisweilen ist diese in einen kleineren mittleren Fortsatz ausgezogen (Ardeidae, Ciconiidae, Gallidae, Anatidae), der einen kleinen, durch eine Naht mit dem Cricoideum verbundenen Knorpel enthalten kann (einzelne Scolopacidae, Rallidae, Anatidae). Ein Thyreoid besteht nach Fürbringer und Dubois bei den Vögeln nicht. Das Hauptstück des Larynx ist das Cricoideum, das die vordere und seitliche Wandung des Kehlkopfs bildet. Zwischen diesen beiden, mit denen zwei nach hinten und dorsalwärts sich anschließende kleinere Knorpel von halbmondförmiger Gestalt bei sehr alten Vögeln leicht verwachsen, befindet sich das unpaare Procricoideum, das an seinem vorderen oberen Rande jederseits die Gelenkflächen für die Arytaenoideae trägt. Die Ränder der Stimmritze tragen keine Stimmbänder. Der Musculus sphincter laryngis und der Musculus apertor laryngis verschließen die Stimmritze gegen den Eintritt von Nahrungsteilen und öffnen sie. Die Luftröhre liegt ventral von der Speiseröhre, sie ist bei vielen Vögeln (Entenvögeln, Störchen, Kranichen, Schnepfenvögeln, Hühnervögeln und einigen Passeres), länger als der Hals und bildet demzufolge mehr oder weniger komplizierte Windungen. Zu erwähnen ist besonders das Verhalten bei Tetrao urogallus ♂, Anseranas melanoleuca ♂, Rhynchaea ♀, Phonygama keraudreni, Manucodia ♂, Guttera cristata, Tantalus ibis ♂, Cracidae ♀, Penelope. Sie setzt sich aus knorpeligen und knöchernen Ringen zusammen, die in ihrer Zahl von 30 bis 400 wechseln. Lanius hat 30 bis 40, die Hühner 100 bis 130, Ciconia ungefähr 140, Ardea 200, Phoenicopterus und Grus 350. Sie sind ursprünglich knorpelig, neigen aber zur Ossifikation, die an der Ventralseite beginnt und seitlich weitergreift. Bei vielen Vögeln bleiben sie knorpelig (Ratiten, Falconidae, Columbidae, Gallidae, Ciconia, Caprimulgus, Merops). Bisweilen bleiben sie dorsalwärts unvollständig und werden nur membranös geschlossen. Bei Dromaeus sind im letzten Viertel der Länge der Luftröhre eine Anzahl Ringe auf der Ventralseite unvollständig. Aus diesem Schlitz tritt eine Trachealtasche nach außen vor. Bisweilen finden sich partielle Erweiterungen der Trachea (Männchen verschiedener Enten, Palamedea). Im unteren Ende der Trachea, deren Lumen nicht immer gleich, häufig zylindrisch, häufig in dorsoventraler Richtung, selten auch seitlich zusammengedrückt ist, erscheint zuweilen ein sagittales Septum (bei den meisten Spheniscidae, vielen Procellariidae). Bisweilen treten blasige Erweiterungen auf in der Nähe der Bifurkation, die durch Umformung und Verschmelzung einer wechselnden Zahl von Trachealringen entstehen und als Pauken oder Labyrinthe bezeichnet werden. Sie finden sich ausschließlich bei Männchen von zahlreichen Entenvögeln, dem Weibchen von Mareca punctata, sowie bei Cephalapterus und Gymnocephalus. In der Regel sind sie asymmetrisch links, nur bei Tadorna tadorna, Fuligula hyemalis und einigen Querquedula-Arten ist die rechte Blase größer. An der Bifurkation, die in der Regel am Uebergange des Halses in die Brusthöhle liegt, nur bei den Trochilidae und Platalea ajaja höher, bildet sich ein unterer Kehlkopf (Syrinx) zur Erzeugung der Stimme, der je nach der Beteiligung der Trachea allein, der Bronchen allein oder beider zusammen als Syrinx trachealis, tracheobronchialis und bronchialis unterschieden wird. Am meisten verbreitet ist der Syrinx tracheo-bronchialis (Passeres hoploophonae). Bei diesem greifen die letzten 4 bis 5 Trachealringe, die schmaler als die übrigen sind, mit ihren Rändern nicht übereinander, sondern bilden dadurch, daß sie häufig teilweise oder ganz miteinander verschmelzen und zuweilen über das Niveau der Trachea vorspringen, die sehr mannigfaltig gestaltete Trommel. An deren Ausgange besteht gewöhnlich eine meist knöcherne, selten

knorpelige Spange, die ihn in zwei seitliche Hälften teilt und Steg, Balken (Pessulus) heißt. Dieser springt mit scharfem oberem Rande vor und teilt so das Lumen der Trachea in zwei Oeffnungen. Der Schluß der Halbringe der Bronchen wird innen, wo die Bronchen einander gegenüber liegen, durch die Membranae tympaniformes internae bewirkt. Diese setzen sich über den Pessulus fort, wo sie sich oft zu der Membrana semilunaris erheben. Fehlt der Steg, so trennen sie durch ihre Vereinigung die untere Hälfte der Trachea in zwei nebeneinanderliegende Räume. Die Membranae tympaniformes internae sind durch ein Band elastischer Fasern, dessen Lage sehr wechselt (Bronchidesmus Garrod) verbunden. Sehr gewöhnlich kommt ein mehr oder weniger entwickeltes, den Membranae tympaniformes internae gegenüberliegendes äußeres Stimmband, die Membrana tympaniformis externa, zur Entwickelung, das durch Verdickung des Bindegewebes auf einem Bronchialhalbring oder durch Faltung der Membranen gebildet wird, die zwischen den letzten Trachealringen oder zwischen dem letzten Trachealring und dem ersten Bronchialhalbring oder zwischen zwei Halbringen des Bronchus liegen. Der Syrinx trachealis, bei dem der knorpelige Pessulus durch eine Sehne ersetzt wird, an der die Paukenhäute beider Seiten aneinander übergehen, kommt bei einer Gruppe neotropischer Passeres (Dendrocolaptinae, Furnariinae, Formicariinae, Pteroptochinae), die deshalb Tracheophonae heißen, vor, der Syrinx bronchialis, bei dem die Membranae tympaniformes externae und der Pessulus oft, die Membrana semilunaris stets fehlen, bei Steatornis und einigen Kuckucken. Alle übrigen Vögel haben einen Syrinx tracheobronchialis. Die Cathartidae und Pelargi besitzen aber überhaupt keinen ausgebildeten Syrinx. Die meisten Vögel haben außer den Musculi sterno-tracheales und ypsilotracheales noch eine größere Anzahl Musculi tracheobronchiales und M. syringei am Syrinx, die in der Zahl zwischen einem und sieben Paaren schwanken.

Garrod spricht von Acromyodie bei Insertion dieser Muskeln an den Enden der bronchialen Halbringe, Mesomyodie bei Insertion auf ihren Seitenflächen. Fürbringer nennt einen tracheobronchialen Muskel anacromyod, wenn er am dorsalen Ende, katacromyod, wenn er am ventralen Ende inseriert, und holomyod, wenn die Insertion nahezu den ganzen Umkreis des Halbringes einnimmt.

Die Lungen sind paarig symmetrisch und verhältnismäßig klein. Auf der ventralen und der dem Herzen zugekehrten Fläche sind sie von der Pleura überzogen, die mit dem Rudiment eines Diaphragmas, das Brust- und Bauchhöhle in freier Kommunikation beläßt, eng zusammenhängt und als Mediastinum zu den Brustwirbeln aufsteigt. Am Zwerchfell ist ein queres oder pulmonales Zwerchfell und ein schräges abdominales Zwerchfell zu unterscheiden. Die Lungen hängen nicht frei in der Brusthöhle, sondern ihr Parenchym ist auf der Dorsalfläche mit den Rippen und Wirbeln durch lockeres Bindegewebe eng verbunden. Der Bronchus tritt als Stammbronchus (Mesobronchus) an der ventralen Seite in die Lunge ein und erstreckt sich unter allmählichem Verlust seiner knorpeligen Ringe bis zum distalen Ende, wo er durch ein Ostium posterius in den abdominalen Luftsack übergeht. Gleich nach dem Eintritt in die Lunge erweitert sich der Gang zu einem Vestibulum. Der Mesobronchus entsendet die etwa 6 Ektobronchien und 4 Entobronchien. Die ersteren entspringen distal vom Vestibulum, die letzteren mit weiten Oeffnungen aus der Dorsalwand des Vestibulums. Sie geben sämtlich wieder kleinere Röhren in radiärer oder federförmiger Anordnung ab (Parabronchien, Lungenpfeifen). Die dicken Wände der Pfeifen bestehen aus dem respiratorischen Gewebe und bilden die Hauptmasse der Lunge. Aus jeder Wabe erstrecken sich feinste Canaliculi aeriferi, die zuletzt traubig anschwellen und so den Alveolen der Säugetiere entsprechen. Die die Lunge zusammensetzenden Röhren enstehen als Sproßungen vom primordialen Bronchus aus. Ebensolche Sproßungen wachsen aber über die Peripherie der Lunge an ihrer freien Vorderfläche hinaus und werden zu den Luftsäcken (Cellae aereae), [dünnwandigen Räumen mit bindegewebigen Wandungen, in denen reiche Netze elastischer Fasern verteilt sind,] die zwischen die Eingeweide, Muskeln, unter die Haut und in die Knochen eindringen. Im ganzen unterscheidet man 5 Paar Luftsäcke, die Sacci cervicales, claviculares, praethoracales, postthoracales und abdominales. Sie dringen auch in die Knochen ein durch die Foramina pneumatica und füllen sie mit Luft. Die Pneumatizität der Knochen ist bei verschiedenen Vögeln verschieden weit verbreitet. Bei Palamedea und Buceros erstreckt sie sich bis in die Endphalangen von Hand und Fuß. Bei Cypselus sind die Knochen zum größten Teil solid. Schulze beschreibt eigenartige rückläufige Bronchien (Bronchi recurrentes s. Saccobronchi), die nicht Aeste des Bronchialbaumes sind, sondern von den Luftsäcken ausgehen, den Bronchus recurrens abdominalis, postthoracalis, praethoracalis, clavicularis.

2i) Die Kreislauforgane. Das Herz liegt in der Mittellinie des Körpers. Es besteht aus zwei gesonderten Hälften, deren jede ein Atrium und einen Ventriculus hat.

Die linke Hälfte des Herzens enthält nur arterielles, die rechte venöses Blut. Der rechte Vorhof ist geräumiger, aber dünnwandiger als der linke. Er ist von ihm durch ein durchscheinendes Septum getrennt, das eine Fovea ovalis enthält, den Rest einer Kommunikationsöffnung im Embryonalzustand. Medioventral besitzt er ein Herzohr (Auricula dextra). Er nimmt die drei Venae cavae (superior dextra, superior sinistra und inferior) auf, die schwach muskulöse Klappen an der Mündung haben. Das Lageverhältnis der Venenmündungen ist sehr variabel. Der Ventriculus dexter hat drei bis vier mal dünnere Wände als die linke Herzkammer. Seine Verbindung mit dem rechten Vorhof erfolgt durch das Ostium atrioventriculare, dessen Verschluß durch eine Klappe bewirkt wird, die nicht der Valvula tricuspidalis der Säugetiere entspricht, sondern eine nach innen vorspringende Muskelleiste des dem Vorhofe zugewendeten Randes der rechten (äußeren) Wand der Kammer ist, die das Ostium von außen herumzieht. Die rechte vordere Ecke des rechten Vorhofs (Conus arteriosus) entsendet die Lungenarterie (Arteria pulmonalis), die sich bald in zwei Aeste gabelt. An der Basis hat sie drei halbmondförmige Klappen (Valvulae semilunares). Der linke Vorhof hat stärkere Muskelwandungen als der rechte. Sein Inhalt verhält sich zu dem des rechten Vorhofs wie drei zu fünf. Er zerfällt in eine vordere, mit zahlreichen Musculi pectinati umgebene und eine hintere glattwandige Abteilung, die durch einen membranösen oder muskulösen Vorsprung, der bei den Passeres aber fehlt, geteilt werden. In den glattrandigen Raum median vom Vorsprung münden mit gemeinsamer Oeffnung die beiden Venae pulmonales. Die Auricula sinistra ist schwächer ausgebildet als die dextra. Die linke Herzkammer hat drei- bis viermal dickere Wände als die rechte. Das Orificium atrioventriculare wird durch zwei oder drei membranöse Klappen verschlossen, die nach Bau und Lage den Valvulae mitrales der Säugetiere entsprechen. Aus dem oberen ventralen Teile der linken Kammer entspringt die Aorta, deren Mündung durch drei Valvulae semilunares verschlossen wird. Das Septum ventriculorum ist ein einheitliches Gebilde ohne Spalten und Hohlräume von bedeutender Dicke. Dort, wo Septum und äußere Wand des rechten Ventrikels zusammenstoßen, sind selbständige Muskelbündel vorhanden (Trabeculae carneae), die besonders bei Casuarius nach Gasch sehr gut entwickelt sind. Die Arteria pulmonalis spaltet sich beim Austritt aus dem Herz, das Pericardium durchbrechend, in zwei gleich starke Gefäße, die getrennt zur rechten und linken Lunge gehen. Strangförmige Reste eines Ductus botalli scheinen bei erwachsenen Vögeln sehr selten zu sein. Die Aorta bildet den Stamm sämtlicher Körperarterien. Sie repräsentiert den allein erhaltenen rechten Bogen des embryonalen zweiten Arterienpaares. Zunächst gibt sie unmittelbar nach ihrem Ursprunge die Arteriae coronariae dextra und sinistra ab, die anfänglich im Sulcus coronarius verlaufen. Sodann entspringen der Aorta ascendens die beiden Arteriae brachiocephalicae, die die beiden Carotiden und die Subclaviae abgeben. Ursprünglich bestehen zwei Carotiden. Durch Reduktion der einen, meist der rechten, kommt es zur Ausbildung nur einer, der linken. Beide vereinigen sich auch zu einem gemeinsamen Stamm, der sich erst in der Nähe des Kopfes wieder teilt. Während der normale Verlauf der Carotiden in der Tiefe und dicht an den Wirbeln ist, nehmen bisweilen beide oder eine auch einen oberflächlichen Verlauf neben dem Nervus vagus (Carotis superficialis collateralis). Bei den Papageien ist dies der Fall auf der linken Seite, bei Bucorvus auf beiden Seiten unter Rückbildung der beiden tiefliegenden. Bei Orthonyx spinicauda ist die linke oberflächliche Carotis das größere Gefäß am Hals. Die Aorta descendens gibt, nachdem sie den Bogen über den rechten Bronchus gebildet hat, die Arteria coeliaca für Magen, Leber und Milz und die Arteriae mesentericae superior und inferior ab, verläuft als Aorta abdominalis in der Mittellinie der Wirbelsäule und endigt als Arteria coccygea, die die Schwanzgegend versorgt. Von der Aorta descendens gehen ab die Arteriae spermaticae zu den Geschlechtsorganen, die Arteria cruralis, die sich in die Arteriae pelvica interna, circumflexa femoris und femoralis teilt, sowie die Arteria ischiadica, deren Aeste die Arteria tibialis postica und antica sind, sowie endlich die Arteria pudenda communis. Die Venen haben weniger zahlreiche und weniger verbreitete Klappen als die der Säugetiere. Es sind einfache Taschenklappen, die den Jugularvenen und den Venen des Rumpfes und der Haut fehlen. Die beiden Venae pulmonales vereinigen sich unterhalb der Teilung der Luftröhre zu einer Vena pulmonalis communis. Jede Vena cava superior setzt sich aus einer Vena jugularis, Vena vertebralis und subclavia zusammen. Die Jugularvenen entstehen aus Zweigen der Facialvenen, während die Vertebralvenen, die in vordere und hintere zerfallen, das Blut aus dem Gehirn und dem Innern des Kopfs sammeln und die Venae subclaviae das aus der vorderen Extremität. Auch die Vögel haben eine Anzahl Sinus venosi, den Sinus longitudinalis, occipitalis, foraminis occipitalis, transversus, semicircu-

laris, petrosphenoideus, temporosphenoideus, den Annulus venosus basilaris und den Sinus foveae haemisphaerii cerebelli. In den Stamm der Vena cava superior münden außerdem die Venae thoracicae internae, in den Stamm der Vena cava superior sinistra noch die beiden Venae proventricularis communis und coronaria magna cordis. Das Gebiet der unteren Hohlvene ist die hintere Hälfte des Rumpfes, der Beine und der Eingeweide der Bauchhöhle. Sie setzt sich aus drei großen Stämmen zusammen, der linken und rechten Vena portae und der unpaaren Vena cava posterior, die die Venae hepaticae propriae aufnimmt. Sie entsteht in der Höhe der oberen Nierenlappen aus den beiden Venae iliacae communes. Diese entstehen wieder aus den Venae crurales s. iliacae externae und den Venae hypogastricae s. iliacae internae. Namentlich bei tauchenden Vögeln ist die Vena cava superior sehr stark erweitert. Fast alles Blut, das vom Darm, Magen, Pankreas, Leber, Milz durch die beiden Venae portae sowie die Venae portales propriae gesammelt wird, wird erst durch diese in die Leber geleitet, wo sie ein Rete mirabile bilden, d. h. sich auf zahllosen kleinen Bahnen verteilen und wieder in zwei große Gefäße, die Venae hepaticae magnae, sammeln, die sich dann mit der Vena cava posterior vereinigen. Ein Nierenpfortadernsystem ist bei den Vögeln nur noch angedeutet.

Aehnliche arterielle und venöse Wundernetze finden sich bei den Vögeln häufig, z. B. an den Arterien der Vorderextremität bei Aquila chrysaetus, Bubu bubo, Otis tarda und im Auge (Rete mirabile ophthalmicum und Rete mirabile pectinis).

Die roten Blutkörperchen sind oval elliptisch, wie die der Reptilien, Amphibien und Fische und besitzen einen Kern. Sie stellen flach gedrückte Scheiben mit abgerundeten Rändern dar, bei denen der in der Mitte liegende Kern eine Anschwellung bildet. Der kleine Durchmesser stimmt mit dem Durchmesser der Säugetierblutkörperchen annähernd überein. Ihre Maße schwanken bezüglich der großen Achse zwischen $^1/_{50}$ und $^1/_{105}$ mm, bezüglich der kleinen Achse zwischen $^1/_{110}$ und $^1/_{157}$ mm. Durchschnittlich beträgt die große Achse $^1/_{80}$, die kleine Achse $^1/_{134}$ mm. Die größten Blutkörperchen besitzt Casuarius, die kleinsten Trochilus. Die Bluttemperatur der Vögel schwankt zwischen 38 und 44,5°, bei den meisten zwischen 40,5 und 43°.

2k) Das Lymphgefäßsystem. Das Lymphgefäßsystem beginnt in den Geweben des Körpers zunächst ohne eigene Wandungen, und bildet dann eigene Gefäße, die zu weiten Kanälen zusammentreten. Diese weisen fast denselben Bau auf wie die Venen, haben auch im Innern zahlreiche Taschenklappen, aber stets dünnere Wandungen. Sie bilden häufig Geflechte. Die größeren folgen mit Vorliebe den größeren Blutgefäßen und umspinnen nicht selten die Arterien. Sämtliche Lymphgefäße des Körpers bis auf die der Schwanzgegend sammeln sich in einen großen Stamm, der vom Ursprung der beiden Arteriae iliacae communes an der Aorta abdominalis nach aufwärts zieht, sich an der Arteria coeliaca in ein die Aorta umgebendes Geflecht auflöst und schließlich wieder zu den beiden Ductus thoracici vereinigt, die in die Vena cava superior münden. Die Lymphgefäße der Schwanzgegend vereinigen sich nach Stannius in einen oder mehrere Stämme und treten dann in eine blasen- oder sackförmige häutige Erweiterung oder in ein muskulöses kontraktiles Lymphherz zusammen. Aus diesem geht ein Venenstamm hervor, der mit anderen Venen der Schwanzgegend in den die Niere durchsetzenden Schwanzvenenstamm einmündet. Lymphherzen sind bisher nur bei Struthio und Casuarius sowie bei einigen Sumpf- und Schwimmvögeln angetroffen worden. Lymphdrüsen finden sich bei den Vögeln nicht im Mesenterium. Auch fehlen die Inguinal-, Axillar- und Halsdrüsen. Im Darm finden sich zahlreiche Lymphdrüsen. Die Milz liegt bei den meisten Vögeln an der rechten Seite des Drüsenmagens, bei Sturnus, Platalea, Podiceps, Phalacrocorax links. Sie wechselt sehr in Form und Farbe, am kleinsten ist sie bei Tag- und Nachtraubvögeln, am größten bei Hühner-, Schwimm- und Sumpfvögeln. Nebenmilzen sind auch bei Vögeln beobachtet worden. Die Glandula thyreoidea ist paarig und verhältnismäßig klein. Die Glandula thymus erfährt bei erwachsenen Vögeln eine bedeutende Rückbildung. Sie erscheint als gelappte acinöse Drüse ohne Ausführungsgang.

2l) Das Urogenitalsystem. Die erste Andeutung des Urogenitalsystems beginnt mit dem Erscheinen des Urnierengangs oder Wolfschen Gangs, der langsam nach hinten wächst. Kurze Zeit nach seiner Anlage setzen sich mit ihm zahlreiche querverlaufende Kanälchen in Verbindung, die ein drüsiges Organ bilden, an dem man die Vorniere (Pronephros), die Urniere (Mesonephros) und die bleibende Niere (Metanephros) unterscheidet. Die Pronephros besteht nur kurze Zeit (während des fünften Tages der Bebrütung des Hühnerembryos). Die Urniere oder der Wolfsche Körper funktioniert bei den Vögeln anscheinend nie, sondern tritt nur als rudimentäres Organ auf, das sich bis auf kleine Spuren (Nebenhoden und Nebeneierstock) zurückbildet. Der Urnierengang oder Wolfsche Gang

bleibt beim Männchen als Samenleiter erhalten. Die bleibende Niere entwickelt sich im Bereich des unteren Abschnitts des Urnierengangs. Der Ureter bildet sich beim Hühnchen schon am Anfang des dritten Tages. Schon zwischen dem sechsten und achten Tage mündet er in die Kloake. Der Müllersche Gang tritt bei den Vögeln erst auf, nachdem die Urniere schon ziemlich weit ausgebildet ist. Er stellt den zukünftigen Eileiter dar, bildet sich beim Männchen aber bald wieder spurlos zurück. Die Gonaden sind homologe Organe, die aus dem Cölomepithel hervorgehen. Dieses überkleidet eine zu beiden Seiten des Mesenteriums medial von den Urnieren sich erhebende Keimfalte und wird hier zum Keimepithel. Aus dem darunter liegenden Gewebe bildet sich das Stroma der Geschlechtsdrüsen, des Ovariums und des Testis.

Die verhältnismäßig großen Nieren sind langgestreckt, nicht selten asymmetrisch. An jeder Niere sind drei Lappen zu unterscheiden, von denen der oberste der breiteste, der mittlere der schwächste zu sein pflegt. Meist sind die Lappen gut voneinander abgegrenzt. Bei Apus und einzelnen Passeres sind sie aber kaum bemerkbar, bei Dromaeus, Colymbus, Gavia, Puffinus, den meisten Anseres und Buceros sind nur zwei Lappen ausgebildet. während man bei den Alcidae, Laridae, Limicolae, Pelecanus, Fulicariae und mehreren Accipitres vier, fünf und mehr Abschnitte unterscheiden kann. Bei Colymbus, den Procellariidae, Ardeidae, Columbidae, Tetrao und vielen Passeres und Psittacidae sind die hinteren Lappen der Nieren verwachsen, bei Platalea nur die mittleren durch eine Brücke verbunden, bei Colymbus ist die ganze Länge des Organs vereinigt.

Die Hoden liegen vor den Nieren. Ihre Größe und Gestalt ist sehr verschieden. In der Paarungszeit sind sie sehr groß und schrumpfen im Winter zusammen. Die Gestalt schwankt zwischen oval, rund, mandelförmig, meist ist der linke etwas größer als der rechte. Der Nebenhode ist sehr schwach entwickelt und hebt sich in der Fortpflanzungszeit vom Hoden durch schmutziggelbe Färbung ab. Die Samenleiter verlaufen gerade oder in zahlreichen regelmäßigen Windungen über die Ventralfläche der Nieren nach außen vom Ureter herab zur Kloake. Sie haben eine ziemlich muskulöse Wandung. Vor der Einmündungsstelle jedes Vas deferens liegt bei manchen Vögeln eine Samenblase (Vesicula seminalis). Die Einmündungsstelle ragt auf einer Papille über die dorsale Wand des Urodaeums hervor. Ein Penis ist in ausgebildetem Zustand nur bei den Ratiten und Anatiden vorhanden, sowie bei einigen Hühnern, sonst ist er nur als Rudiment nachweisbar. Bei Struthio ist er ungefähr 20 cm lang, dreikantig, nur als Ganzes ausstülpbar und besteht aus zwei fibrösen und einem elastischen Körper. Zwischen den fibrösen Körpern verläuft in der Mittellinie auf der dorsalen und ventralen Fläche je eine Rinne. Die dorsale ist tief und mit kavernösem Gewebe ausgepolstert. Der Same gelangt aus den Papillen der Samengänge direkt in das basale Ende der Rinne. Von Muskeln sind ein Paar Protractores und zwei Paar Retractores penis vorhanden. Bei Rhea, Casuarius und Dromaeus besteht der Penis aus einem festen und einem ausstülpbaren, in der Regel verborgenen Teil, der letztere wieder aus einem rohrförmigen Teil und einem elastischen Bande zum Zurückziehen der Röhre. Auch hier ist ein Protractor und ein Retractor vorhanden. Der Bau des Penis der Lamellirostres entspricht ebenfalls dem bei den dreizehigen Ratiten. Bei Carinaten mit zungenförmigem Rudiment der Rute, das bald mit, bald ohne deutliche dorsale Längsrinne ist (am besten ausgebildet bei Crypturus, Crax, Penelope) bildet es gewissermaßen die zungenförmige Fortsetzung der ventralen Hälfte einer unter dem Urodaeum befindlichen Falte. Bei den Pelargi, Herodii und Otis ist das zungenförmige Rudiment weit weniger ausgebildet, noch weniger bei einer großen Anzahl anderer Vögel, wo es z. B. bei den größeren Raubvögeln und manchen Sumpfvögeln nur als kleiner Vorsprung entwickelt sein soll. Die dorsale Rinne mit ihrem kavernösen Gewebe entspricht dem Corpus cavernosum urethrae der Säugetiere, die beiden Seitenkörper den Corpora cavernosa penis. Die Spitze des elastischen Körpers bei Struthio entspricht der Glans penis, die den übrigen Ratiten und den Lamellirostres fehlt. Der ausstülpbare Teil der dreizehigen Ratiten und der Lamellirostres findet sein Analogon in den Ruten der Eidechsen und Schlangen. Bei den übrigen Carinaten ist die Rute rückgebildet und die Begattungsweise wieder zur primitiven Methode der Ausstülpung des Proctodaeums zurückgekehrt. Der weibliche Geschlechtsapparat besteht aus den Eierstöcken (Ovaria), von denen nur der linke vollständig entwickelt und funktionsfähig ist. Der rechte ist ziemlich ausgebildet nur bei Astur und Buteo, individuell auch bei anderen Raubvögeln, Tauben, Papageien, Corvus corone, Ciconia. Der Eileiter (Oviductus) ist ein langer darmähnlicher Schlauch, der in den eigentlichen Eileiter, Uterus und Scheide zerfällt. Der eigentliche Eileiter beginnt mit einem weiten trichterförmigen Stück, dem Infundibulum (der Tuba Fallopii entsprechend), das durch ein Band an

den Eierstock befestigt ist. Es geht in einen langen Schlauch über, in dem das den Dotter umhüllende Eiweiß abgelagert wird. Gegen das Ende hin bildet sich ein Isthmus, der in den Uterus führt, in dem die harte Eischale und das Pigment abgesondert wird. An ihn schließt sich die kurze, wieder verengte Scheide, die in dem Urodaeum der Kloake mündet. Bei den Weibchen von Struthio, Casuarius und Rhea findet sich auch eine Clitoris, die im allgemeinen eine verkleinerte Wiederholung des männlichen Penis ist. Die Kloake setzt sich aus dem Proctodaeum, Urodaeum und Coprodaeum zusammen, von denen die beiden letzteren modifizierte Teile des eigentlichen Darmkanals sind, das Proctodaeum dagegen aus einer Einstülpung von außen her entstanden ist. Die ersteren entstammen demgemäß dem Entoderm, die letztere dem Ectoderm. Der älteste Teil ist das Urodaeum. Die Bursa Fabricii ist eine zwischen Kloake und Wirbelsäule liegende, sich in die Mitte der dorsalen Wand des Proctodaeums öffnende Tasche, deren Größe bei den verschiedenen Arten und auch individuell sehr schwankt. Bei den Ratiten funktioniert sie bisweilen, bei Struthio stets als Harnbehälter. Sonst sind ihre Funktionen noch unklar, ebenso wie ihre Homologie. Die Afteröffnung der Vögel ist rund und besitzt einen typischen Sphinctermuskel, der sich mit dem Musculus transversus analis entwickelt und keine direkte Verbindung mit dem Skelett hat. Beide sind quergestreift und werden aus dem Plexus pudendus versorgt.

2m) Die Unterschiede der Geschlechter. In der Regel ist das Männchen prächtiger gefärbt als das Weibchen (Phasianidae, Tetraonidae), auch sonst sind beide Geschlechter nicht selten ganz verschieden gefärbt, ohne daß man das eine als das prächtigere bezeichnen könnte (Chasmorhynchus, Eclectus u. a.), doch kommt auch gleiche oder fast gleiche Färbung sehr häufig (viele Passeres, Columbidae, Tinamiformes u. a.) vor, bei einzelnen Arten (Turnix, Phalaropus) ist sogar das Männchen das unscheinbarer gefärbte und besorgt oft auch die Brutpflege. Häufig sind die Männchen durch besondere Anhängsel am Schnabel und anderen Körperteilen, die teilweise zur Paarungszeit anschwellen (Meleagris, Ceriornis, Chasmorhynchus tricarunculatus, Gallicrex u. a.), durch Schmuckfedern am Flügel und am Schwanze, sowie Federhauben und Federkragen ausgezeichnet (Paradiseidae, Pavo, Lampronessa galericulata, Oxypogon lindeni, Lophornis, Ocreatus, Loddigesia mirabilis und andere Trochilidae, Machetes pugnax), die häufig ebenso wie die Prachtfärbung (Anatidae, Alcidae, Emberiza schoeniclus u. a.) nur während der Begattungszeit zur Ausbildung kommen. Auch Sporen, doppelte und einfache, tragen die Männchen, besonders der Hühnerarten. Ferner schwanken die Größenverhältnisse zwischen Weibchen und Männchen. Während bei vielen Vögeln die Männchen und die Weibchen gleich groß sind, ist bei anderen die Größe des Männchens bedeutender (Tetrao urogallus, Biziura, Cinclorhamphus, Otis tarda), bei wieder anderen, z. B. vielen Raubvögeln, aber ist das Weibchen bedeutend größer als das Männchen (Accipiter nisus). Bei manchen Vögeln ist der Schnabel nach den Geschlechtern verschieden gebildet (Heteralocha acutirostris, Eustephanus, Grypus), Resultat der verschiedenen Lebensweise. Auch die Stimmorgane sind bei vielen Vögeln geschlechtlich verschieden (Otis tarda, Tetrao cupido) und dementsprechend auch die Stimme. Der Gesang ist im allgemeinen nur den Männchen eigen.

2n) Die Geschlechtsprodukte. Die Samenkörper (Spermatozoen s. Zoospermien) finden sich in zwei verschiedenen Formen. Die den Singvögeln eigentümliche zeichnet sich dadurch aus, daß der Kopf mehrere Spiralwindungen besitzt, deren Zahl bei den einzelnen Arten verschieden ist, ebenso wie die Länge der Geißel. Die zweite Form, die die übrigen Vögel besitzen sollen, hat einen langgestreckten, schmalen, drehrunden Kopf und eine kurze Geißel. Die erste Form ist verhältnismäßig groß, die zweite sehr klein. Bei Tadorna, Larus ridibundus und Meleagris wurden vereinzelte Spermatozoen gefunden, die wesentlich größer (bei Larus bis 50 bis 80 mal so groß als die gewöhnlichen) waren. Die Maße wechseln zwischen 0,023 und 0,259 (Corvus frugilegus und Fringilla coelebs). Das Ei in seiner fertigen Gestalt besteht aus der runden gelben oder gelbroten Dotterkugel, dem Eiweiß, der Schalenhaut und der Eischale (Fig. 17). Am Dotter unterscheiden wir den Bildungsdotter, aus dem sich der Embryo aufbaut, und den Nahrungsdotter. Der letztere ist bei weitem der größte Teil der Dotterkugel. Der Bildungsdotter stellt nur eine kleine, rundliche, weiße Scheibe dar, die Keimschicht (Discus proligerus), auch als Narbe oder Hahnentritt (Cicatricula) bekannt. In ihr liegt das Keimbläschen mit dem Keimfleck. Den Nahrungsdotter unterscheidet man als weißen und gelben Dotter. Der weiße Dotter ist flüssiger, liegt innerhalb des gelben Dotters, überzieht aber mit einer dünnen Schicht die ganze Peripherie der Dotterkugel. Er zieht sich außerdem in dünnen konzentrischen Lamellen zwischen die gelbe Dottermasse und bildet unterhalb der Keimschicht gewissermaßen ein Bett für diese (Panderscher Kern). Der Zapfen, den er in der Mitte der Dotterkugel bildet,

heißt Purkinjesche Höhle (Latebra). Der gelbe Dotter ist aus größeren, zarteren Kügelchen mit stark lichtbrechenden Körperchen im Innern zusammengesetzt.

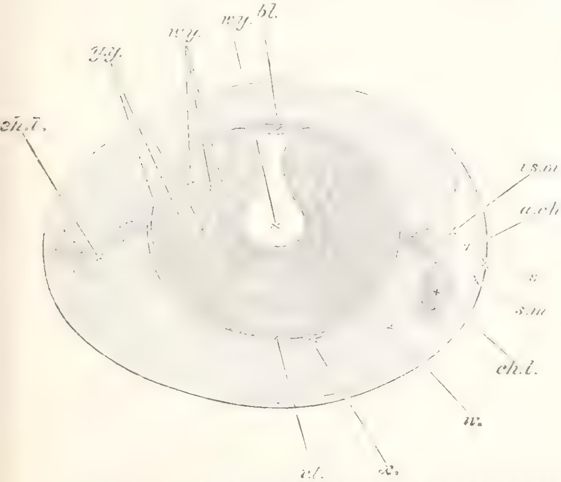


Fig. 17. Schematischer Längsschnitt durch ein unbebrütetes Hühnerei. b.l. Keimscheibe. w.y. weißer Dotter; derselbe besteht aus einer zentralen, flaschenförmigen Masse und einer Anzahl konzentrisch den gelben Dotter y.y. umgebender Schichten. v.t. Dotterhaut. x. etwas flüssige Eiweißschicht. w. Eiweiß. ch.l. Chalazen. a.c.h. Luftkammer am stumpfen Ende des Eies. i.s.m. innere, s.m. äußere Schicht der Schalenhaut. s Schale.
Nach Allen Thomson-Balfour. Aus Claus.

Das Eiweiß (Albumen) besteht chemisch aus einer Mischung von Proteinsubstanzen mit Fetten, Extraktivstoffen und Salzen und ist um den Dotter in abwechselnden konzentrischen Schichten, die mehr oder weniger flüssig sind, angeordnet. Die innerste, den Dotter umgebende Schicht ist stets flüssig. Vom Dotter wird sie durch die Dotterhaut getrennt. Von der die flüssige Schicht umgebenden dichteren Schicht gehen nach den beiden Enden des Eies zwei aus zusammengedrehtem, dichterem Eiweiß bestehende gewundene Schnüre, die mit ihren freien Enden nicht ganz bis zur äußersten Schicht reichen, die Hagelschnüre (Chalazae). Um das Eiweiß legt sich eine farblose, durchsichtige Hülle, die aus zwei im allgemeinen innig verbundenen Lamellen besteht, die nur am stumpfen Pole des Eies auseinanderweichen und die Luftkammer bilden, die Schalenhaut, wahrscheinlich ein Produkt der im Isthmus befindlichen Drüsen. Die Eischale besteht aus kohlensaurem Kalk und Spuren von Eisen, sowie geringen Massen organischer Substanz. Die innerste Schicht hat rundliche Erhebungen, die mit ihren stumpfen Spitzen in die Schalenhaut eingesenkt sind (Mammillenschicht). Die äußere Schicht behält nach Behandlung mit Salzsäure die organische Substanz in Form eines weiten Maschenwerks zurück. Bei vielen Eiern kann man noch eine strukturlose elastische Membran, das Oberhäutchen, erkennen, das sich entweder in die die ganze Eischale durchsetzenden Poren hineinsenkt oder über sie hinweggeht. Die Porenkanäle sind im allgemeinen einfache Röhrchen, bei den Ratiten mit Ausnahme von Apteryx sind sie verzweigt. Die Eifarben sind Gallenfarbstoffe. Wir müssen zwischen einfarbigen und gezeichneten Eiern unterscheiden. Die einfarbigen Eier sind meist weiß oder hellblaugrün. Andere Farben (gelb, grün, blau, rot, braun, rußschwarz) sind weit seltener. Bei den gezeichneten Eiern ist weiß die häufigste Grundfarbe. Außer ihm finden sich nur noch blaugrün, Cremefarbe, grau, rosa und rötlichgelb als Grundfarbe. Die Zeichnung kann aus Punkten, runden Flecken, unregelmäßigen Flecken, Wischen, Wolken, Wurmlinien oder Haarlinien bestehen. Ihre Farbe ist am häufigsten rot, rotbraun bis rotschwarz, außerdem kommen aber auch noch grau, grauviolett und tiefschwarz vor. Die Zeichnung ist auch sehr verschieden in der Häufigkeit. Manche Arten zeigen nur Spuren, andere sind vollständig mit Wolkenzeichnung bedeckt, so daß die Grundfarbe dadurch fast ganz verschwindet. Häufig zeigen einzelne Eier eine bestimmte Anordnung ihrer Zeichnung, z. B. eine spiralige, oder eine Anordnung in der Längsrichtung, nicht selten auch eine kranzartige Häufung gegen das stumpfe Ende hin. Nicht selten besitzen die Eier eine gewisse Schutzfärbung. Sie sind der Umgebung besonders angepaßt bei den im Sande und auf Muschelfeldern nistenden Vögeln. Die Höhlenbrüter bedürfen dieser Schutzfärbung nicht, deshalb sind ihre Eier in den meisten Fällen einfarbig, weiß oder blau, höchstens mit roten Flecken. Das Korn und der Glanz der Eier sind sehr verschieden und dienen als wichtige Kennzeichen zur Unterscheidung. Die Dicke der Eischale ist durchschnittlich bei größeren Eiern stärker als bei kleineren, doch wechselt auch bei gleich großen Eiern verschiedener Arten die Stärke der Schale und mithin ihr Gewicht sehr bedeutend. Die Schale der Eier der Höhlenbrüter ist im allgemeinen dünner als der Offenbrüter, besonders der auf dem Boden brütenden Arten. Die Eier des Kuckucks sind stets schwerer als die der gleich große Eier legenden Pflegeeltern. Die Größe der Vögel gibt keinen Maßstab ab für die Größe der Eier. In dieser Hinsicht bildet der Kuckuck wiederum ein Beispiel, der verhältnismäßig sehr kleine Eier

legt. Hinsichtlich der Form der Eier kann man sechs Haupttypen unterscheiden, kugelige, ovale, eiförmige, zylindrische oder walzenförmige, elliptische und kreisel- oder birnenförmige. Durch krankhafte Störungen im Bereiche der weiblichen Geschlechtsorgane können Abnormitäten vorkommen, vor allem abnorme Größe (Rieseneier) und abnorme Kleinheit (Spur- oder Spuleier). Auch in der Färbung können Regelwidrigkeiten vorkommen, besonders in der Tendenz ihre Grundfarbe in Blau (Cyanismus), Rot (Erythrismus) und in Schwarz (Melanismus) abzuändern. Nicht zu verwechseln mit diesen Farbenabänderungen sind solche Färbungen, die erst am fertigen Ei durch äußere Einflüsse hervorgerufen werden, z. B. die Schwarzfärbung der Tauchereier durch faulende Neststoffe.

Die Zahl der Eier eines Gelegs ist ebenso großen Schwankungen unterworfen wie die Form und Farbe der Eier. Sie bewegt sich zwischen 1 und 20. Je kleiner die Zahl der Eier eines Gelegs, desto geringer sind die Schwankungen ihrer Zahl, je größer, desto größer auch die Schwankungen. Ein Ei legen die Schlangenadler, die Sturmvögel, Albatrosse, Tölpel, Lummen, Alken, zwei Eier die Nachtschwalben, Tauben, der Triel, der Kranich, die Großtrappen, Seetaucher, Raubmöwen und Gryllteisten. Vier Eier ist die Normalzahl bei schnepfenartigen Vögeln, bei den Hühnervögeln steigt die Zahl der Eier eines Gelegs bis 22. Die Lage der Eier im Nest ist immer so, daß sie möglichst wenig Raum einnehmen, insbesondere liegen die Eier der schnepfenartigen Vögel mit dem spitzen Ende nach innen in Kreuzform.

3. Embryologie. Die Furchung der telocithalen Eier ist eine partielle discoidale. Sie erreicht an der Peripherie der linsenförmigen Keimscheibe ihr Ende etwas später als in der Mitte. Schon vorher entsteht eine Blastula. Das abgelegte Ei befindet sich am Ende des Blastulastadiums. Die Gastrulation, die beim Vogelei als Einstülpungsvorgang aufzufassen ist, erfolgt erst unter dem Einflusse der Bebrütung. An sie schließt sich unmittelbar die Bildung des mittleren Keimblatts an. Der Embryo geht allein aus der Area pellucida hervor. Die aus der Area opaca hervorgehenden Gebilde sind früher oder später zugrunde gehende Anhänge. Anfangs nimmt das Blastoderm nur einen beschränkten Teil der Oberfläche des Eies ein, dehnt sich allmählich immer mehr über die Dotterkugel aus und umschließt sie schließlich vollständig. Die ganze Dottermasse ist dann im Dottersack eingeschlossen. Von Embryonalhüllen sind Amnion und Allantois vorhanden. Die letztere bildet mit ihrem Stiele die Anlage der Harnblase, die sich aber wieder zurückbildet. Auf der Schnabelspitze des reifen Embryos findet sich ein spitzes Höckerchen, der von Yarrell zuerst erwähnte Eizahn. Er besteht aus Kalksalzen und dient zum Durchbohren der Kalkschale. Einige Tage nach dem Ausschlüpfen fällt er ab. Dem Eizahn der Reptilien ist er nur physiologisch vergleichbar. Die Dauer der Bebrütung, und der Zustand, in dem der junge Vogel aus dem Ei schlüpft, sind sehr verschieden. Die kürzeste Entwickelungszeit (10 Tage) hat Zosterops caerulescens, bei den großen Ratiten beträgt sie 8 bis 9 Wochen. Dazwischen liegt die Brutdauer der übrigen Vögel. Ein Teil der Vögel verläßt das Ei in so weit ausgebildetem Zustande, daß die Jungen das Nest sofort verlassen können (Autophagae oder Cursores, Nestflüchter), ein anderer Teil ist bei der Geburt noch ganz hilflos (Nesthocker, Paedotrophae oder Insessores). Diese Unterscheidung ist aber durchaus nicht stichhaltig, sondern es gibt Uebergänge von einer zur anderen Gruppe, auch bei der von Gadow vorgenommenen Teilung in niedere und höhere Nesthocker.

4. Biologie. Die Vögel sind die einzige Wirbeltiergruppe, die nur mit den hinteren Gliedmaßen auftritt, während die vorderen zu Flugwerkzeugen umgewandelt sind. Ihre Körperhaltung im Stehen, Gehen und Laufen nähert sich daher mehr oder weniger der aufrechten. Im Ruhezustande stehen die Vögel entweder oder sie liegen. Bisweilen wird zum Stehen nur ein Bein benutzt. Beim Sitzen werden die Beine ganz oder fast ganz eingezogen. Ein wirkliches Sitzen kommt nur bei wenigen Vögeln vor. Der Gang ist kriechend, schreitend, hüpfend oder kletternd. Die meisten Vögel treten nur mit den Zehen auf, sehr wenige auch mit der Hinterfläche des Laufes.

Der Flug ist fast allen Vögeln eigen. Nur wenige Arten (Struthionidae, Spheniscidae, einige Alcidae, Ocydromus usw.) können nicht fliegen. Nur die Vögel können unter sämtlichen Wirbeltieren wirklich fliegen. Manche Vögel haben einen schweren, manche einen leichten Flug. Das Auffliegen geschieht sehr verschiedenartig. Manche heben sich mit einem Sprunge in die Luft, andere machen mehrere Sprünge oder einen kurzen Anlauf auf der Erde oder auf dem Wasserspiegel, wieder andere müssen sich sogar von einem erhabenen Standpunkt herabfallen lassen, weil sie sich von der flachen Erde nicht erheben können. Beim Fluge nimmt der Rumpf mit dem Hals und den nach hinten ausgestreckten Füßen eine wagerechte Haltung an, und die ausgebreiteten Flügel schlagen auf und nieder und schieben so den Körper vorwärts. Der Schwanz dient dabei einerseits als Vergrößerung der Tragfläche nach hinten, andererseits zur Unterstützung beim Ausführen jäher Wendungen, während das eigentliche Steuern sowohl in vertikaler wie in horizontaler Richtung nach Milla in der Hauptsache durch die Flügel ausgeführt wird. Das Aufsteigen in höhere Regionen geschieht bei kleineren

Vögeln nahezu senkrecht, bei größeren in schiefer Richtung, bisweilen auch in Schnecken- oder Schraubenlinien. Manche Vögel stürzen sich dann in fast senkrechter Richtung aus der Höhe wieder auf die Erde herab. Besondere Arten des Fluges sind das Kreisen, das Rütteln, der Schwebeflug, der Segelflug und der Gleitflug. Beim Niedersetzen lassen sich manche Vögel sanft nieder, andere laufen noch einige Schritte auf dem Erdboden oder gleiten noch eine Strecke auf dem Wasserspiegel hin. Wieder andere benutzen den Schwanz als Bremsvorrichtung. Die Geschwindigkeit des Flugs ist ziemlich bedeutend. Eine Taube kann eine Strecke von 37,5 bis 45 km, eine Krähe eine solche von 22 km in der Stunde zurücklegen. Die größte Geschwindigkeit, die auf Grund sicherer Versuche für die Hausschwalbe festgestellt ist, betrug 300 km in der Stunde. Brieftauben haben im Mittel 66 bis 69 km, bei sehr günstiger Witterung 96 bis 117 km zurückgelegt. Thienemann stellte die Fluggeschwindigkeit der durchziehenden Vögel (Journ. f. Ornith. 1910 S. 531) bei der Nebelkrähe auf 13,9 m in der Sekunde, 834 in der Minute und 50,040 km in der Stunde fest. Bei der Saatkrähe betrugen die entsprechenden Zahlen 14,5, 870, 52,2; bei der Dohle 17,1, 1026 und 61,560; beim Star 20,6, 1236, 74,160; beim Sperber 11,5, 690, 41,4; beim Buchfinken 14,6, 876, 52,560; bei der Mantelmöve 13,9, 834, 50,040. Die Dauer des Fluges ist bei den verschiedenen Arten ganz verschieden. Manche können nur kurze Strecken fliegen und müssen öfter ausruhen, andere fliegen den ganzen Tag lang ununterbrochen weiter (Cypselus).

Das Schwimmen ist fast allen Vögeln eigen, wenn auch die meisten Landvögel mehr vom Wasser ohne eigentliche Schwimmbewegung getragen werden. Der Vogel ist leichter als das Wasser und schwimmt schon deshalb. Das Gefieder der Wasservögel wird aber auch noch, um gegen das Naßwerden geschützt zu sein, mit einer öligen Flüssigkeit, der Absonderung der Bürzeldrüse, überzogen. Beim Schwimmen hat der Vogel den Körper flach auf der Oberfläche des Wassers liegen oder Brust und Bauch sind mehr oder weniger in das Wasser eingesenkt, so daß bisweilen nur der Kopf, ja sogar nur Schnabel und Auge, häufiger Kopf, Hals und Rücken über die Wasserfläche hervorragen. Die Beine liegen beim Schwimmen weit nach hinten und werden als Ruder benutzt. Die Ruderbewegung wird so ausgeführt, daß die Zehen, mit der Mittelzehe nach vorn, dicht zusammengelegt und in dieser Stellung nach vorn und oben bewegt werden, worauf sie unter möglichster Ausspreizung der Zehen wieder nach hinten und unten gedrückt werden. In der Regel werden die Füße abwechselnd bewegt, nur bei sehr eiligem Schwimmen beide gleichzeitig. Die Schnelligkeit des Schwimmens ist naturgemäß sehr verschieden. Viele Vögel vermögen auch vollständig unter das Wasser zu tauchen oder unter ihm zu schwimmen. Dabei verwenden einzelne Vogelarten (Spheniscidae) die Flügel zum rudern, während andere mit angelegten Flügeln nur durch die Füße sich fortbewegen (Colymbidae, Podicipidae, Fuligulinae). Das Tauchen von Cinclus, der unter der Oberfläche des Wassers hinläuft, und das Stoßtauchen der Alcediniden, Lariden, Sterniden usw., sowie von Pandion, gehört nicht zum eigentlichen Tauchen. Einzelne Vogelarten (Anatiden) haben auch die Eigenschaft zu gründeln, d. h. Kopf, Hals und Rumpf in eine senkrechte Linie zu stellen, den Kopf nach unten und den Schwanz nach oben, und dabei mit dem Schnabel unterhalb des Wassers Nahrung zu suchen. Die Zeit, die die Vögel tauchen können, ist sehr verschieden. So ist beim Eistaucher eine Zeit von 6 bis 7 Minuten, bei der Eiderente 9 Minuten festgestellt worden. Die Tiefe, bis zu der diese tauchen, beträgt nach Holböll 120 m.

Von den Sinnen scheint der Gesichtssinn am vorzüglichsten zu sein. Einzelne Vögel sehen in der Dämmerung besser als am Tage. Auch das Gehör ist außerordentlich fein, besonders bei den Eulen. Dagegen ist der Geruchssinn jedenfalls weit weniger gut entwickelt, sein Vorhandensein wird von einzelnen sogar geleugnet. Der Geschmack ist jedenfalls am geringsten entwickelt, wenn er auch nicht vollständig fehlt. Gedächtnis und Ueberlegung besitzen die Vögel in sehr verschiedenem Maße. Ein Teil ihrer offenbar zweckmäßigen Handlungen wird allerdings nicht auf Ueberlegung und Seelentätigkeit zurückzuführen sein, sondern auf reflektorischem Wege zustande kommen. Auch die Temperamente der Vögel sind sehr verschieden. Der Schlaf ist meistens kurz und leise. Viele schlafen während des Tages, die meisten während der Nacht. Manche Vögel schlafen auf einem Bein stehend, andere in niedergekauerter Haltung, die Fledermauspapageien (Coryllis galgulus) hängen sich zum Schlaf sogar an den Füßen mit dem Kopf nach unten auf. Einzelne Schwimmvögel schlafen auf dem Wasser schwimmend und wissen sich, den Kopf unter den Rückenfedern, so auf einer Stelle zu halten, daß sie durch den Wind und die Wellen weder dem Ufer zu, noch von ihm abgetrieben werden.

Alle Vögel haben eine Stimme. Deutlich lassen sich eine Lockstimme, ein Warnungsruf und ein Gesang unterscheiden. Die Lockstimme besteht aus einem oder wenigen Tönen, die von den Warnungsrufen, den Ausdrücken der Furcht, der Angst und des Schreckens, meist sehr verschieden sind. Wenn auch die Töne bisweilen dieselben sind, ist doch die Tonfärbung und die Schnelligkeit der Folge der einzelnen Töne wesentlich anders. Unter dem Gesange der Vögel verstehen wir eine melodische Aufeinanderfolge von Tönen, die fast immer Ausdruck der Liebe oder des Wohlbehagens sind. Er wird im allgemeinen nur in der Fortpflanzungszeit gehört. Einige Vogelarten, wie der Zaunkönig, der Wasserstar, das Rotkehlchen, singen auch mitten im Winter. Ob es sich beim Gesang lediglich um einen geschlechtlichen Paarungsruf oder um den Ausdruck des Selbstgefühls oder Kraftbewußtseins gegenüber Mitbewerbern um Weibchen, Futter und Wohnung, oder um einen Brunst- und Kampfruf handelt, das mag dahingestellt bleiben. Jedenfalls ist er in der Regel nur den Männchen eigen, nur selten kommt er auch einigen Weibchen zu. Die meisten Vögel lassen den Gesang am schönsten und anhaltendsten bei Tagesanbruch hören, viele singen aber auch noch am Abend. Nicht alle Vögel singen. Besonders die Schwimm- und Raubvögel haben keinen eigentlichen Gesang.

Haufen verwesenden Laubes und anderer mit Erde vermischter Pflanzenteile ein (Megapodiidae). Uebergänge von der einen zur anderen Gruppe kommen häufig vor, auch kann man manchen Vogel mehreren Gruppen zuzählen. Viele Vögel legen auch ihre Nester in den Wänden größerer Nester, z. B. der Nester von Krähen, Störchen und Raubvögeln an, wie z. B. die Sperlinge, die ja auch die Nester anderer Vögel gern in Besitz nehmen. Verlassene Raubvögelhorste werden von Krähen und umgekehrt Krähenhorste von Raubvögeln in Besitz genommen oder doch als Unterlage für neue Horste benutzt. Einzelne Vögel bauen gemeinschaftliche Nester. Andere legen in einem gemeinschaftlichen Hauptbau besondere Kammern für einzelne Familien an. Die Brutschmarotzer bauen überhaupt kein Nest, sondern legen ihre Eier in die Nester anderer Vögel, denen sie dann die Brutpflege überlassen. Viele Vögel bauen neben dem Brutnest noch ein Spielnest (Troglodytes). Erwähnt seien auch die laubenartigen, mit Muscheln, Korallen und ähnlichem umgebenen Spielnester der Laubenvögel (Tectonarchinae).

Die Entwickelung und Ausbrütung der Eier geschieht bekanntermaßen erst außerhalb des Mutterleibes durch die Brutwärme, doch kommt es auch vor, daß die Bebrütung nicht durch die Mutter, sondern durch andere Wärmequellen erfolgt, z. B. bei den Megapodiidae durch die Wärme, die bei der Verwesung der faulenden Pflanzenstoffe entsteht, in die die Eier eingebettet sind, und bei den Straußen durch die Sonne und die Wärme des Sandes, auf dem die Eier liegen. Im allgemeinen ist das Weibchen derjenige Teil der Ehegatten, der dem Brüten obliegt, doch gibt es auch viele Vögel, wo das Männchen das Weibchen ablöst, besonders bei solchen Vögeln, bei denen das Männchen nicht durch eine auffallende Färbung und Zeichnung vom Weibchen unterschieden ist. Ja, es kommen sogar Fälle vor, bei denen das Männchen ganz allein das Brutgeschäft besorgt, z. B. bei den Turnicidae. Im allgemeinen sind die Vögel beim Brüten anfänglich scheu, verlassen das Nest bei jeder Störung, stürzen sich aus dem Nest und flattern an der Erde hin, wobei sie sich flügellahm stellen, um erst dann schnell zu entfliehen, wenn sie den Feind weit genug vom Nest weggelockt haben. Erdbrüter laufen schon bei Annäherung eines Feindes geduckt vom Neste und fliegen erst auf, wenn sie nach ihrer Ansicht genügend weit vom Nest entfernt sind. Gewöhnlich kehren sie aber schließlich wieder zum Neste zurück. Bei häufiger Störung verlassen die meisten Vögel schließlich das Nest, besonders zu Anfang der Brutdauer, später sind sie bisweilen so eifrig, daß sie sich, ohne vom Nest zu gehen, verteidigen oder sogar vom Nest wegnehmen lassen. Manche Vögel bedecken, wenn sie das Nest ohne Störung verlassen, ihre Eier vorher mit einem Teile des Nestmaterials. Die Ernährung der jungen Nesthocker wird von beiden Alten besorgt, bisweilen mit außerordentlicher Selbstlosigkeit und Unerschrockenheit. Von den Nesthockern verlassen durchweg nicht alle Geschwister auf einmal das Nest, einzelne bleiben vielmehr häufig in ihm zurück, so daß den Eltern die Arbeit des Fütterns noch mehr erschwert wird. Die Höhlenbrüter finden oft die Schnäbel ihrer Jungen in der dunklen Höhle dadurch besser, daß diese an den Schnäbeln besondere Warzen besitzen, die das geringe einfallende Licht in konzentriertem Maße zurückwerfen und dadurch leuchten. Die Nestflüchter gehen in der Regel nur wenige Tage zum Nest zurück, um dort auszuruhen, suchen sich vielmehr in Gras und Schilf besondere Ruheplätze. Nestflüchter, die hoch auf Bäumen brüten, werden von den Eltern herabgetragen oder sie springen herab. Bei den Nestflüchtern liegt die Erziehung der Jungen im allgemeinen in der Hauptsache der Mutter ob, während sich der Vater meist sehr wenig darum kümmert. Die Fütterung der Jungen erfolgt naturgemäß ganz verschiedenartig. Raubvögel tragen den Jungen die Speise zu, zerstückeln sie und legen sie ihnen dann zum Verschlingen vor. Krähen bringen die Beute in der Kehle und stecken sie mit dem Schnabel in den der Jungen. Insekten- und würmerfressende Vögel bringen das Futter im Schnabel herbei, zerstückeln es nötigenfalls und stecken es den Jungen in den Schnabel. Körnerfresser lassen die Körner im Kropfe aufquellen und stecken sie den Jungen erweicht in den Schnabel. Die Exkremente werden von den Alten mit dem Schnabel fortgetragen, wenn sie nicht von den jungen Vögeln unter Erhebung des Steißes nach oben und außen über den Nestrand hinweggespritzt werden. Nestflüchter unterweisen die Jungen sofort in der Nahrungsaufnahme, indem sie ihnen die Speisen vorlegen. Die meisten Vögel brüten nur einmal im Jahre. Nur wenn ihnen die Eier weggenommen oder zerstört werden, machen sie noch eine zweite Brut. Viele machen aber auch mehr Bruten, sogar bis vier in einem Jahre. Bastarde kommen bei den Vögeln ziemlich häufig vor, besonders bei den Anatidae und Gallidae, aber auch bei den Fringillidae, Paridae, Turdidae, Laniidae, Motacillidae, Hirundinidae, Muscicapidae, Falconidae, Columbidae und Laridae sind sie beobachtet worden. Verschiedentlich ist auch die Fruchtbarkeit und Fortpflanzungsfähigkeit dieser Bastarde festgestellt worden. Im allgemeinen erlangen die Vögel schon im ersten Jahre ihre Fortpflanzungsfähigkeit, doch ist auch bei verschiedenen Arten festgestellt worden, daß sie mehrere Jahre brauchen, bis sie fortpflanzungsfähig werden.

Im allgemeinen dürften die größeren Arten ein höheres Alter erreichen als die kleineren, doch ist dies selbstverständlich nicht als Regel aufzufassen. Für Singvögel scheint das höchste bis jetzt beobachtete Alter 28 Jahre zu sein. Nur über den Kolkraben existieren Angaben von 50 und 69 Jahren. Beim Uhu ist ein Alter von 53 und 68 Jahren festgestellt, beim weißköpfigen Geier 118, beim Aasgeier 101, beim Goldadler 104 Jahre. Ein Kondor wurde 53 Jahre alt, ein Kaiseradler 56, ein Kranich 40, ein Fischreiher 60, ein stummer Schwan 102, Hausgänse 80, Silbermöwen 44, Turteltauben 40, ein Gaukler 55 Jahre.

5. Systematik und Phylogenie. Seit den Zeiten Linnés sind die verschiedensten künstlichen und natürlichen Systeme zur Einteilung der Vögel aufgestellt worden. Sie werden gekennzeichnet durch die Namen

Linné, Illiger, Merrem, L'Herminier, Nitzsch, Müller-Cabanis, Huxley, Garrod, Sclater, Newton, Fürbringer, Gadow. Während die Mehrzahl der von Darwin-Huxley beeinflußten Forscher ihr System einseitig auf einzelne oder einige anatomische Merkmale aufbauten, hat Fürbringer das Verdienst, als erster praktisch und vollständig ein System durchgeführt zu haben, das sich gleichmäßig auf die gesamten inneren und äußeren Merkmale, die Entwickelung, die Lebensweise, Verbreitung usw. gründet. Auf gleicher Grundlage baut sich auch das von Gadow aufgestellte System auf, wenn es auch noch manche ungelöste Punkte enthält.

Gadow teilt die Klasse Vögel in zwei Unterklassen Archaeornithes (Archaeopteryx, fossil, Metacarpalia I, II, III und die drei Finger getrennt, jeder Finger mit einer Kralle, Kiefer mit konischen Zähnen, Wirbel bikonkav, Schwanzwirbel zahlreich mit paarig aufeinander folgenden Steuerfedern) und Neornithes (Metacarpalknochen miteinander verwachsen, zweiter Finger der längste, dritter mehr oder weniger rückgebildet, dem zweiten dicht angelagert, Schwanzwirbel nicht mehr als 13, die letzten 5 oder 6 meist zu einem Pygostyl verwachsen). Die Neornithes zerfallen in drei Gruppen: Neornithes Ratitae (fluglose Landvögel ohne Brustkiel, mit Quadratbeinen mit einfachem oberen Gelenkhöcker, mit Coracoid, das mit der Scapula unter Bildung eines stumpfen Winkels verwachsen ist, normal ohne Pygostyl, ohne Federraine und mit zusammengesetzten Schnabelscheiden), Neornithes Odontolcae (marine fluglose Vögel ohne Brustkiel, mit in Rinnen stehenden Zähnen [Kreidezeit], Hesperornis und Enaliornis) und Neornithes Carinatae (Vögel mit Brustbeinkiel). Die Neornithes Ratitae ihrerseits zerfallen in die Ordnungen Ratitae und Stereornithes (Brotornis, Stereornis, Patagornis, Mesembryornis, Phororhacos [alles noch sehr problematisch], Remiornis, Dasornis, Gastornis, sämtlich aus dem Tertiär).

Von Ratiten ist die

1. Familie: Struthionidae, zweizehig mit verkürzten Endphalangen und dicken stumpfen Nägeln, Symphysis pubis, vollständigem Procoracoid, ohne Clavicula und Syrinx. Eine Gattung Struthio mit drei bis vier Arten in Afrika, Arabien und Mesopotamien, einige fossil.

2. Familie: Rheidae. Becken mit Foramen ischiadicum und sehr langer Symphysis ischiadica, die Maxillo-palatina groß gefenstert und berühren den Vomer nicht, Palatina kurz, mit dem Vomer artikulierend, der Procoracoidfortsatz groß, die Claviculae fehlen, drei Zehen mit großen zehentragenden Endphalangen, Syrinx tracheobronchial. Gattung Rhea mit drei Arten in Südamerika, fossile Reste ebenda.

3. Familie: Casuariidae. Dreizehig, die Endphalangen mit großen Krallen, Flügel sehr rudimentär, alle Federn doppelt, Afterschaft ebenso groß wie der Hauptschaft, Maxillopalatina groß, mit Vomer und Prämaxillare verwachsen, Vomer groß, mit Palatina und Pterygoidea artikulierend, Procoracoidfortsatz klein, Claviculae rudimentär, Tibia ohne Knochenbrücke, Syrinx fehlend. Genus Casuarius mit 11 Arten in der australischen Region. Genus Dromaeus mit drei Arten in Neu-Holland.

4. Familie: Apterygidae. Vierzehig mit langen Krallen und langem schwachem Schnabel, großen Maxillo-palatina, die mit Vomer und Prämaxillare verwachsen sind, der Vomer mit Palatina und Pterygoidea verwachsen. Procoracoid rudimentär, Claviculae fehlend, Tibia mit Knochenbrücke, Afterschaft fehlend. Gattung Apteryx mit 5 nahe verwandten Arten in der neuseeländischen Region.

5. Familie: Dinornithidae. Aeußerst rückgebildetes Flügelskelett, vier- oder dreizehig, die Tibia mit Knochenbrücke, der Afterschaft meist so groß wie die andere Hälfte. Eine größere Anzahl erst vor kürzerer Zeit ausgerottete Arten auf Neu-Seeland.

6. Familie: Aepyornithidae. Vierzehig, Tibia ohne Knochenbrücke. Mehrere wohl erst in historischer Zeit ausgerottete Arten auf Madagaskar.

Die Carinaten zerfallen in die 4 Legionen der Colymbomorphae (Ordnungen: Ichthyornithes, Colymbiformes, Sphenisciformes, Procellariiformes), Pelargomorphae (Ordnungen: Ciconiiformes, Anseriformes, Falconiformes), Alectoromorphae, (Ordnungen: Tinamiformes, Galliformes, Gruiformes, Charadriiformes), Coraciomorphae, (Ordnungen: Cuculiformes, Coraciiformes, Passeriformes).

1. Ordnung: Ichthyornithes. Gutfliegende, carinate, bezahnte Vögel mit amphicölen Wirbeln. Mehrere Arten der Genera Ichthyornis und Apatornis aus der Kreide von Kansas.

2. Ordnung: Colymbiformes. Plantigrade Wasservögel mit ziemlich schwachem Flugvermögen. Die Hinterextremitäten weit nach hinten gerichtet, Schwanzfedern sehr kurz, vierte Zehe die längste, Hinterzehe kurz gelappt, Vorderzehen mit Schwimmhäuten oder gelappt, echte Nestflüchter.

1. Familie: Colymbidae. Bevorzugen die Meeresküsten, brüten aber an Binnenseen. Vorderzehen mit ganzen Schwimmhäuten, 11 Handschwingen, 14 bis 15 Halswirbel. Beide Carotiden vorhanden. Zwei grünlichbraune Eier. Vier Arten von periarktischer Verbreitung.

2. Familie: Podicipidae. Alle vier Zehen mit Schwimmlappen, 12 Handschwingen, 17 bis 21 Halswirbel. Nur linke Carotis vorhanden. Weiße Eier. Ungefähr 20 Arten von kosmopolitischer Verbreitung.

3. Ordnung: Sphenisciformes. Fluglose marine Nesthocker mit Vorderextremi-

täten, die in Ruderorgane umgewandelt sind.

Einzige Familie: Spheniscidae. Plantigrad, Knochen des Vorderarms und der Hand seitlich flach gedrückt. Mit Patella ulnaris und großem Carpale ulnare. Scapula distal sehr verbreitert. Keine Federraine. Schizognath. Mit 17 Arten in 6 Gattungen (Spheniscus, Eudyptula, Megadyptes, Pygoscelis, Catarrhactes, Aptenodytes), die sich an den Küsten des antarktischen Kontinents und der südlichen gemäßigten Zone verbreiten. Spheniscus mendiculus findet sich auf den Galapagosinseln.

4. Ordnung: Procellariiformes. Gutfliegende pelagische Nesthocker mit rudimentärer oder fehlender Hinterzehe.

Einzige Familie: Tubinares s. Procellariidae. Blindgeborene Nesthocker mit sehr großen Neossoptilen. Nasenlöcher nach oben gerückt, meist in paarige oder verschmolzene Röhren endend. Schizognath. Nur ein weißes Ei. Kosmopolitisch mit Ausnahme der Polarregionen. Ungefähr 90 Arten. Vier Unterfamilien: Diomedeinae, mit seitlich auf dem Schnabel liegenden Nasenröhren und mehr als 13 Armschwingen. 15 Arten. Gattung Diomedea mit 5 bis 6 Arten. Thalassogeron, Phoebetria. Oceanitinae mit dorsalen, der Länge nach verwachsenen Nasenröhren und höchstens 10 Armschwingen. Gattungen Oceanites, Hydrobates, Oceanodroma usw. Procellariinae mit dorsal gelegenen Nasenöffnungen, oft mit verlängerten und dann meist verwachsenen Röhren und mehr als 13 Armschwingen. Gattungen Puffinus, Macronectes, Fulmarus, Daption, Prion usw. Pelecanoidinae, tauchende kurzflügelige Arten mit den Merkmalen der Procellariidae. Pelecanoides mit 3 Arten in den antarktischen Meeren.

5. Ordnung: Ciconiiformes. Wasser- oder Sumpfvögel mit Schwimm- oder Watfüßen, mit einem aus echten Neossoptilen bestehenden Nestkleid, mit befiederter Bürzeldrüse, desmognath, mit vollständigem Vomer, ohne Basipterygoidfortsätze und ohne Spina interna sterni mit nur einem Paar sternotrachealer Muskeln. 1. Unterordnung: Steganopodes. Gutfliegende Nesthocker mit Ruderfüßen. 50 bis 60 lebende Arten in 6 Gattungen.

1. Familie: Phaethontidae. Tropisch. 15 Halswirbel. Großer Proc. procoracoideus, Nares perviae, geflecktes Ei. Genus Phaeton mit 6 Arten.

2. Familie: Sulidae. 18 Halswirbel. Nasenlöcher zugewachsen. Großer Proc. procoracoideus. Genus Sula mit 9 kosmopolitischen Arten, die aber in den kalten Zonen nicht vorkommen.

3. Familie: Phalacrocoridae. Aeußerste Vorderzehe die längste. Hinterzehe in gleicher Höhe eingelenkt. Steuerfedern ziemlich lang und gleich. Höhe des Laufes höchstens gleich der Länge der Innenzehe. 20 Halswirbel. Genus Phalacrocorax mit 36 kosmopolitischen Arten und Plotus mit 4 australischen, indomalaiischen, afrikanischen und mittel- und südamerikanischen Arten. Nannopterum harissi, 1897 auf den Galapagosinseln entdeckt, fast ausgestorben.

4. Familie: Fregatidae. 15 Halswirbel. Proc. procoracoideus klein. Schwimmhäute sehr zurücktretend. Genus Fregata mit 2 tropischen Arten.

5. Familie: Pelecanidae. 17 Halswirbel, kleiner Proc. procoracoideus. Ein weißes Ei. Genus Pelecanus mit 9 Arten, die kosmopolitisch mit Ausnahme der kalten Zone sind.

2. Unterordnung: Ardeae. Nesthockende, piscivore, desmognathe Watvögel mit kompliziertem Hypotarsus und langen Halsrainen.

1. Familie: Ardeidae. 19 oder 20 Halswirbel, 11 Handschwingen. Große dichte Puderdunenflecke, breiter dorsaler und ventraler Cervikalrain. Ungefähr 100 kosmopolitische Arten der Gattungen Ardea, Ardeola, Ardetta Botaurus, Nycticorax, der neotropischen Art Cancroma cochlearia und der äthiopischen Art Balaeniceps rex in den beiden Unterfamilien Ardeinae und Balaenicipitinae.

2. Familie: Scopidae. 16 Halswirbel. 10 Handschwingen, keine Puderdunen. Schnabel stark zusammengedrückt, mit kleinem Haken. Mittelkralle gezähnt. Einzige Art Scopus umbretta aus West-, Zentral- und Südafrika, sowie Südarabien.

3. Unterordnung: Ciconiae. Nesthockende carnivore, desmognathe Watvögel mit einfachem Hypotarsus und dicht befiedertem Halse, 17 Halswirbel, tiefe Humerocoracoidgrube, Syrinx ohne Muskeln, Zunge stark rückgebildet, Blinddärme funktionslos.

1. Familie: Ciconiidae. 11 bis 12 Handschwingen, 6 bis 7 Metacarpalschwingen. Pars ischiad. des Caudilioflexorius fehlt. Gattungen Ciconia in Europa, Afrika, Asien, Abdimia in Mittel- und Südafrika, Mycteria im tropischen Amerika, Indien, Australien, Leptoptilus in Afrika und Indo-Malaya, Anastomus in Afrika und Indien, Tantalus in Amerika, Afrika und Indo-Malaya, insgesamt 18 Arten.

2. Familie: Ibidae. Schnabel nicht zugespitzt. Fossa temporalis schwach, Occipitalfontanellen. Hinterrand des Sternums jederseits mit zwei Ausschnitten. Schenkelmuskeln vollständig. Zwei Unterfamilien: Ibidinae und Plataleinae mit 32 Arten. Gattung Ibis mit ungefähr 26 kosmopolitischen Arten mit Ausnahme der gemäßigten Zone. Gattung Platalea, kosmopolitisch, mit 6 Arten.

4. Unterordnung: Phoenicopteri. Sehr langhalsige und langbeinige desmognathe Nestflüchter, besonders gekennzeichnet durch den eigentümlichen Schnabel, die kurze oder fehlende Hinterzehe und die kurzen, durch ganze Schwimmhäute verbundenen Vorderzehen.

Einzige Familie: Phoenicopteridae. Genus Phoenicopterus mit 6 Arten in Afrika, Indien, dem tropischen Amerika.

6. Ordnung: Anseriformes. Desmognathe Nestflüchter mit 2 Paar sternotrachealen Muskeln und ausstülpbarem Penis (wie bei Rhea), Schnabel endigt in eine prämaxillare, einem dicken Fingernagel ähnliche Kuppe. Die Ränder des Ober- und

Unterschnabels mit zahnartigen Lamellen besetzt. Cöca funktionell.

1. Unterordnung: Palamedeae. Processus uncinati der Rippen fehlen, ebenso die Federraine. Die Processus basipterygoidei artikulieren mit der Mitte der Pterygoide. Hypotarsus einfach, nur mit breiter, flacher Furche. Hinterzehe lang.

Einzige Familie: Palamedeidae. Gattungen Palamedea und Chauna mit zusammen 3 südamerikanischen Arten.

2. Unterordnung: Anseres. Basipterygoidfortsätze artikulieren nahe den vorderen Enden der Pterygoide dicht neben den Palatina. Der Hypotarsus bildet 4 Leisten. Die Hinterzehe ist kurz und hoch angesetzt, die Vorderzehen sind außer bei Anseranas durch ganze Schwimmhäute verbunden. Ungefähr 150 Arten in allen Weltteilen.

Einzige Familie: Anseridae s. Anatidae. Cygnus mit 23 bis 25 Halswirbeln, Anser, Cereopsis, Anseranas, Plectopterus, Dendrocygna, Tadorna (bei diesen allen sind die Geschlechter gleich gefärbt), Anas, Aex, Fuligula, Somateria, Oidemia, Erismatura, Mergus (bei diesen das Männchen meist mit Prachtkleid). Die Familie wird in die Unterfamilien Merginae, Erismaturinae, Fuligulinae, Anatinae, Anserinae, Cereopsinae, Plectroepterinae, Cygninae geteilt.

7. Ordnung: Falconiformes. Desmognathe, nesthockende, carnivore Baum- oder Landvögel ohne funktionelle Blinddärme, mit hakig gekrümmtem Oberschnabel und deutlich abgesetzter, die Nasenlöcher enthaltender Wachshaut.

1. Unterordnung: Cathartae. Tagraubvögel der westlichen Erdhälfte mit Nares perviae, nackter Bürzeldrüse, Sternum mit 2 Paar Ausschnitten am Hinterrand. Syrinx ohne Muskeln.

Familie Cathartidae. Gattungen Cathartes und Catharistes mit 5 bis 6 Arten, Sarcorhamphus mit 2 Arten.

2. Unterordnung: Accipitres. Kosmopolitische Tagraubvögel mit Nares imperviae, befiederter Bürzeldrüse, Syrinx mit tracheobronchialen Muskeln.

1. Familie: Gypogeranidae. Lange, stelzenartige Füße und vollständige Basipterygoidfortsätze, Hinterrand des Sternums zugespitzt. Einzige Art und Gattung Gypogeranus secretarius, äthiopisch.

2. Familie: Vulturidae. Nackter Kopf und Oberhals. Ungefähr 15 Arten, die sich vom südlichen Zentraleuropa bis zum Kap der guten Hoffnung und von Portugal bis Hinterindien verbreiten. Gattungen Vultur, Gyps, Otogyps Neophron.

3. Familie: Falconidae. Ganz befiederter Hals und Kopf. 6 Unterfamilien mit mehr als 70 Gattungen und 350 Arten. Die Gypaetinae mit Gypaetus bewohnen die Hochgebirge von Europa, Afrika, Asien. Die Aquilinae mit den Gattungen Gypohierax, Aquila, Haliaetus, Helotarsus, Circaetus, Spizaetus, Uraetus, Thrasaetus usw. Die Buteoninae mit den Gattungen Buteo, Milvus, Pernis, Elanus, Elanoides usw. Die Accipitrinae mit den Gattungen Accipiter, Astur, Melierax, Jetinia usw. Die Polyborinae mit 15 Arten in Südamerika und Mittel- und Südafrika der Gattungen Polyborus, Milvago, Ibycter. Die Falconinae mit Falco, Cerchneis, Microhierax usw.

4. Familie: Pandionidae. Wendezehe. Fehlender Afterschaft, gekreuzte Coracoide, großer Hypotarsus mit einem großen Kanal. Gattung Pandion mit drei nordamerikanischen europäischen, australischen und asiatischen Arten.

8. Ordnung: Tinamiformes. Nestflüchtende Carinaten mit Incisura ischiadica und ohne Pygostyl. Die einzige Unterordnung Tinami mit der einzigen Familie Crypturidae enthält etwa 65 auf die neotropische Region beschränkte Arten der Gattungen Rhynchotus, Nothura, Eudromia, Calopezus, Nothoprocta, Nothocercus.

9. Ordnung: Galliformes. Schizognathe Land- oder Baumvögel mit freien Zehen. Hypotarsus mit einem oder mehreren Kanälen. Mit starker Spina sterni. Ohne Eindrücke von Supraorbitaldrüsen. Mit einfacher Rhamphotheca. Mit Nares imperviae. Darmlagerung mit plagiocölem Typus. 10 Handschwingen.

1. Unterordnung: Mesites. Echt schizognath, ohne Basipterygoidfortsätze, mit großer Spina interna, gänzlich reduzierter Furcula, 17 Halswirbeln und 16 Steuerfedern. Einzige auf Madagaskar beschränkte Gattung und Art Mesites variegatus.

2. Unterordnung: Hemipodii. Kleine, nestflüchtende Landvögel mit sehr kleinem oder fehlendem Hallux, schizognath, mit freiem großem Vomer, 14 oder 15 Halswirbeln; das Sternum mit einem Paar sehr tiefer Einschnitte; ohne Processus obliqui; mit großem Processus lateralis anterior, kurzer, aber nicht durchbrochener Spina communis. Tropische und wärmere gemäßigte Zonen der alten Welt. 22 Arten.

1. Familie: Turnicidae. Ohne Hallux, mit nur linker Carotis. Gattung Turnix mit ungefähr 20 Arten in Südeuropa, Afrika und Indien.

2. Familie: Pedionomidae. Mit kleinem Hallux, zwei Carotiden. Pedionomus torquatus in Australien.

3. Unterordnung: Galli. Schizognathe vierzehige, nestflüchtende Landvögel mit großer Spina communis und außer dem Processus lateralis posterior mit großem Processus obliquus sterni. Etwa 360 Arten.

1. Familie: Megapodiidae. Vollständig befiedert und flugfähig ausschlüpfende Junge; nackte Bürzeldrüse; Syrinx mit einem Paar tracheobronchialer Muskeln; meist nur die linke Carotis entwickelt. Hallux mit den drei Vorderzehen in gleicher Höhe eingelenkt. Processus lateralis anterior sterni stumpf, quer

gerichtet; Processus obliquus selbständig; Spina iliopubica sehr klein oder fehlend; Vomer deutlich verschmälert; Quadratbein deutlich mit doppeltem proximalem Gelenkhöcker; Afterschaft sehr klein. Austromalayisch. Die Eier werden durch Gärungswärme oder durch Sonnenwärme gezeitigt. Gattungen Megacephalum, Catheturus, Leipoa, Megapodius mit 28 Arten.

2. Familie: Cracidae. Bürzeldrüse befiedert, beide Carotiden vorhanden, Trachea häufig mit Verlängerungen, bei einzelnen inkomplette Desmognathie. Neotropisch mit Ausnahme der Antillen. Crax, Penelope, Ortalis, Oreophasis mit etwa 60 Arten.

3. Familie: Gallidae. Hallux höher als die Vorderzehen eingelenkt; Processus lateralis anterior sterni lang, vorwärts gerichtet; Processus obliquus zusammen mit dem Processus lateralis posterior entspringend; Spina iliopubica deutlich; Vomer sehr rückgebildet, oft gar nicht verknöchert; Quadratbein mit undeutlich doppeltem Gelenkhöcker; Afterschaft meist groß, nur bei Pavo sehr klein. Ungefähr 295 Arten. Von den Unterfamilien bewohnen die Meleagrinae mit Meleagris gallopavo das südliche Nordamerika und Zentralamerika, die Numidinae mit Numida Afrika und Madagaskar, die Tetraonidae mit Tetrao das paläarktische Gebiet, mit Ortyx hauptsächlich Zentral-, mit Odontophorus hauptsächlich Südamerika, mit zahlreichen Gattungen und Arten Nordamerika. Perdix, Francolinus, Coturnix in Europa, Afrika, Indien, Neuseeland. Die Phasianinae bewohnen mit Gallus (Gallus bankiva, die Stammart des Haushuhns), Phasianus und verwandten Gattungen Asien (Phasianus in Europa eingeführt), mit Pavo, Argus Borneo, Sumatra, Malakka.

4. Unterordnung: Opisthocomi. Neotropische, hühnerartige Baumvögel mit vier langen bekrallten Zehen; ohne Basipterygoidfortsätze; mit larger Spina externa; ohne Spina interna und mit eigentümlichem Brustkiel. Die Jungen stehen morphologisch und physiologisch zwischen Nesthockern und Nestflüchtern.

Familie: Opisthocomidae. Einzige Gattung und Art Opisthocomus cristatus in Guyana und Venezuela.

10. Ordnung: Gruiformes. Echte Sumpfvögel mit hinten abgestutzter Mandibula oder sehr kleinem Fortsatz, stets vorhandenem Vomer, schizognath, ohne Basipterygoidfortsätze, mit nicht verwachsenen Rückenwirbeln (Ausnahme Rhinochaetus), mit Sternum ohne Spina interna, mit getrennten Coracoiden, Tibia mit Knochenbrücke; Darmlagerung mit echt periorthocölem Grundtypus; mit funktionellen Coeca; mit echtem Kropf; mit Syrinx; mit tracheobronchialen Muskeln und einfach gebauten Neossoptilen.

1. Familie: Rallidae. Kosmopolitisch, mit etwa 200 Arten und vielen Gattungen. Rallus fast kosmopolitisch. Fulica. Gallinula nesiotis auf Tristan d'Acunha. Himantornis in Westafrika; Ocydromus und Eulabeornis austral-neuseeländisch, indomalayisch, Madagaskar, Polynesien. Habroptila. Notornis, Neuseeland, fluglos, kürzlich ausgestorben.

2. Familie: Gruidae. Kosmopolitisch mit Ausnahme der neuseeländischen Region und der pazifischen Inseln. Die Unterfamilie Gruinae — schizorhin, mit 19 oder 20 Halswirbeln, einem Paar Occipitalfontanellen, 11 Handschwingen, auf die Halswurzel beschränkten Seitenrainen — bewohnt in 19 Arten mit Grus das paläarktische Gebiet, aber auch die nearktische, indische, australische und äthiopische Region, mit Balearica in 3 Arten Afrika, mit Anthropoides die mittelländische, indische und südafrikanische Subregion. Die Unterfamilie Araminae mit nur 17 Halswirbeln, 7 echten Brustwirbeln, kleiner Spina externa sterni, Furcula ohne Hypocleidion, Seitenrainen, die sich bis über das untere Drittel des Halses erstrecken, bewohnen mit der Gattung Aramus in 2 Arten die brasilianische Subregion. Die Unterfamilie Psophiinae, mit 17 oder 18 Halswirbeln, holorhin, ohne Occipitalfontanellen, mit 10 Handschwingen, mit langen Halsseitenrainen, wohnt mit 7 Arten (Psophia crepitans) im tropischen Amerika.

3. Familie: Dicholophidae. Schnabel einem Raubvogelschnabel nicht unähnlich. Fuß sehr hoch, bis über die Ferse befiedert. Langläufig und kurzzehig. Brustbein mit hohem Kiel. Dicholophus cristatus in Brasilien und Paraguay, Dicholophus Burmeisteri in Argentinien.

4. Familie: Otididae. Dunen auf die Raine beschränkt; fehlende Bürzeldrüse; fehlende Hinterzehe; am Hinterrande des Sternums zwei kleine Ausschnitte; Andeutung einer kropfartigen Erweiterung des Oesophagus; sublingualer, pneumatischer Kehlsack. 32 Arten, davon eine in Australien, drei in Indien, vier bis fünf in der paläarktischen, die übrigen in der äthiopischen Region. Otis tarda durch das ganze gemäßigte Europa über Rußland bis Persien.

5. Familie: Rhinochaetidae. Nasenscheidewand vollständig; große, halb röhrenförmig gerollte Opercula der Nasenlöcher; Schopf am Hinterhaupte. Rhinochaetus jubatus in Neu-Kaledonien.

6. Familie: Eurypygidae. Ausgesprochene Nesthocker mit sehr kleinem Afterschaft, mit nackter Bürzeldrüse, schizorhin, mit 18 Halswirbeln, kleinem Procoracoid, sehr kleinen, kaum funktionellen Blinddärmen. Eurypygia major in Zentralamerika, Eurypygia helias im nördlichen Südamerika.

7. Familie: Heliornithidae. Zehen mit breiten Hautlappen und kurzen spitzen Nägeln; Halsseitenraine auf die Halswurzeln beschränkt; mit 18 Steuerfedern; holorhin mit Nares perviae; Darmlagerung mit periorthocölem Typus nebst Spirale; echte Nesthocker. 5 Arten. Heliornis fulica im tropischen Südamerika, Podica senegalensis in der äthiopischen Region und Podica personata in Hinterindien.

11. Ordnung: Charadriiformes. Vögel mit pinselförmigen Neossoptilen, 11 Handschwingen, schizognath, mit kurzen getrennten Spinae sterni, seitlich eingeschnittenem Metasternum mit kleiner innerer Incisur oder Fenestra, deutlichem,

meist großem Procoracoidfortsatz, U-förmiger Furcula, tiefer Humerocoracoidgrube, Processus ectepicondyloideus, verknöcherter Tibialbrücke und 2 Carotides profundae. Sie zerfallen in die beiden Verbände der Laro-Limicolae (Nestflüchter mit befiederter Bürzeldrüse, vollständigem Vomer, ohne Spina interna sterni, mit zum größten Teil solider Brustbeinplatte) und Pteroclo-Columbae (mit nackter oder fehlender Bürzeldrüse, rudimentärem Vomer, Nares imperviae und großem Kropf).

1. Unterordnung: Limicolae. Gutfliegende, nicht schwimmende, schizognathe Nestflüchter ohne Spina interna mit kompliziertem Hypotarsus. Kosmopolitisch.

1. Familie: Charadriidae. Pterygoidfortsätze und Occipitalfontanellen; meist vier sehr ungleichpolige, doppelt gefleckte Eier. Ungefähr 200 Arten von kosmopolitischer Verbreitung. Charadrius in allen Weltteilen, Anarhynchus frontalis mit rechts gedrehtem Schnabel und asymmetrischer Halsbandzeichnung in Neuseeland. Lobivanellus und Vanellus, oft mit scharfem Flügelsporn, ungefähr 25 Arten, die in der nearktischen Subregion fehlen. Strepsilas mit 3 Arten periarktisch. Himantopus und Recurvirostra, ungefähr 10 Arten, kosmopolitisch. Haematopus, 7 Arten, die der orientalischen Region fehlen. Ibidorhynchus struthersi in Zentralasien, Tringa mit ungefähr 30 kosmopolitischen Arten, die in der paläarktischen und nearktischen Region brüten. Eurhinorhynchus pygmaeus in Ostasien. Phalaropus, 3 paläarktische und nearktische Arten mit gelappten Zehen. Rhynchaea capensis in der äthiopischen Region, Madagaskar, Arabien bis Formosa, Australien, Südamerika. Scolopax mit 25 Arten, kosmopolitisch, die aber in der australischen und orientalischen Region nicht brüten. Numenius mit 10 paläarktischen und nearktischen Arten, 1 Art in Tahiti. Limosa mit 4 fast kosmopolitischen Arten, die in der paläarktischen und nearktischen Region brüten. Ereunetes mit 4 paläarktischen und nearktischen Arten. Phegornis mit 3 tropisch-pazifischen und südamerikanischen Arten.

2. Familie: Chionididae. Die Hornscheide bildet eine die beiden Nasengruben zum größten Teil überdeckende Hornschuppe, Eier ähnlich den von Himantopus. Einzige Gattung: Chionis mit 5 Arten. Chionis alba auf den Falklands-, Chionis minor auf den Kergueleninseln.

3. Familie: Glareolidae. Kurzer bis mittellanger Schnabel; vollständige Nasenscheidewand; lange Flügel und Schwanz; 14 Steuerfedern. 26 Arten in den beiden Unterfamilien Glareolinae und Dromadinae. Glareola mit 10 Arten in der südlichen Hälfte der paläarktischen Region, Afrika, Madagaskar, Indien, den malayischen Inseln und Australien. Mit funktioneller Hinterzehe. Cursorius. Ohne Hinterzehe; mit 5 Arten in Afrika und dem tropischen Asien. Dromas ardeola mit langer, tief eingelenkter Hinterzehe, in Afrika, Madagaskar, Seychellen, Indien.

4. Familie: Thinocoridae. Großer Kropf und große Blinddärme, sehr kleine Hinterzehe und kurzer Schnabel, Vomer sehr breit, keine Basipterygoidfortsätze. Thinocorus und Attagis mit zusammen 5 Arten von Ecuador bis Feuerland.

5. Familie: Oedicnemidae. 16 Halswirbel, holorhin, fehlende Hinterzehe, Coracoide bisweilen gekreuzt. 13 Arten in allen Regionen außer Nordamerika, Zentralasien, Neuseeland, die Mehrzahl der Gattung Oedicnemus angehörend.

6. Familie: Parridae. 16 Halswirbel, 5 Sternalrippen, Basipterygoidfortsätze vorhanden, ohne Occipitalfontanellen. Parra mit 11 neotropischen äthiopischen und indo-malayischen Arten. Hydrophasis chirurgus in Indien. Parra jaçana in Südamerika.

2. Unterordnung: Lari. Schizognath-schizorhine Wasservögel mit vollständigem Vomer, Nares perviae, großen Supraorbitaldrüsen, ohne Basipterygoidfortsätze, mit 15 Halswirbeln, periorthocöler Darmlagerung. Vorderzehen mit Schwimmhäuten, Hallux klein oder fehlend, Eier sehr ungleichpolig, doppelt gefleckt.

1. Familie: Laridae. Nestflüchter mit sehr langen und spitzen Flügeln, hinten abgestutzter Mandibula, am Hinterrand des Sternums mit zwei kurzen Einschnitten, großem Procoracoidfortsatze, sehr großem Processus supracondyloideus lateralis. Etwa 110 Arten, kosmopolitisch. Lestris, Larus, Rissa, Sterna, Hydrochelidon. Rhynchops mit 2 Arten im Indischen Ozean und auf der atlantischen Seite des tropischen Amerika.

2. Familie: Alcidae. Nesthocker, in Höhlen brütend, Flügel stark verkürzt; häufig Occipitalfontanellen; Hinterrand des Sternums ausgeschnitten; Coracoide getrennt; Procoracoidfortsatz und Processus supracondyloideus lateralis meist sehr klein. Ungefähr 30 Arten in der nördlichen Hälfte der paläarktischen und nearktischen Region. Alca, Uria, Alle, Fratercula, Cerorhinca, Simorhynchus, Alca impennis erst im vorigen Jahrhundert ausgerottet.

3. Unterordnung: Pterocletes. Gut fliegende, schizognathe Nestflüchter mit kurzen, befiederten Läufen. Hinterzehe sehr klein oder fehlend, großer Kropf und Blinddärme, Nares imperviae, Vomer rudimentär.

Familie: Pteroclidae. 17 Arten. Pterocles und Pteroclidurus mit 12 Arten in der äthiopischen, mittelländischen und ostindischen Region. Syrrhaptes paradoxus und Syrrhaptes tibetanus in Zentralasien, ersterer bekannt durch seine Wanderzüge.

4. Unterordnung: Columbae. Nesthockende, schizognathe Landvögel mit vegetabilischer Nahrung, mit großem Kropf, ohne funktionelle Blinddärme. Ungefähr 550 Arten mit kosmopolitischer Verbreitung.

1. Familie: Dididae. Fluglos; mit stark reduzierter Furcula und Flügel; Coracoid mit der Scapula verwachsen; ohne Basipterygoidfortsätze, Didus ineptus auf Mautitius und Pezophaps solitarius auf Rodriguez, beide im 17. Jahrhundert ausgerottet.

gerichtet; Processus obliquus selbständig; Spina iliopubica sehr klein oder fehlend; Vomer deutlich verschmälert; Quadratbein deutlich mit doppeltem proximalem Gelenkhöcker; Afterschaft sehr klein. Austromalayisch. Die Eier werden durch Gärungswärme oder durch Sonnenwärme gezeitigt. Gattungen Megacephalum, Catheturus, Leipoa, Megapodius mit 28 Arten.

2. Familie: Cracidae. Bürzeldrüse befiedert, beide Carotiden vorhanden, Trachea häufig mit Verlängerungen, bei einzelnen inkomplette Desmognathie. Neotropisch mit Ausnahme der Antillen. Crax, Penelope, Ortalis, Oreophasis mit etwa 60 Arten.

3. Familie: Gallidae. Hallux höher als die Vorderzehen eingelenkt; Processus lateralis anterior sterni lang, vorwärts gerichtet; Processus obliquus zusammen mit dem Processus lateralis posterior entspringend; Spina iliopubica deutlich; Vomer sehr rückgebildet, oft gar nicht verknöchert; Quadratbein mit undeutlich doppeltem Gelenkhöcker; Afterschaft meist groß, nur bei Pavo sehr klein. Ungefähr 295 Arten. Von den Unterfamilien bewohnen die Meleagrinae mit Meleagris gallopavo das südliche Nordamerika und Zentralamerika, die Numidinae mit Numida Afrika und Madagaskar, die Tetraoninae mit Tetrao das paläarktische Gebiet, mit Ortyx hauptsächlich Zentral-, mit Odontophorus hauptsächlich Südamerika, mit zahlreichen Gattungen und Arten Nordamerika. Perdix, Francolinus, Coturnix in Europa, Afrika, Indien, Neuseeland. Die Phasianinae bewohnen mit Gallus (Gallus bankiva, die Stammart des Haushuhns), Phasianus und verwandten Gattungen Asien (Phasianus in Europa eingeführt), mit Pavo, Argus Borneo, Sumatra, Malakka.

4. Unterordnung: Opisthocomi. Neotropische, hühnerartige Baumvögel mit vier langen bekrallten Zehen; ohne Basipterygoidfortsätze; mit larger Spina externa; ohne Spina interna und mit eigentümlichem Brustkiel. Die Jungen stehen morphologisch und physiologisch zwischen Nesthockern und Nestflüchtern.

Familie: Opisthocomidae. Einzige Gattung und Art Opisthocomus cristatus in Guyana und Venezuela.

10. Ordnung: Gruiformes. Echte Sumpfvögel mit hinten abgestutzter Mandibula oder sehr kleinem Fortsatz, stets vorhandenem Vomer, schizognath, ohne Basipterygoidfortsätze, mit nicht verwachsenen Rückenwirbeln (Ausnahme Rhinochaetus), mit Sternum ohne Spina interna, mit getrennten Coracoiden, Tibia mit Knochenbrücke; Darmlagerung mit echt periorthocölem Grundtypus; mit funktionellen Coeca; mit echtem Kropf; mit Syrinx; mit tracheobronchialen Muskeln und einfach gebauten Neossoptilen.

1. Familie: Rallidae. Kosmopolitisch, mit etwa 200 Arten und vielen Gattungen. Rallus fast kosmopolitisch. Fulica. Gallinula nesiotis auf Tristan d'Acunha. Himantornis in Westafrika; Ocydromus und Eulabeornis austral-neuseeländisch, indomalayisch, Madagaskar, Polynesien. Habroptila. Notornis, Neuseeland, fluglos, kürzlich ausgestorben.

2. Familie: Gruidae. Kosmopolitisch mit Ausnahme der neuseeländischen Region und der pazifischen Inseln. Die Unterfamilie Gruinae — schizorhin, mit 19 oder 20 Halswirbeln, einem Paar Occipitalfontanellen, 11 Handschwingen, auf die Halswurzel beschränkten Seitenrainen — bewohnt in 19 Arten mit Grus das paläarktische Gebiet, aber auch die nearktische, indische, australische und äthiopische Region, mit Balearica in 3 Arten Afrika, mit Anthropoides die mittelländische, indische und südafrikanische Subregion. Die Unterfamilie Araminae mit nur 17 Halswirbeln, 7 echten Brustwirbeln, kleiner Spina externa sterni, Furcula ohne Hypocleidion, Seitenrainen, die sich bis über das untere Drittel des Halses erstrecken, bewohnen mit der Gattung Aramus in 2 Arten die brasilianische Subregion. Die Unterfamilie Psophiinae, mit 17 oder 18 Halswirbeln, holorhin, ohne Occipitalfontanellen, mit 10 Handschwingen, mit langen Halsseitenrainen, wohnt mit 7 Arten (Psophia crepitans) im tropischen Amerika.

3. Familie: Dicholophidae. Schnabel einem Raubvogelschnabel nicht unähnlich. Fuß sehr hoch, bis über die Ferse befiedert. Langläufig und kurzzehig. Brustbein mit hohem Kiel. Dicholophus cristatus in Brasilien und Paraguay, Dicholophus Burmeisteri in Argentinien.

4. Familie: Otididae. Dunen auf die Raine beschränkt; fehlende Bürzeldrüse; fehlende Hinterzehe; am Hinterrande des Sternums zwei kleine Ausschnitte; Andeutung einer kropfartigen Erweiterung des Oesophagus; sublingualer, pneumatischer Kehlsack. 32 Arten, davon eine in Australien, drei in Indien, vier bis fünf in der paläarktischen, die übrigen in der äthiopischen Region. Otis tarda durch das ganze gemäßigte Europa über Rußland bis Persien.

5. Familie: Rhinochaetidae. Nasenscheidewand vollständig; große, halb röhrenförmig gerollte Opercula der Nasenlöcher; Schopf am Hinterhaupte. Rhinochaetus jubatus in Neu-Kaledonien.

6. Familie: Eurypygidae. Ausgesprochene Nesthocker mit sehr kleinem Afterschaft, mit nackter Bürzeldrüse, schizorhin, mit 18 Halswirbeln, kleinem Procoracoid, sehr kleinen, kaum funktionellen Blinddärmen. Eurypygia major in Zentralamerika, Eurypygia helias im nördlichen Südamerika.

7. Familie: Heliornithidae. Zehen mit breiten Hautlappen und kurzen spitzen Nägeln; Halsseitenraine auf die Halswurzeln beschränkt; mit 18 Steuerfedern; holorhin mit Nares perviae; Darmlagerung mit periorthocölem Typus nebst Spirale; echte Nesthocker. 5 Arten. Heliornis fulica im tropischen Südamerika, Podica senegalensis in der äthiopischen Region und Podica personata in Hinterindien.

11. Ordnung: Charadriiformes. Vögel mit pinselförmigen Neossoptilen, 11 Handschwingen, schizognath, mit kurzen getrennten Spinae sterni, seitlich eingeschnittenem Metasternum mit kleiner innerer Incisur oder Fenestra, deutlichem,

meist großem Procoracoidfortsatz, U-förmiger Furcula, tiefer Humerocoracoidgrube, Processus ectepicondyloideus, verknöcherter Tibialbrücke und 2 Carotides profundae. Sie zerfallen in die beiden Verbände der Laro-Limicolae (Nestflüchter mit befiederter Bürzeldrüse, vollständigem Vomer, ohne Spina interna sterni, mit zum größten Teil solider Brustbeinplatte) und Pteroclo-Columbae (mit nackter oder fehlender Bürzeldrüse, rudimentärem Vomer, Nares imperviae und großem Kropf).

1. Unterordnung: Limicolae. Gutfliegende, nicht schwimmende, schizognathe Nestflüchter ohne Spina interna mit kompliziertem Hypotarsus. Kosmopolitisch.

1. Familie: Charadriidae. Pterygoidfortsätze und Occipitalfontanellen; meist vier sehr ungleichpolige, doppelt gefleckte Eier. Ungefähr 200 Arten von kosmopolitischer Verbreitung. Charadrius in allen Weltteilen, Anarhynchus frontalis mit rechts gedrehtem Schnabel und asymmetrischer Halsbandzeichnung in Neuseeland. Lobivanellus und Vanellus, oft mit scharfem Flügelsporn, ungefähr 25 Arten, die in der nearktischen Subregion fehlen. Strepsilas mit 3 Arten periarktisch. Himantopus und Recurvirostra, ungefähr 10 Arten, kosmopolitisch. Haematopus, 7 Arten, die der orientalischen Region fehlen. Ibidorhynchus struthersi in Zentralasien, Tringa mit ungefähr 30 kosmopolitischen Arten, die in der paläarktischen und nearktischen Region brüten. Eurhinorhynchus pygmaeus in Ostasien. Phalaropus, 3 paläarktische und nearktische Arten mit gelappten Zehen. Rhynchaea capensis in der äthiopischen Region, Madagaskar, Arabien bis Formosa, Australien, Südamerika. Scolopax mit 25 Arten, kosmopolitisch, die aber in der australischen und orientalischen Region nicht brüten. Numenius mit 10 paläarktischen und nearktischen Arten, 1 Art in Tahiti. Limosa mit 4 fast kosmopolitischen Arten, die in der paläarktischen und nearktischen Region brüten. Ereunetes mit 4 paläarktischen und nearktischen Arten. Phegornis mit 3 tropisch-pazifischen und südamerikanischen Arten.

2. Familie: Chionididae. Die Hornscheide bildet eine die beiden Nasengruben zum größten Teil überdeckende Hornschuppe, Eier ähnlich den von Himantopus. Einzige Gattung: Chionis mit 5 Arten. Chionis alba auf den Falklands-, Chionis minor auf den Kergueleninseln.

3. Familie: Glareolidae. Kurzer bis mittellanger Schnabel; vollständige Nasenscheidewand; lange Flügel und Schwanz; 14 Steuerfedern. 26 Arten in den beiden Unterfamilien Glareolinae und Dromadinae. Glareola mit 10 Arten in der südlichen Hälfte der paläarktischen Region, Afrika, Madagaskar, Indien, den malayischen Inseln und Australien. Mit funktioneller Hinterzehe. Cursorius. Ohne Hinterzehe; mit 5 Arten in Afrika und dem tropischen Asien. Dromas ardeola mit langer, tief eingelenkter Hinterzehe, in Afrika, Madagaskar, Seychellen, Indien.

4. Familie: Thinocoridae. Großer Kropf und große Blinddärme, sehr kleine Hinterzehe und kurzer Schnabel, Vomer sehr breit, keine Basipterygoidfortsätze. Thinocorus und Attagis mit zusammen 5 Arten von Ecuador bis Feuerland.

5. Familie: Oedicnemidae. 16 Halswirbel, holorhin, fehlende Hinterzehe, Coracoide bisweilen gekreuzt. 13 Arten in allen Regionen außer Nordamerika, Zentralasien, Neuseeland, die Mehrzahl der Gattung Oedicnemus angehörend.

6. Familie: Parridae. 16 Halswirbel, 5 Sternalrippen, Basipterygoidfortsätze vorhanden, ohne Occipitalfontanellen. Parra mit 11 neotropischen äthiopischen und indo-malayischen Arten. Hydrophasis chirurgus in Indien. Parra jaçana in Südamerika.

2. Unterordnung: Lari. Schizognath-schizorhine Wasservögel mit vollständigem Vomer, Nares perviae, großen Supraorbitaldrüsen, ohne Basipterygoidfortsätze, mit 15 Halswirbeln, periorthocöler Darmlagerung. Vorderzehen mit Schwimmhäuten, Hallux klein oder fehlend, Eier sehr ungleichpolig, doppelt gefleckt.

1. Familie: Laridae. Nestflüchter mit sehr langen und spitzen Flügeln, hinten abgestutzter Mandibula, am Hinterrand des Sternums mit zwei kurzen Einschnitten, großem Procoracoidfortsatze, sehr großem Processus supracondyloideus lateralis. Etwa 110 Arten, kosmopolitisch. Lestris, Larus, Rissa, Sterna, Hydrochelidon. Rhynchops mit 2 Arten im Indischen Ozean und auf der atlantischen Seite des tropischen Amerika.

2. Familie: Alcidae. Nesthocker, in Höhlen brütend, Flügel stark verkürzt; häufig Occipitalfontanellen; Hinterrand des Sternums ausgeschnitten; Coracoide getrennt; Procoracoidfortsatz und Processus supracondyloideus lateralis meist sehr klein. Ungefähr 30 Arten in der nördlichen Hälfte der paläarktischen und nearktischen Region. Alca, Uria, Alle, Fratercula, Cerorhinca, Simorhynchus, Alca impennis erst im vorigen Jahrhundert ausgerottet.

3. Unterordnung: Pterocletes. Gut fliegende, schizognathe Nestflüchter mit kurzen, befiederten Läufen. Hinterzehe sehr klein oder fehlend, großer Kropf und Blinddärme, Nares imperviae, Vomer rudimentär.

Familie: Pteroclidae. 17 Arten. Pterocles und Pteroclidurus mit 12 Arten in der äthiopischen, mittelländischen und ostindischen Region. Syrrhaptes paradoxus und Syrrhaptes tibetanus in Zentralasien, ersterer bekannt durch seine Wanderzüge.

4. Unterordnung: Columbae. Nesthockende, schizognathe Landvögel mit vegetabilischer Nahrung, mit großem Kropf, ohne funktionelle Blinddärme. Ungefähr 550 Arten mit kosmopolitischer Verbreitung.

1. Familie: Dididae. Fluglos; mit stark reduzierter Furcula und Flügel; Coracoid mit der Scapula verwachsen; ohne Basipterygoidfortsätze, Didus ineptus auf Mautitius und Pezophaps solitarius auf Rodriguez, beide im 17. Jahrhundert ausgerottet.

2. Familie: Columbidae. Flugfähig; mit Basipterygoidfortsätzen. Zahlreiche Unterfamilien (Treroninae, Columbinae, Caloenadinae, Gourinae, Didunculinae). Didunculus strigirostris auf den Samoainseln, Treron, Ptilinopus, Carpophaga, Otidiphaps, sämtlich tropisch und vorwiegend Fruchtfresser; Columba, Turtur, Ectopistes, Lopholaemus, Ocyphaps (australisch), Starnoenas, Phlogoenas, Caloenas nicobarica; Goura austromalayisch.

12. Ordnung: Cuculiformes. Desmognath, zygodactyl oder mit äußerer Wendezehe, mit Zehenbeuger nach Typus 1.

1. Unterordnung: Cuculi. Nesthockende Baumvögel, kosmopolitisch, holorhin; Nares imperviae; Vomer klein oder fehlend; Hypotarsus kompliziert; ohne Kropf.

1. Familie: Cuculidae. 14 Halswirbel. Kletterfuß. Gut entwickelte Blinddärme. Zerfällt in die drei Unterfamilien Cuculinae, Phoenicophainae, Centropodinae. Kosmopolitisch. Ungefähr 200 Arten. Cuculus, Chrysococcyx, Cacomantis, Coccystes, sämtlich in der alten Welt. Saurothera, Diplopterus, Piaya, Coccyzus amerikanisch. Eudynamus, Phoenicophaes tropisch-altweltlich. Pyrrhocentor, Centropus, Coua in der alten Welt. Geococcyx, Crotophaga, Guira amerikanisch. Die meisten Kuckucke der alten Welt sind parasitisch, Centropus, Coua und Coccyzus brüten die Eier im selbstgebauten Nest aus. Bei Crotophaga brüten mehrere Weibchen gesellschaftlich im gemeinsamen Nest.

2. Familie: Musophagidae. 15 Halswirbel. Keine Blinddärme. Nest offen. Ei weiß. Ungefähr 35 Arten, auf die äthiopische Region beschränkt. Musophaga, Corythaix, Schizorhis.

2. Unterordnung: Psittaci. Scharf umschriebene Gruppe von nesthockenden, desmognathen, zygodactylen, kosmopolitischen Baumvögeln, die nur in kälteren Zonen fehlen. Höhlenbrüter. Ungefähr 580 Arten.

1. Familie: Trichoglossidae. Zungenspitze mit feinen Hornfasern, Feilenrillen des Oberschnabels longitudinal. Etwa 90 Arten, die sich in die Unterfamilien der Nestorinae, Loriinae und Cyclopsittacinae teilen. Nestor in Neuseeland. Stellt nach Art der Raubvögel den Schafen nach. Eos, Lorius, Trichoglossus, Oreopsittacus, sämtlich austromalayisch. Cyclopsittacus austromalayisch. Nanodes discolor in Südaustralien.

2. Familie: Psittacidae. Zunge glatt, Feilenrillen des Oberschnabels quer oder schräg. Die Unterfamilien der Stringopinae, Cacatuinae und Psittacinae sind an Artenzahl sehr verschieden (2, 30, über 400). Stringops habroptilus in Neuseeland mit nächtlicher Lebensweise. Calyptorhynchus, Cacatua mit Federschopf und zahlreichen Puderdunen in der australischen Region und auf den Philippinen. Lophopsittacus mauritianus zusammen mit Didus ausgestorben. Nasiterna auf Neuguinea. Chrysotis und Pionus im tropischen Amerika und Afrika. Psittacus erithacus und timneh in Afrika. Coracopsis vasa auf Madagaskar. Dasyptilus auf Neuguinea. Palaeornis australisch-orientalisch-äthiopisch. Eclectus austromalayisch. Platycercus in Australien, Neuseeland, Neukaledonien, Gesellschaftsinseln. Conurus und Ara neotropisch.

13. Ordnung: Coraciiformes. Echte Baumvögel; blindgeborene Nesthocker mit holorhinen Nares imperviae, 13, 14, 15 Halswirbeln, syndactylen oder freizehigen Baumfüßen, ohne Ambiens und Pars iliaca des Caudilioflexorius.

1. Familie: Coraciidae. 14 Halswirbel; Spina interna fehlend. 34 Arten in den Unterfamilien der Leptosomatinae (2 Arten auf Madagaskar) und Coraciinae (32 Arten in den gemäßigten und tropischen Zonen der alten Welt). Leptosoma discolor in Madagaskar mit Metallglanz, großen Puderdunenflecken auf dem Becken und wendbarer vierter Zehe. Coracias garrula, Eurystomus austromalayisch, Brachypteracias mit 4 Arten in Madagaskar.

2. Familie: Momotidae. Procoracoid sehr klein, Dorsalflur solid, dritte und vierte Zehe fast ganz verbunden. 29 Arten in Zentral- und Südamerika; gesägte Schnabelränder. Todus mit 4 Arten in Jamaika, Tahiti, Cuba und Porto Rico. Momotus.

3. Familie: Alcedinidae. Dichter Dunenbesatz auf den Rainen; Dorsalrain solid; 11 Handschwingen; Afterschaft fehlt; Vomer fehlt; Spina externa lang; das Procoracoid bildet häufig eine vollkommene Knochenbrücke mit dem Acrocoracoid; syndactyle Fußbildung; Blinddärme rudimentär, Zunge sehr rückgebildet. Ungefähr 200 Arten, kosmopolitisch. Alcedo kosmopolitisch. Ceryle in der äthiopischen und indochinesischen Region, Nord- und Südamerika. Alcyone 5 Arten austromalayisch. Dacelo altweltlich. Halcyon in Afrika, Südasien, Australien. Ceyx indo- und austromalayisch. Tanysiptera in Papuasien.

4. Familie: Meropidae. Syndactyl; Afterschaft rudimentär; 12 Steuerfedern; mit Spinalrain; Bürzeldrüse nackt; Vomer sehr schmal; 15 Halswirbel; lange Spina communis; Coracoide gekreuzt. 41 Arten, hauptsächlich in den gemäßigten und tropischen Zonen der alten Welt, wenige in Australien. Merops, Nyctiornis indomalayisch.

5. Familie: Upupidae. Lange Spina communis; stark verkürzte dreieckige Zunge. Ungefähr 89 altweltliche Arten in den drei Unterfamilien der Bucerotinae, Irrisorinae, Upupinae. Bucorvus, 2 Arten in Nordostafrika. Buceros ungefähr 50 äthiopische und indomalayische Arten. Das Weibchen wird während der Brutzeit auf dem Neste in hohlem Baum eingemauert und vom Männchen mit großen Ballen gefüttert, die aus Früchten und Teilen der Cuticula des Magens bestehen. Rhinoplax, Lophoceros, Ceratogymna, Dichoceros, Rhytidoceros, Irrisor und Rhinopomastus mit 10 äthiopischen Arten. Upupa mit 5 Arten in Europa, Afrika, Asien.

2. Unterordnung: Striges. Nächtliche, Insekten und Warmblüter jagende Raubvögel mit äußerer Wendezehe und funktionellen Blinddärmen. Schizognathe Nesthocker mit normalen Zehenbeugern, einfachem Hypotarsus, vollständigen Basipterygoidfort-

sätzen; Tibia mit sehniger Knochenbrücke; Darmlagerung isoorthocöl. Kosmopolitisch.

Familie: Strigidae mit 220 Arten in den beiden Unterfamilien Striginae und Buboninae. Strix (Strix flammea fast kosmopilitisch). Heliodilus in Madagaskar. Phodilus in Java. Bubo, Nyctea scandiaca. Sceloglaux albifacies in Neu-Seeland, fast ausgestorben. Asio. Carine. Surnia. Scops. Syrnium.

3. Unterordnung: Caprimulgi. Nächtliche Nesthocker mit 10 Handschwingen und 10 Steuerfedern, ohne Spina sterni oder mit rudimentärer Spina externa, Blinddärme funktionell; Syrinx bronchial.

1. Familie: Steatornithidae. Bürzeldrüse nackt, doppelt desmognath, Zehen ganz gespalten. Nur von Früchten lebend. Steatornis caripensis in Gebirgshöhlen von Trinidad bis Peru.

2. Familie: Podargidae. Vollständig desmognath, Basiperygoidfortsätze fehlend, Hallux nach vorn wendbar. 33 Arten in Südasien, Australien, Süd- und Mittelamerika. Podargus mit 7 Arten in Papuasien, Australien, Tasmanien. Batrachostomus mit 12 indomalayischen Arten. Aegotheles (13 Arten) in Australien und Papuasien. Nyctibius mit 7 Arten in Mittel- und Südamerika.

3. Familie: Caprimulgidae. Schizognath (aber Chordeiles desmognath); Basipterygoidfortsätze und Tränenbein vorhanden; Procoracoid sehr klein; Kralle der Mittelzehe gezähnelt. 117 Arten in zahlreichen Gattungen. Caprimulgus kosmopolitisch. Macropteryx mit als Schmuckfeder ausgebildeter 9. Handschwinge in Afrika. Macropsalis in Südamerika. Scotornis in West- und Nordostafrika. Cosmetornis im inneren Afrika. Chordeiles in Nordamerika.

4. Unterordnung: Cypseli. 10 Handschwingen, von denen die terminale die Flügelspitze bildet; Brustbein mit kurzer Spina externa und interna; Blinddärme verschwunden. Schenkelmuskeln stark reduziert.

1. Familie: Cypselidae. Mit ungefähr 100 kosmopolitischen Arten mit Ausnahme der kalten Zone. Cypselus kosmopolitisch, mit nur drei Phalangen an der zweiten und dritten Zehe. Collocalia (eßbare Schwalbennester) indomalayisch-australisch. Dendrochelidon indomalayisch-australisch. Chaetura kosmopolitisch.

2. Familie: Trochilidae. 475 bis 500 tropisch-amerikanische Arten in 118 Gattungen. Schnabel bei Nestjungen weit und kurz, dem der jungen Cypselidae sehr ähnlich, dann der Form der Blumenkelche angepaßt. Zunge lang, protraktil, Hornscheide in ein Paar eingerollte Röhren verlängert.

5. Unterordnung: Colii. Alle vier Zehen frei, die erste kann nach vorn, die vierte nach hinten gerückt werden.

Familie: Coliidae. Aethiopische fruchtfressende kleine Waldvögel mit langem Schwanz. Colius mit 14 Arten.

6. Unterordnung: Trogones. Erste und zweite Zehe nach hinten, dritte und vierte Zehe nach vorn gerichtet.

Familie: Trogonidae. Mit 54 Arten, von denen die meisten in Zentral- und Südamerika, 2 in Afrika, 10 in der indomalayischen Region wohnen. Trogon und Pharomacrus in Amerika. Haplododerma in Afrika. Harpactes indomalayisch.

7. Unterordnung: Pici. Ohne Pterygoidfortsätze; Coracoide getrennt; Tibialbrücke verknöchert; ohne Kropf.

1. Familie: Galbulidae. Großer Coracoidfortsatz; funktionelle Blinddärme; normale Carotiden. Ungefähr 67 Arten in den Unterfamilien Galbulinae (22 Arten) und Bucconinae (45 Arten) im tropischen Zentral- und Südamerika. Galbula, Jacamarhalcyon ohne Hallux, Bucco, Malacoptila.

2. Familie: Capitonidae. Procoracoid sehr klein; Claviculae proximal verbreitert; Spina externa ziemlich lang, nicht gegabelt; Bürzeldrüse befiedert; nur die linke Carotis vorhanden. 158 Arten in den Unterfamilien Capitoninae (140) und Indicatorinae (18), äthiopisch, indomalayisch, chinesisch und neotropisch. Capito, Cyanops, Barbatula, Gymnobucco, Megalaema, Trachyphonus, Pogonorhynchus Indicator, Protodiscus.

3. Familie: Ramphastidae. Mit ungeheurem Schnabel und langer, gefiederter, nicht protraktiler Zunge. 60 Arten im tropischen Zentral- und Südamerika. Ramphastus, Selenidera, Aulacorhamphus, Pteroglossus.

4. Familie: Picidae. Schizognath. Vomer ganz gespalten und reduziert, Spina externa lang und gegabelt, Zunge lang und protraktil. 444 Arten in 50 Gattungen in allen gemäßigten und tropischen Ländern außer Madagaskar, Australien, Polynesien. Picus, Gecinus, Melanerpes, Picoides (Hallux fehlt), Meiglyptes, Tiga, Picumnus, Sasia, Jynx torquilla in Europa, Asien, Afrika.

14. Ordnung: Passeriformes. Zehenstellung normal. Ungefähr 5500 Arten.

1. Unterordnung: Passeres subclamatores. Syrinx nicht diacromyod; ägithognath; Hinterrand des Brustbeins je mit einer Incisur; Sehne des Musculus flexor hallucis mit der tieferen Sehne durch ein Vinculum verbunden.

Familie: Eurylaemidae mit 10 Arten in der indomalayischen Region. Eurylaemus, Psarisomus, Caliptomena.

2. Unterordnung: Passeres clamatores. Sehne des Musculus flexor hallucis nicht mit der tieferen Beugesehne der Vorderzehen verbunden, sonst Merkmale der Subclamatores.

1. Familie Pittidae. 19 Hals- und Brustwirbel, altweltlich tropisch. Pitta mit 40 Arten in Indien, auf den Malayischen Inseln, Philippinen, Neuguinea, Neubritannien, Nord-, Ostaustralien. Pitta angolensis in Westafrika. Philepitta mit 2 Arten in Madagaskar.

2. Familie: Xenicidae. Mesomyod. Der Syrinxmuskel reicht aber nur bis zum untersten

Trachealringe. Xenicus und Acanthidositta mit 3 Arten in Neuseeland.

3. Familie: Tyrannidae. Ungefähr 500 Arten in Nord-, Zentral- und Südamerika. Tyrannus, Oxyrhamphus, Pipra, Tityra, Lipaugus, Rupicola, Cotinga, Gymnoderus, Coracina, Chasmorhynchus.

4. Familie: Formicariidae. Ungefähr 520 tracheophone Arten auf dem Festland von Zentral- und Südamerika. Thamnophilus, Formicarius, Chamaeza, Grallaria, Furnarius, Synallaxis, Philydor, Dendrocolaptes.

5. Familie: Pteroptochidae. Wie die Formicariidae tracheophon. Ungefähr 30 Arten. Conopophaga, Pteroptochus, Hylactes in Südamerika.

3. Unterordnung: Passeres suboscines. Die tracheobronchialen Muskeln sind an den dorsalen und ventralen Enden der Bronchialringe inseriert, während die Mitte frei bleibt; Sehnen der tiefen Zehenbeuger unverbunden; Hallux stark mit großem Nagel; 14 Halswirbel; Hinterrand des Sternums jederseits mit einer Incisur; Vorderrand des Sternums mit langer Spina externa; Vomer groß; ägithognath; Darmlagerung antiorthocöl.

Familie: Menuridae. Wenige auf das Festland von Australien beschränkte Arten. Menura superba in Neusüdwales, Victoriae in Victoria, Alberti in Ostaustralien, Atrichia clamosa in Westaustralien, Atrichia rufescens in Ostaustralien.

4. Unterordnung: Passeres Oscines. Darmlagerung mesogyrisch, sonst Merkmale der Suboscines.

1. Familie: Hirundinidae. Ungefähr 143 den Cypseli ähnlich geformte Arten in 17 Gattungen mit kleinem Schnabel, weiter Rachenöffnung, 12 Steuerfedern. Kosmopolitisch. Hirundo, Riparia, Progne amerikanisch, Hirundo urbica.

2. Familie: Muscicapidae. Ungefähr 2700 Arten in 375 Gattungen, kosmopolitisch. Muscicapa, Tchitrea, Phylloscopus, Cettia, Lusciniola, Locustella, Acrocephalus, Hippolais, Sylvia, Agrobates, Cisticola, Sutoria, Orthotomus, Malurus, Timelia, Leiothrix, Garrulax, Mimus, Galeoscoptes, Turdus, Monticola, Saxicola, Pratincola, Luscinia, Erithacus, Cittocincla.

3. Familie: Prunellidae. 19 den Drosseln ähnliche paläarktische Arten. Prunella modularis, collaris.

4. Familie: Troglodytidae. Ungefähr 240 nordamerikanische, europäische und asiatische Arten. Troglodytes, Cinclus.

5. Familie: Brachypodidae. Ungefähr 240 Arten im indischen und äthiopischen Gebiete. Pycnonotus, Chloropsis.

6. Familie: Campephagidae. Ungefähr 180 Arten im tropischen und südlichen Afrika, Südasien, Australien. Pericrocotus speciosus.

7. Familie: Ampelidae. Eine Gattung mit 3 Arten, von denen Bombycilla garrulus den Norden von Europa, Asien und Amerika, Bombycilla cedrorum nur Nordamerika, Bombycilla japonica Ostsibirien, Japan und Nordchina bewohnt.

8. Familie: Ptilogonatidae. 3 Gattungen mit 4 Arten im südlichen Teil von Nordamerika. Ptilogonus cinereus, Phainopepla nitens, Phainoptila melanoxantha.

9. Familie: Dulidae. 2 Arten, von denen die eine auf Haiti vorkommt, die Heimat der anderen unbekannt ist. Dulus dominicus und nuchalis.

10. Familie: Vireonidae. Etwa 70 ausschließlich amerikanische Arten in 8 Gattungen. Vireosylva, Lanivireo, Vireo, Neochloe, Laletes, Pachysylvia, Vireolanius, Cyclarhis.

11. Familie: Prionopidae. 90 Arten, die sich über Afrika, Südasien, Neuguinea, Australien verbreiten. Prionops cristata.

12. Familie: Laniidae. Ungefähr 320 Arten, kosmopolitisch außer Südamerika. Die Unterfamilie der Pachycephalinae umfaßt ungefähr 120 Arten und ist auf Austromalaya und Polynesien beschränkt. Falcunculus frontatus. Die Laniinae verbreiten sich mit 77 Arten über Europa, Nordamerika, Asien und Afrika. Lanius collurio, minor, excubitor, senator, isabellinus, nubicus. Die Unterfamilie der Malaconotinae lebt mit 110 Arten in Afrika und Indien, Pomatorhynchus senegalus, Vanga auf Madagaskar, Laniarius. Die Unterfamilie der Gymnorhininae bewohnt Australien und die benachbarten Inseln. Cracticus mit 11 Arten, Gymnorhina, Strepera.

13. Familie: Corvidae. 138 Arten, kosmopolitisch mit Ausnahme Neuseelands. Corvus, Corvultur, Colaeus, Pica, Cyanopolius, Nucifraga, Urocissa, Dendrocitta, Garrulus, Perisoreus, Cractes, Cyanocitta, Cyanocorax, Struthidea, Pyrrhocorax, Heteralocha, Podoces.

14. Familie: Paradiseidae. Ungefähr 100 Arten in der australischen Region. Paradisea, Cicinnurus, Lophorina, Ptilorhis, Paritia, Astrapia, Seleucides, Falcinellus, Pteridophora, Semioptera, Schlegelia, Manucodia, Phonygammus, Ptilonorhynchus, Chlamydera, Amblyornis.

15. Familie: Dicruridae. 73 Arten, die Afrika, Indien, die Sundainseln und Papuasien bewohnen. Dicrurus ater, Dissemurus paradiseus.

16. Familie: Oriolidae. Ungefähr 70 über Afrika, Asien, Australien verbreitete Arten. In Europa Oriolus galbula.

17. Familie: Sturnidae. Ungefähr 200 Arten in 50 Gattungen in der alten Welt. Die kleine Unterfamilie Buphaginae enthält nur 2 Arten der Gattung Buphagus, die Süd- und Ostafrika bewohnen. Die Unterfamilie Sturninae bewohnt mit der Gattung Sturnus in 20 Arten Europa, Nordafrika und den größten Teil von Asien. Pastor, Acridotheres, Eulabes, Spreo, Cinnyricinclus, Lamprocolius, Lamprotornis.

18. Familie: Artamidae. 2 Gattungen. Pseudochelidon mit einer Art in Gabun und Artamus mit ungefähr 20 Arten in Südasien und Australien.

19. Familie: Icteridae. Ungefähr 190 Arten in 33 Gattungen in Nord- und Südamerika.

Icterus, Agelaius, Dolichonyx, Molothrus, Ostinops, Quiscalus.

20. Familie: Coerebidae. 75 Arten in 11 Gattungen in Südamerika. Cyanerpes, Oriomanes, Coereba.

21. Familie: Tanagridae. Ungefähr 555 Arten in den Gattungen Piranga, Tangara, Ramphocelus, Tersa, Tachyphonus, Euphonia, die sich in die Unterfamilie der Tanagrinae und Euphoninae teilen.

22. Familie: Fringillidae. 1187 Arten und Unterarten in 139 Gattungen. Kosmopolitisch mit Ausnahme der australischen Region. Junco, Zonotrichia, Brachyspiza, Calcarius, Passerina, Emberiza, Passer, Petronia, Montifringilla, Fringilla, Loxia, Pinicola, Carpodacus, Pyrrhula, Erythrospiza, Uragus, Serinus, Carduelis, Chloris, Zamelodia, Cardinalis, Coccothraustes, Geospiza.

23. Familie: Ploceidae. Ungefähr 500 Arten, die Afrika sowie Madagaskar, Indien, Austromalaya und Australien bewohnen. Die Unterfamilie der Ploceinae enthält 120 Arten, von denen 5 in Indien und auf den Sundainseln, 8 auf Madagaskar, die übrigen in Afrika wohnen. Ploceus, Textor, Dinemellia. Die Spermestinae verbreiten sich in 165 Arten über alle Teile des Wohngebiets der Familie. Amadina, Taeniopygia, Munia, Poephila, Lagonosticta, Neochmia, Uraeginthus, Pyromelana, Philetarius, Steganura.

24. Familie: Mniotiltidae. Ungefähr 200 Arten in 31 Gattungen in Amerika. Dendroica virens, Rhodinocichla, Seiurus.

25. Familie: Meliphagidae. Ungefähr 260 Arten in Australien. Philemon, Acanthogenys, Prosthemadera novae-zeelandiae.

26. Familie: Nectariniidae. Ungefähr 250 Arten in Afrika, Indien, Australien, Madagaskar, die fast alle die Befruchtung der Blüten vermitteln. Promerops in Südafrika, Cinnyris souimanga in Madagaskar, Nectarinia, Chalcomitra, Eudrepanis, Arachnorhaphis.

27. Familie: Drepanididae. 40 Arten auf den Sandwichinseln und Laysan. Hemignathus, Loxioides, Himatione. Drepanis pacifica, wegen ihrer Federn fast ausgerottet.

28. Familie: Zosteropidae. Ueber 150 in den Tropen der alten Welt wohnende, nur in Ostasien auf paläarktisches Gebiet übergreifende Arten der Gattung Zosterops.

29. Familie: Dicaeidae. Ueber 100 Arten in Indien, Indomalaya, Neuguinea und Australien. Dicaeum, Bardolotus.

30. Familie: Paridae. 162 Arten in 23 Gattungen, die sich nach Hellmayr am besten in die 4 Unterfamilien der Polioptilinae (auf Amerika beschränkt), Paradoxornithinae (in Süd- und Ostasien), Regulinae (Regulus mit etwa 12 Arten in Europa, Nordafrika, Nordasien und Nordamerika) und Parinae teilen lassen. Die Parinae zerfallen in 115 Arten der Gattungen Parus, Aegithalus, Anthoscopus, Panurus usw.

31. Familie: Sittidae. 4 bis 5 Gattungen mit 70 Arten, die in Mittel- und Südamerika und Afrika fehlen. Sitta, Neositta.

32. Familie: Certhiidae. 45 Arten, die in Neuseeland, Madagaskar und Südamerika fehlen. Certhia mit 8 Arten, Tichodroma.

33. Familie: Motacillidae. 101 Art in 8 Gattungen. Motacilla mit gegen 40 Arten, Anthus mit 54 Arten.

34. Familie: Alaudidae. 230 Arten in 26 Gattungen, die fast alle Europa, Asien und Afrika angehören. Australien besitzt nur eine Art, Nordamerika nur die zirkumpolare Eremophila alpestris. Gattungen Melanocorypha, Calandrella, Ammomanes, Galerida, Lullula, Alauda, Alaemon, Eremophila.

Phylogenie. Die Einteilung der Vögel in Ratiten und Carinaten ist keine stammesgeschichtliche. Wenn auch die Vermutung aufgestellt worden ist, daß beide sich schon vor oder während der Trias getrennt hätten, daß die Ratiten auf die Dinosaurier, die Carinaten auf die Pterosaurier durch Archaeopteryx und Ichthyornis zurückzuführen seien, so halten diese Vermutungen der wissenschaftlichen Forschung nicht stand. Die Bildung des Handgelenks beider Unterklassen (Knochen, Muskulatur, Haut und Federn) ist so gleichmäßig und kommt nur den Vögeln eigentümlich zu, daß dadurch der Beweis geliefert ist, daß beide zusammen viel später ausgebildet worden sind als der jurassische Archaeopteryx. Die Ratiten stammen von flugfähigen Vögeln ab und sind erst sekundär auf eine pseudoprimitive Stufe herabgesunken. Ob die Abstammung der Ratiten und der Carinaten monophyletisch oder polyphyletisch ist, darüber herrschen noch Ansichtsverschiedenheiten. Nach Gadow teilen sich die Neornithes in zwei Aeste, von denen der eine in die Ratiten einerseits und die nach deren Abtrennung weiter entwickelten Alectoromorphae und deren sekundäre Gruppe Coraciomorphae zerfällt, der andere sich einerseits als Hesperornis, andererseits nach Abtrennung des Hesperornis als die weiter entwickelten Colymbomorphae und Pelargomorphae entwickelt hat. Die Coraciomorphae stellen also nach Gadow eine Weiterentwickelung der Alectoromorphae dar, während Colymbomorphae und Pelargomorphae nebeneinander zu stellen sind. Fürbringer dagegen stellt die Entwickelungsreihe wie folgt zusammen: 1. Protaptenornithes, die noch nicht fliegen konnten, noch unbekannt. 2. Protoptenornithes, meist unbekannt (Archaeopteryx). 3a. Deuteroptenornithes, meist ältere Carinaten, unter höherer Ausbildung der Flugfähigkeit aus 2 hervorgegangen. 3b. Deuteraptenornithes, unter Rückbildung der Flugfähigkeit aus 2 und den tiefer stehenden Typen von 3a entwickelt, Ratiten. 4a. Tritoptenornithes, meiste neuere Carinaten, aus 3a in höherer Differenzierung und Spezialisierung des Flugvermögens weiter entwickelt. 4b. Tritaptenornithes, durch Rückbildung des Flug-

vermögens aus den höheren Formen von 3a und 4a hervorgegangen, fluglose Carinaten (Impennes, Cnemiornis, Dididae usw.). Er hält die Ratiten nicht für eine natürliche Abteilung, sondern nur für eine durch eine Reihe von Isomorphien zusammengehaltene Gruppe ursprünglich heterogener Vögel.

6. **Geographie.** Die Vögel sind Kosmopoliten. Wenn sie auch im allgemeinen auf dem Lande vorkommen, besitzt doch das Wasser auch eine Anzahl typische Arten, die denn auch dem ausgleichenden Einfluß dieses Elements entsprechend sehr weit verbreitet sind, freilich nur verhältnismäßig wenige. Auf dem Lande müssen die Vögel infolge der Bodenbeschaffenheit, der klimatischen Verhältnisse usw. weit mehr Abänderungen unterworfen sein, und deshalb besitzen diese Arten weit geringere Verbreitung. Die meisten Vogelformen kommen in den neotropischen und australisch-indischen Ländern vor. Afrika besitzt nur ungefähr $^1/_3$, bedeutend weniger noch Nordamerika und die gemäßigte nördliche Hälfte der alten Welt. Allerdings ist die Individuenzahl in der Regel dort größer, wo der Artenreichtum geringer ist. Nur wenige Arten kommen auf der ganzen Erde vor; soweit bis jetzt bekannt ist, nur ein Landvogel, die Sumpfohreule (Asio accipitrinus) und eine Anzahl Sumpf- und Wasservögel, z. B. der Steinwälzer (Arenaria interpres). Das Verbreitungsgebiet einer Art erstreckt sich in der Regel mehr in westöstlicher als in nordsüdlicher Richtung. Z. B. gehören eine ganze Anzahl Vögel dem Norden der drei nördlichsten Weltteile an. Dabei spielt die größere oder geringere Lokomotionsfähigkeit für die geographische Verbreitung eines Vogels keine Rolle. Sclater und Wallace nehmen sechs Gebiete für die Verbreitung der Vögel auf der Erde an, das paläarktische, äthiopische, orientalische, australische, nearktische und südamerikanische.

Das paläarktische Gebiet umfaßt Europa, Nordafrika und Nord- und Mittelasien bis zum 30. Breitegrade. Es ist verhältnismäßig vogelarm, denn es enthält nach Sclaters Aufstellung nur ungefähr 560 Vogel arten, unter denen die Sylvien, Ruticilla, Accentor, Lanius, Pyrrhocorax, Garrulus glandarius, Emberiza, Coccothraustes, Tetrao urogallus und tetrix und die Lagopusarten besonders erwähnt werden müssen.

Das äthiopische Gebiet, das Afrika südlich von der Sahara und die östlich von ihm gelegenen Inseln, sowie Südarabien in sich begreift, wird gekennzeichnet durch die ihm eigenen Familien der Coliidae, Musophagidae, die Mehrzahl der Ploceidae sowie die Gattungen Buphaga, Psittacus, Indicator, Helotarsus, Numida, Balaeniceps, Scopus, Struthio und Irrisor. Madagaskar und die zu ihm gehörigen Inselgruppen rechnet zwar Sclater auch zum äthiopischen Gebiet, es nimmt aber eine ganz eigenartige Stellung in diesem ein, da es keine einzige der für Afrika charakteristischen Gattungen besitzt, dagegen eine große Anzahl Arten (104), die der Insel eigentümlich sind, während die Gesamtzahl der auf Madagaskar wohnenden Vogelarten 220 beträgt. Als eigentümliche Familien und Arten sind zu nennen die Artamidae, Leptosomidae, Mesites, Euryceros, Atelornis, Sericosomus, Coracopsis, Aepyornis. Der Vogelreichtum des äthipoischen Gebiets ist weit größer als der des paläarktischen. Sclater schätzt die Artenzahl auf 1250.

Das indische oder orientalische Gebiet umfaßt ganz Asien südlich vom Himalaya mit den Sundainseln, den Philippinen und deren Nachbarinseln. Die Zahl der in ihm wohnenden Vogelarten wird auf 1500 geschätzt. Charakterisiert wird es durch die den Psittaciden angehörige Gattung Palaeornis, die reiche Entwickelung der Phasianiden, besonders Argus, Pavo, Phasianus, die Gattung Cryptonyx, die den Cypseliden angehörigen Gattungen Collocalia und Dendrochelidon, die Gattung Hydrophasis (Parridae), Orthostomus und Liothrix (Timeliidae), Harpactes (Trogonidae), Batrachostomus (Podargidae), Eulabes und Calornis (Sturnidae) und die Gourinae.

Das australische Gebiet, dessen Vogelleben reich und eigenartig ist, umfaßt Australien, Neuguinea, die Papuanischen Inseln, Tasmanien, Neuseeland und Ozeanien. Die Artenzahl des ganzen Gebiets wird mit 1000 angenommen. Für Australien und Tasmanien sind charakteristisch Cacatua, Pezoporus, Scythrops, Podargus und Aegotheles (Podargidae), Menura, Pardolotus, Chlamydodera, Ptylonorhynchus, Brachyprorus, Dromaeus, die Megapodiidae und Cereopsis, für die Papuanischen Inseln die Loriinae, Nasiterna, Paradiseidae, Otidiphaps, Casuarius, für Neuseeland die Gattungen Nestor, Stringops, Prosthemadera, Creadion, Notornis und Apteryx, für Ozeanien Rhinochaetus, Didunculus, Drepanis.

Das nearktische Gebiet (Nordamerika vom Präriegürtel bis zum Eismeer) beherbergt ungefähr 660 Vogelarten, von denen Sialia (Turdidae), Vireo noveboracensis (Laniidae), Leucosticte und Zonotrichia (Fringillidae), Meleagris (Gallidae) und Syrnium nebulosum (Strigidae) charakteristisch sind.

Das südamerikanische Gebiet übertrifft sowohl an Anzahl wie an Eigenartigkeit der Formen alle anderen. Sclater schätzt die Zahl der Vogelarten, die in ihm vorkommen, auf 2250, von denen die Crypturidae, Aramidae, Palamedeidae, Momotidae, Formicariidae, Steatornithidae, Galbulidae, Eurypygidae,

Ramphastidae, Thinocoridae, Opisthocomidae, Tyrannidae, Dicholophidae, Psophiidae und Cracidae auf Südamerika beschränkt sind, während die Ampelidae und die Cathartidae fast nur in Südamerika vorkommen, ebenso wie die Trochilidae. Von sonstigen Gattungen sind insbesondere Ara, Conurus (Psittacidae), Trogon, Crotophaga, Hylactes (Pteroptochidae), Rhea, Parra, Diplopterus (Cuculidae), Polyborus und Ibycter (Polyborinae), Rostrhamus (Accipitres) und Nyctibius (Caprimulgidae) als dem südamerikanischen Gebiet eigentümlich zu nennen.

Eine große Anzahl der jetzt in Nordamerika vorkommenden Gattungen und Arten sind jedenfalls aus Europa und Nordasien (Accipitres, Grus), eine Anzahl ältere Vogelfamilien auch aus Südamerika eingewandert (Cathartidae, Tyrannidae). Der größte Teil von Europa und Amerika bis zum 40. Grade weist Zeichen von Vereisung auf, durch die die ursprüngliche Fauna verschwand, die dann durch mittel- und ostasiatische Formen ersetzt wurde. Die äthiopische Fauna hat große Aehnlichkeit mit der indomalayischen (Turnicidae, Coraciidae, Upupidae). Die ursprünglich afrikanische Fauna scheint durch eingewanderte asiatische und europäische Formen ausgerottet und überlagert worden zu sein. Die typisch australisch-neuseeländische und papuasische sowie die neotropische Fauna zeugen von großem Alter und sind besonders bezüglich morphologisch alter Formen eng miteinander verwandt (Psittaci, Caprimulgi). Die fossilen und rezenten Ratitae haben eine Verbreitung, die die Vermutung einer Landverbindung in der Kreide- und Miocänzeit zwischen Afrika, Madagaskar, Australien, Austromalayia und Neuseeland einerseits, zwischen Afrika, Arabien und Nordwestindien andererseits, sowie zwischen Afrika und Südamerika unterstützt. Auch die Rallidae hatten zu der Zeit, als Afrika, Madagaskar, Indien und Australien noch zusammenhingen, bereits eine weite Verbreitung. Madagaskar und Neuseeland sind offenbar nicht als Entstehungszentren anzusehen, sondern ihre Faunen sind frühzeitig abgetrennte Teilreste der Fauna der zugehörigen Kontinente. So leben von den Coraciidae die tiefstehenden Leptosoma und Atelornis auf Madagaskar, und die Hemipodii haben sich vor der Abtrennung von Madagaskar, aber nach der Abtrennung von Neuseeland verbreitet, wie das Vorkommen in Indien, Neupommern, Neukaledonien, Australien, Tasmanien, Arabien, Südeuropa, Afrika, Madagaskar einerseits und das Fehlen auf Neuseeland andererseits beweisen.

7. **Vogelschutz.** Die wenn auch nicht allgemeingültige Tatsache, daß in den letzten Jahrzehnten eine große Abnahme der Vögel festzustellen gewesen ist, hat zu Abwehrmaßnahmen gegen diese Abnahme geführt, die wir unter dem Namen Vogelschutz zusammenfassen. Die Abnahme ist herbeigeführt in erster Linie durch die Veränderungen der Natur durch die Kultur (Veränderung der Bodengestaltung, Veränderung des Forst- und Ackerbetriebs usw.), durch Vorrichtungen, die der kulturellen Weiterentwickelung dienen (Drahtleitungen für Telegraph, Telephon, elektrische Kraft und Licht, Leuchttürme) sowie durch direkte Verfolgung zu Nahrungs- und Putzzwecken. Mittel zur Vermeidung der Abnahme sind Schaffung von Brut- und Wohngelegenheiten, Fütterung, Tränken, Verfolgung der Feinde. Wohngelegenheiten für Höhlenbrüter werden ersetzt durch Nistkästen, die schon von Hofinger, Lenz, Gloger, Liebe angegeben wurden. Neuerdings sind besonders die von Berlepschchen Nisthöhlen (künstliche Nachahmung der Spechthöhle) bekannt geworden, die in den letzten Jahren vielfach durch von Schlütersche Tonurnen ersetzt wurden. Auch für Erd- und Mauerlochbrüter sind Ersatzmittel angegeben worden, Steine mit Höhlungen zum Einbauen in Gartenmauern, künstliche Nisthöhlen für Uferschwalben, künstliche Schwalbennester usw. Für Offenbrüter werden (besonders von Freiherrn von Berlepsch) Vogelschutzgehölze angegeben, die aus einer dichten Hecke von Weißdornen, Weiß- und Rotbuchen, die unter Schnitt gehalten werden, bestehen, überragt von einzelnen Eichen, Ebereschen, gemischt mit Ginster, wilden Stachelbeeren, virginischem Wacholder, Fichten und Hollunder, umgeben von einer Rosenhecke. Im 3. bis 5. Jahre werden alle Pflanzen, bis auf bestimmte Gruppen, die Hochstämme und die Rosenhecke, bis auf den Boden abgeschnitten, was im 6. bis 9. Jahre wiederholt wird. Die quirlähnlichen Austriebe der Standbüsche werden über den Ringelaugen abgeschnitten und das alle Jahre wiederholt, wodurch dichte Quirle als Unterlage für die Nester entstehen. Ueber Freistätten für Vögel siehe den Artikel über „Naturdenkmalpflege". Die Bestrebungen zum Schutze der Vögel haben ihren Ausdruck auch in der Gesetzgebung gefunden. Eine große Anzahl Staaten haben eigene Vogelschutzgesetze erlassen, andere Vogelschutzbestimmungen in den Jagdgesetzen niedergelegt.

Literatur. ***F. E. Beddard***, *The Structure and Classification of Birds. London 1898.* — ***Brehms*** *Tierleben. 4. Aufl. Herausgegeben von O. zur Straßen. Vögel. Leipzig und Wien, 1911 bis 1913.* — ***A. E. Brehm***, *Das Leben der Vögel. Glogau 1867.* — ***R. Buri***, *Zur Anatomie des Flügels von Micropus melba und einigen anderen Coracornithes. Jena 1900.* — ***C. Darwin***, *Die Abstammung des Menschen und die geschlechtliche Zuchtwahl. Deutsch von Carus. 4. Aufl. Stuttgart 1883.* — ***H. Duncker***, *Wanderzug der Vögel. Jena 1905.* — ***Eilhard Schulze***, *Ueber die Luftsäcke der Vögel. Jena 1912.* — ***M. Fürbringer***, *Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel. Amsterdam 1888.* — ***Derselbe***, *Zur vergleichenden Anatomie des Brustschulterapparates und der Schultermuskeln. Vögel. Jena 1902.* — ***H. Gadow***, *Vögel. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs.*

Leipzig 1891—18.. — **H. Gätke**, *Die Vogelwarte Helgoland. 2. Aufl. Braunschweig 1900.* — **C. Gegenbaur**, *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Leipzig 1898—1901.* — **W. Haacke und W. Kuhnert**, *Das Tierleben der Erde. Berlin 1901.* — **V. Häcker**, *Der Gesang der Vögel. Jena 1900.* — **E. Hartert**, *Die Vögel der paläarktischen Fauna. Berlin 1910.* — **C. Hennicke**, *Handbuch des Vogelschutzes. Magdeburg 1912.* — **O. Hertwig**, *Handbuch der Entwickelungslehre der Wirbeltiere. Jena 1901 bis 1906.* — **M. Hiesemann**, *Lösung der Vogelschutzfrage nach Freiherrn von Berlepsch. 4. Aufl. Leipzig 1912.* — **Naumanns** *Naturgeschichte der Vögel Mitteleuropas. 3. Aufl. Herausgegeben von Hennicke. Gera-Untermhaus 1897 bis 1905.* — **K. Milla**, *Die Flugbewegung der Vögel. Leipzig und Wien 1895.* — **J. Palacky**, *Die Verbreitung der Vögel auf der Erde. Wien 1885.* — **J. A. Palmén**, *Ueber die Zugstraßen der Vögel. Leipzig 1876.* — **A. Reichenow**, *Die Vögel der Zoolog. Gärten. Leipzig 1882 bis 1884.* — **R. Ridgway**, *The Birds of North and Middle America. Washington 1901 bis 1911.* — **A. Voigt**, *Exkursionsbuch zum Studium der Vogelstimmen. 5. Aufl. Leipzig 1909.* — **A. Weismann**, *Ueber das Wandern der Vögel. Berlin 1878.* — **R. Wiedersheim**, *Vergl. Anatomie der Wirbeltiere. 7. Aufl. Jena 1909.*

Carl R. Hennicke.

Vögel.

Paläontologie.

1. Systematische Uebersicht. a) Saururae. b) Ornithurae. 2. Stammesgeschichte.

1. Systematische Uebersicht. 1a) Saururae Haeckel. Die ersten, echte Vogelcharaktere zeigenden Formen, treten im oberen Jura von Eichstätt in Bayern auf. Es ist das der bekannte bis heute nur in zwei Exemplaren vorliegende †Archaeopteryx v. Meyer. Er hatte Tauben bis Hühnergröße und besaß, was der ausschlaggebende Charakter ist, ein Federkleid. Dadurch ist eine Organisation bedingt, wie sie nur den Vögeln eigen ist. Vier Punkte sind beim †[1]) Archaeopteryx besonders auffallend: das ist einmal der Sklerotikalring, der die Augen umgibt; sodann die in drei frei bewegliche, bekrallte Finger endigende Vorderextremität, der vollkommen unverkürzte Schwanz und endlich das Fehlen der für die Vögel so bezeichnenden Rippenfortsätze — processus uncinati. Eine ganze Reihe sonstiger Abweichungen, so z. B. die geringe Entwickelung des Brustgürtels, sind Charaktere, die durch die Besonderheiten der Lebensweise bedingt sind. Die Bezahnung der Kiefer ist



Fig. 1. Archaeopteryx Siemensi Dames. Lithographische Schiefer von Eichstätt. 3/7. Aus Zittel.

nichts Außergewöhnliches, da sie auch den Kreidevögeln noch eigen ist.

1b) Ornithurae Lucas. Bei den Ornithurae, die sicher seit der Kreide vorhanden sind, treten die echten Vogelcharaktere noch deutlicher und dominierend hervor. Der bei der jurassischen Form noch unverkürzte Schwanz ist ± vollständig zu einem Pygostyl verkürzt. Der Processus uncinatus ist vorhanden und auch die Vorderextremitäten sind typisch vogelartig. Die Kreideformen besitzen noch bezahnte Kiefer, die bei den späteren Formen durch Hornschnäbel ersetzt werden. Zwei Typen sind vorhanden, die sich verhalten wie die rezenten Carinatae zu den Ratitae.

α) †Odontalcae Marsh. †Hesperornis Marsh und †Baptornis Marsh aus der oberen Kreide von Kansas; †Enaliornis Seeley aus dem Grünsand von Cambridge.

[1]) † bedeutet ausgestorbene Gattung und Art.

Nur †Hesperornis ist genügend bekannt, die beiden anderen Gattungen sind auf Grund einzelner Knochenfunde aufgestellt. Bei †Hesperornis handelt es sich um große ausgestorbene Schwimmvögel mit rudimentären Flügeln. Verbunden mit der Rückbildung der Flügel ist die Rückbildung der Carina. Kräftig ist die Patella entwickelt. Die Kiefer tragen bis auf den Zwischenkiefer Zähne.

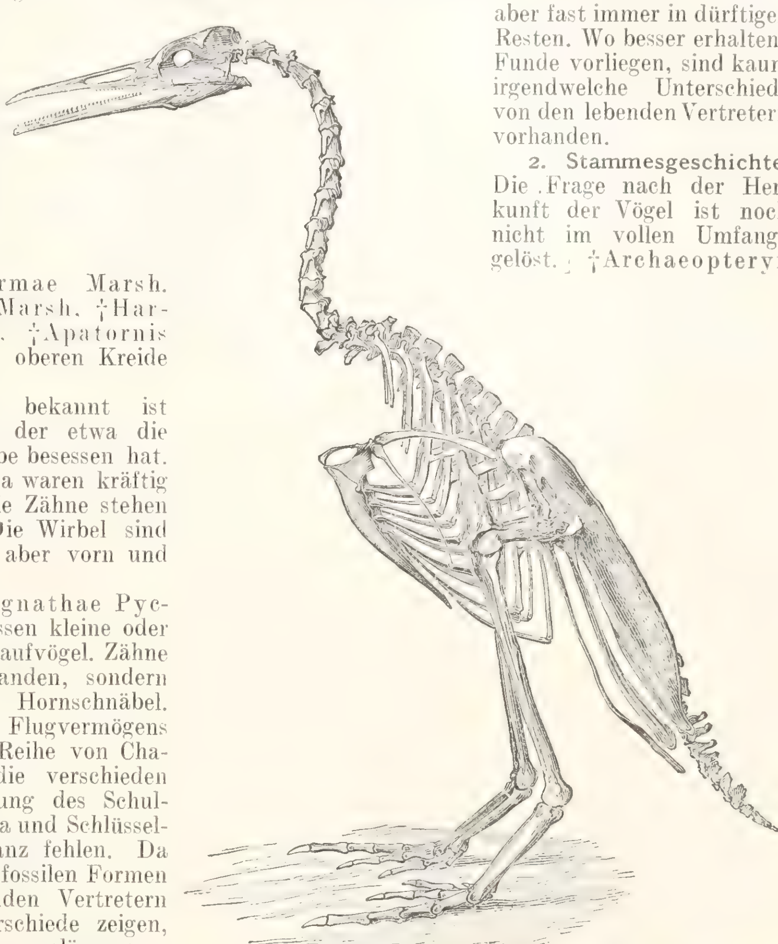


Fig. 2. Hesperornis regalis Marsh. Obere Kreide von Kansas. $^1/_8$. Aus Zittel. Nach Marsh.

β) Odontarmae Marsh. †Ichthyornis Marsh. †Hargeria Loomis. †Apatornis Marsh aus der oberen Kreide von Kansas.

Am besten bekannt ist †Ichthyornis, der etwa die Größe einer Taube besessen hat. Flügel und Carina waren kräftig ausgebildet. Die Zähne stehen in Alveolen. Die Wirbel sind zwar vogelartig aber vorn und hinten konkav.

γ) Dromaeognathae Pycraft. Sie umfassen kleine oder große (bis 3 m) Laufvögel. Zähne sind nicht vorhanden, sondern stets ± kurze Hornschnäbel. Dem Verlust des Flugvermögens entspricht eine Reihe von Charakteren, wie die verschieden starke Rückbildung des Schultergürtels. Carina und Schlüsselbeine können ganz fehlen. Da die meisten der fossilen Formen von ihren lebenden Vertretern nur wenig Unterschiede zeigen, sind sie vor allem paläogeographisch von Interesse. Bis in die jüngste Zeit waren die Laufvögel auf der Südhemisphäre viel stärker entwickelt als in der Gegenwart. Während der Strauß (Struthio) lebend auf Afrika beschränkt ist, findet er sich fossil auch im Pliocän der Siwalik und auf Samos. Im Gegensatz dazu sind Rhea und Cassuarius nebst Verwandten auch fossil auf ihre jetzigen Wohngebiete beschränkt: Rhea Pleistocän von Südamerika; Cassuarius fossil (Quarttär) und lebend auf Neuseeland. — Durch bedeutende Größe sind ausgezeichnet †Aepyornis — Pleistocän von Madagaskar —, †Dinornis, †Palapteryx, †Anomalapteryx. Die letzteren sind erst in jüngster Zeit ausgestorben.

δ) Euornithes. Zu den Enornithes gehört bei weitem die größte Zahl der noch lebenden Vögel, die in zahlreiche Familien eingeteilt sind. Aus der Kreide Europas und Nordamerikas sind die ältesten Reste bekannt geworden. Im Tertiär und Diluvium finden sich fossil zwar zahlreiche Formen, aber fast immer in dürftigen Resten. Wo besser erhaltene Funde vorliegen, sind kaum irgendwelche Unterschiede von den lebenden Vertretern vorhanden.

2. **Stammesgeschichte.** Die Frage nach der Herkunft der Vögel ist noch nicht im vollen Umfange gelöst. †Archaeopteryx ist der älteste echte Vogel aus der Jurazeit. Er war ein schlechter Flieger aber ein guter Kletterer. †Archaeopteryx weist noch so viel Reptilcharaktere auf, das an der Abstammung der Vögel von Reptilien nicht zu zweifeln ist. Als ihre nächsten Verwandten sind die †Theropoden anzusehen. Bereits mit Beginn der Triasformation dürfte die definitive Spaltung zwischen beiden eingetreten sein.

Von großem Interesse ist die geringe Zahl der bekannten Kreidevögel. †Hesperornis ist ein Wasservogel, welcher bei vollkommenem Verlust der Flugfähigkeit noch untergeordnete Reptilcharaktere besitzt. Neben



Fig. 3. Ichthyornis victor Marsh. Obere Kreide von Kansas. $^{1}/_{2}$. Aus Zittel. Nach Marsh.

diesem findet sich als guter Flieger Ichthyornis.

Es liegen somit aus vortertiärer Zeit sehr wenig Reste vor, sodaß speziellere stammesgeschichtliche Fragen nicht mit der nötigen Sicherheit beantwortet werden können. Die vorhandenen Daten beweisen lediglich, daß der Vogelstamm ein recht alter ist, der vermutlich bis in die Triaszeit zurückreicht.

Literatur. *Vgl. die Zusammenstellung in* **K. A. von Zittel,** *Grundzüge der Paläontologie. II. Abteilung: Vertebrata.*

R. Wedekind.

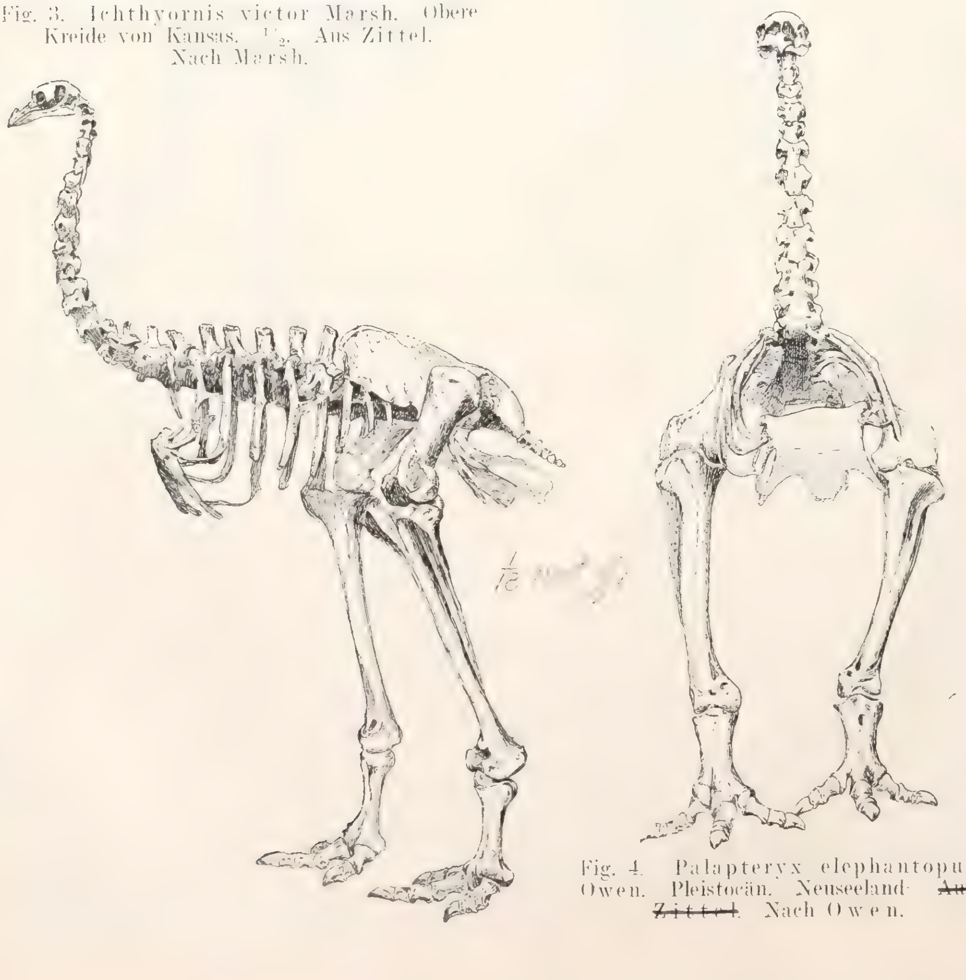


Fig. 4. Palapteryx elephantopus Owen. Pleistocän. Neuseeland. ~~Aus Zittel~~. Nach Owen.

Vogel

Hermann Karl.

Er wurde am 3. April 1841 in Leipzig geboren und starb am 13. August 1907 in Potsdam. Er studierte in Dresden und Leipzig, wurde 1865 Assistent an der Sternwarte in Leipzig, 1870 Direktor der Sternwarte des Kammerherrn von Bülow in Rothkamp (Holstein). 1874 wurde er zum Observator am neuerbauten astrophysikalischen Observatorium zu Potsdam ernannt, dessen Einrichtung und Ausgestaltung sein Werk ist, 1882 wurde er daselbst Direktor. Vogel widmete sich insbesondere der Untersuchung der Spektralanalyse, zunächst der Sonne, später auch der Fixsterne; durch die von ihm eingeführte photographische Methode förderte er diesen Zweig der Astrophysik in hohem Maße. Er gab die 2. Auflage von Newcombs „Populärer Astronomie" heraus.

E. Drude.

Vogelsang

Hermann.

Geboren zu Minden am 11. April 1838; gestorben am 2. Juni 1874 zu Delft. Nach dem frühzeitigen Tode seines Vaters zog seine Mutter mit ihm nach Bonn, wo er die erste gründliche Bildung erhielt. Er widmete sich dann dem Bergfach und bezog nach zweijähriger praktischer Tätigkeit in den Bergwerken von Siegen und Saarbrücken 1858 die Universität Bonn. Dort betrieb er mit Vorliebe mineralogisch-geologische Studien und faßte dabei immer mehr Neigung, sich dem Lehrfach zu widmen. Zu seiner weiteren Ausbildung unternahm er Reisen nach dem Harz, nach Schlesien, Südfrankreich, Italien und Korsika. 1863 promovierte er in Bonn, habilitierte sich später ebenfalls dort für Geologie, folgte aber sehr bald einem Ruf als Professor der Mineralogie und Geologie an das Polytechnikum in Delft, nachdem er mit der Schrift „Die Vulkane der Eifel und ihre Bildungsweise" die von der holländischen Gesellschaft der Wissenschaften in Haarlem 1864 gestellte Preisaufgabe gelöst hatte. In Delft wirkte er dann bis zu seinem Tode.

Außer der oben erwähnten Preisarbeit und seiner Dissertation „Zur Theorie der Gangbildung" (N. Jahrb. f. Min. 1863) verdienen seine unter dem Einfluß seines Schwagers Zirkel mit glänzendem Erfolge betriebenen mikroskopischen Untersuchungen der Gesteine ganz besondere Beachtung „Ueber die mikroskopische Struktur der Schlacken und ihre Beziehungen zur Genesis der kristallinischen Gesteine"; ferner „Philosophie der Geologie und mikroskopische Gesteinsstudien" 1867 (darin von besonderer Wichtigkeit der in Gemeinschaft mit Geißler geführte Nachweis flüssiger Kohlensäure in kleinsten Bläschen mancher Mineralien, besonders in Quarzkristallen). Auf Grund seiner mikroskopischen Untersuchungen schlug er auch 1872 auf der Naturforscherversammlung in Bonn eine neue Klassifikation der Gesteine nach ihrer Mikrostruktur vor. Nach seinem Tode erschien noch „Die Kristalliten" (Bonn 1875), seine Beobachtungen über die anfänglichsten Entwickelungsstadien der Kristalle enthaltend.

Literatur. *Nekrolog in den Verhandlungen des naturwissenschaftlichen Vereins für Rheinpreußen usw.* 31 *(1874).* — *Allg. Deutsche Biogr.* 40, *154.*

K. Spangenberg.

Vogt

Karl.

Er wurde am 5. Juli 1817 in Gießen geboren und starb am 5. Mai 1895 in Genf. Er studierte in Gießen von 1833 an Medizin, in Genf von 1835 an besonders Anatomie und Physiologie. Er promovierte 1839 dortselbst und ging dann nach Neuchâtel, wo er mit Agassiz und Desor fünf Jahre lang naturwissenschaftliche Studien trieb. Als Frucht dieses Aufenthaltes kann seine für Agassiz geschriebene Naturgeschichte der Süßwasserfische gelten. Nach einer Reise nach Paris, Nizza und Rom erhielt er 1847 einen Ruf nach Gießen, wurde jedoch infolge seiner Anteilnahme an der Bewegung von 1848 seines Lehramtes entsetzt. Er zog zunächst nach Bern und nahm 1850 seine zoologischen Forschungen in Nizza wieder auf. 1852 erhielt er einen Ruf als Professor der Geologie, später auch der Zoologie nach Genf, wo er später Mitglied des großen Rates und des eidgenössischen Ständerates und 1878 auch schweizerischer Nationalrat wurde. Vogt hatte die seltene Gabe, exakte Wissenschaft mit populärer Darstellungsweise zu verknüpfen. Namentlich vor und in der Periode des Darwinismus schrieb er eine Reihe von Schriften (Zoologische Briefe; Tierstaat; Köhlerglaube und Wissenschaft; Vorlesungen über den Menschen), die die Stimmung für Darwin auf deutschem Boden heben und vorbereiten halfen. Ursprünglich war Vogt Cuvierist, später nahm er unter den Darwinisten eine erste Stelle ein. Er ging jedoch auch darin seine eigenen Wege, indem er an einer polyphyletischen Deszendenz festhielt. Heute ist von ihm noch am bekanntesten ein mit E. Yung herausgegebenes originell angelegtes Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie.

Erwähnenswert ist auch seine vermittelnde Stellung zwischen deutscher und französischer Zoologie.

Seine wichtigsten Schriften sind: Ocean und Mittelmeer (2 Bde., Frankfurt 1848); Altes und Neues aus Tier- und Menschenleben (2 Bde., ebendas. 1859); Köhlerglaube und Wissenschaft (4. Aufl. Gießen 1856); Zoologische Briefe (2 Bde. Frankfurt 1851); Vorlesungen über den Menschen (2 Bde. Gießen 1864); Die Säugetiere in Wort und Bild (Mit Specht. München 1883); Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie (Mit E. Yung. 2 Bde. Braunschweig 1888 bis 1894); Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte der Geburtshelferkröte (Solothurn 1842); Physiologische Briefe (3 Abt. Stuttgart 1845 bis 1846 4. Aufl. Gießen 1874).

Literatur. *Eine kritische Würdigung seiner philosophischen und theoretischen Streitschriften haben* ***A. Lange*** *in seiner Geschichte des Materia-*

lismus, und A. de ***Quatrefages.*** *Émules de Darwin, Bd.* II, *1894, gegeben. — Allgemeine Deutsche Biographie, Bd.* 40, *1896. Artikel von Ernst Krause. — Aus meinem Leben, Erinnerungen und Rückblicke, Stuttgart 1895. —* ***William Vogt (Sohn)****, La vie d'un homme. Carl Vogt. Paris 1896.*

W. Harms.

Voigt

Johann Karl Wilhelm.

Er wurde am 20. Februar 1752 zu Allstädt in Sachsen-Weimar geboren. Von 1773 bis 1775 studierte er in Jena die Rechte. Der weimarische Staatsminister Goethe, der großes Interesse für Mineralogie und Geologie besaß, veranlaßte den Herzog Karl August den jungen Voigt auf die Freiberger Bergakademie zu senden. Dort widmete sich Voigt seit 1776 dem Studium der Bergwissenschaft und war ein eifriger Schüler und Anhänger Werners, bis der Streit über die Entstehung des Basaltes ihn zu dessen stärkstem Gegner werden ließ. Im Auftrage der Regierung unternahm er eine mineralogische Studienreise durch das weimarische Land, wurde 1785 Bergsekretär in Weimar und 1789 Bergrat in Ilmenau, wo er am 1. Januar 1821 starb.

Voigt war ein ausgezeichneter Beobachter. Die auf seinen Reisen gemachten Erfahrungen hat er niedergelegt in seinen Werken: Mineralogische Reisen durch das Herzogtum Weimar und Eisenach und einige angrenzende Gegenden (in Briefen, 2 Bd., Weimar 1781 und 1785); Mineralogische Beschreibung des Hochstifts Fulda und einiger merkwürdiger Gegenden am Rhein und Main (Dessau und Leipzig 1783); Ueber das Rhöngebirge (1781). Besonders seine Beobachtungen an den Basaltbergen der Rhön ließen ihn den Ansichten seines Lehrers Werner energisch entgegentreten. Werner war „Neptunist" und hielt den Basalt für ein Umschmelzungsprodukt anderer Gesteine, während Voigt als „Plutonist" mit Recht den Basalt für ein vulkanisches Gestein erklärte. 1792 gab Voigt eine Praktische Gesteinskunde (Weimar 1792) heraus, das erste selbständige Lehrbuch der Geognosie. In vortrefflich klarer Darstellungsweise schildert er darin die Formationen Thüringens und der Rhön. Mit der Entstehung der Kohlenlager befaßt er sich in seinem Werke: Versuch einer Geschichte der Steinkohle, Braunkohle und des Torfs (1802).

Literatur. *Allgemeine Deutsche Biographie, Bd.* 40, *S. 205. —* ***Poggendorffs*** *Biographisch-Literarisches Handwörterbuch, Bd.* 2, *S. 1225.*

O. Marschall.

Voit

Karl von.

1831 bis 1908. Forscher auf dem Gebiet der Lehre vom Stoffwechsel und von der Ernährung, seit 1863 Ordinarius der Physiologie und Vorstand des Physiologischen Instituts in München. Er wurde in Amberg (Oberpfalz) geboren, studierte in München, Würzburg und Göttingen, promovierte 1854 mit der Dissertation Beiträge zum Kreislauf des Stickstoffs im tierischen Organismus, wurde 1856 Assistent am Physiologischen Institut in München unter Bischoff, habilitierte sich 1857 und wurde 1860 Extraordinarius, 1865 Mitglied der Kgl. Bayrischen Akademie der Wissenschaften, 1884 daran Sekretär für die mathematisch-physikalische Klasse, 1898 Mitglied der Berliner Akademie der Wissenschaft. Mit Pettenkofer hat Voit wichtige Untersuchungen über Kohlensäureausscheidung und Sauerstoffaufnahme beim Menschen angestellt, außerdem zahlreiche selbständige Arbeiten zur Ernährungslehre veröffentlicht, von denen noch die Abhandlungen über die Kost in einigen öffentlichen Anstalten, Theorie der Ernährung, Untersuchungen über den Einfluß des Kochsalzes, des Kaffees in der Muskelbewegung auf den Stoffwechsel genannt sein mögen. Bekannt ist das von Voit für die Normalkost aufgestellte Schema in dem Verhältnis zwischen Eiweiß, Fett und Kohlehydraten. 1865 begründete er zusammen mit v. Pettenkofer und Buhl die Zeitschrift für Biologie.

Literatur. *Jahresb. von* ***Waldeyer-Posner.*** *Nekrolog 1908.*

J. Pagel.

Volhard

Jacob.

Als Sohn des Hofgerichtsadvokaten Karl Ferdinand Volhard am 4. Juni 1834 zu Darmstadt geboren, kam er frühzeitig in den Bannkreis von Justus Liebig, begann seine Studien unter Will, wurde nach Vollendung derselben Assistent Liebigs zu München, später bei A. W. von Hofmann in London, und ließ sich nach kurzem erfolgreichen Arbeiten unter H. Kolbes Leitung in München als Dozent nieder. Hier war er nach Liebigs Tode Leiter der anorganischen Abteilung, wurde 1879 nach Erlangen und von dort 1882 nach Halle als Nachfolger von Heintz berufen, wo er bis zu seinem Tode am 14. Januar 1910 erfolgreich wirkte.

Durch seine Experimentaluntersuchungen, die zumeist in Liebigs Annalen, zum Teil im Journal für praktische Chemie erschienen sind, hat Volhard sowohl die anorganische, namentlich analytische Chemie, als besonders auch die organische gefördert und bereichert. Die wichtige Anwendung des Rhodankaliums bei der Titrierung des Silbers, der Halogene und einiger Metalle sei hier genannt.

Seine Erfahrungen als Lehrer legte er in einer trefflichen Anleitung zur qualitativen Analyse nieder. Von organischen Arbeiten sind die über Sarkosin und Kreatin, die er zuerst künstlich darstellte und deren Konstitution er nachwies, ferner die über Sulfoharnstoff und Guanidin, über Hydrochelidonsäure, Vulpinsäure, Thiophen zu nennen.

Große Verdienste erwarb sich **Volhard** durch die fast vier Jahrzehnte hindurch geleitete Herausgabe von Liebigs Annalen. Hier wie bei der Veröffentlichung größerer literarischer Arbeiten konnte er seine stilistische Meisterschaft und Darstellungskunst bewähren. Sein im Jahre 1870 erschienener, Aufsehen erregender Aufsatz „Die Begründung der Chemie durch Lavoisier" ist ein Muster kritisch-historischer Behandlungsweise. Als Verfasser der Lebensbeschreibung A. W. von Hofmanns (Ber. 35, Sonderheft) und am Schlusse seines Lebens als Biograph Justus von Liebigs hat er ganz Hervorragendes geleistet. Das zweibändige Werk „Justus von Liebig", Leipzig 1909, ist ein des großen Forschers würdiges Denkmal, eine mustergültige Darstellung seines Lebenswerkes, zu der Volhard wie kein anderer Zeitgenosse berufen war.

Literatur. *Ueber Volhards Leben und Wirken, über seine eigenartige Persönlichkeit gibt sein Schüler* **Vorländer** *in dem liebevoll geschriebenen Nekrolog (Ber.* 45, *S. 1855) vollsten Aufschluß.*

E. v. Meyer.

Volta

Alessandro.

Er wurde am 19. Februar 1745 in Como geboren und starb daselbst am 5. März 1827. Er studierte in Como, wurde 1774 Rektor des Gymnasiums und Professor der Physik in Como; 1779 wurde er nach Pavia versetzt. In den Jahren 1777 und 1782 unternahm er Reisen nach der Schweiz, Deutschland, Holland, England, Frankreich. Von Napoleon wurde er zum Grafen und Senator des Königs von Italien ernannt. 1804 nahm er den Abschied, wurde indessen 1815 vom Kaiser von Oesterreich zum Direktor der philosophischen Fakultät zu Padua ernannt; zuletzt lebte er in Como. Volta ist der eigentliche Entdecker der Berührungselektrizität. Bei Wiederholung der Versuche Galvanis fand er, daß die von diesem beobachteten Erscheinungen nicht auf tierischer Elektrizität, sondern auf der Berührung verschiedener Metalle beruhen. Dieser Ueberzeugung wandte er sich 1794 definitiv zu. 1799 konstruierte er die nach ihm benannte Säule, sowie seinen Becherapparat, die ersten Apparate, die einen dauernden elektrischen Strom gaben.

Literatur. ***Bianchi und Mochetti,*** *Vita di Volta. Como 1829.* — ***Zanino Volta,*** *Alessandro Volta. Mailand 1875.*

E. Drude.

Vulkanismus.

1. Begriff des Vulkanismus. Kosmischer Charakter desselben. 2. Vulkanische Tätigkeit in den verschiedenen Epochen der Erde. 3. Heutige Verbreitung der Vulkane. 4. Einteilung, Gestalt und Bau der Vulkane. 5. Größenverhältnisse der einzelnen Vulkanarten. 6. Tätigkeit der Vulkane, Art der geförderten Stoffe. 7. Erlöschende vulkanische Tätigkeit. 8. Denudation. 9. Ursachen der Eruptionen.

1. Begriff des Vulkanismus. Kosmischer Charakter desselben. Unter Vulkanismus können wir die Summe aller jener Erscheinungen zusammenfassen, die durch das Magma bewirkt werden oder bewirkt worden sind oder wir können etwas enger mit F. v. Wolff alle Erscheinungen dazu rechnen, „die mit dem Empordringen des Magmas in unmittelbarer Verbindung stehen". Wenn wir eine derartig weite Definition des Begriffs annehmen, so ergibt sich für uns auch sofort, daß der Begriff des Vulkanismus mit dem Wandel der Anschauungen auch bald ein engerer, bald ein weiterer war: Solange man die Gebirgsbildung noch als eine Folgeerscheinung magmatischer Vorgänge in der Tiefe, als eine Reaktion des Innern eines Planeten gegen seine Rinde ansah, mußte man dem Vulkanismus auch einen viel weiteren Wirkungsbereich zuschreiben, als man es jetzt tut, wo man die Entstehung von Faltengebirgen auf tangentiale Kräfte zurückzuführen geneigt ist; und doch ist unser gegenwärtiger Begriff wieder ein weiterer, als der noch vor kurzem von der Mehrzahl der Forscher geteilte, wonach dem Magma eine aktive Betätigung an seinem Emporsteigen aus der Tiefe bis zur Oberfläche überhaupt abgesprochen zu werden pflegte, also z. B. die Möglichkeit vulkanischer Hebungen, Durchbrüche und Auffaltungen geleugnet wurde.

Der Vulkanismus ist zweifellos keine Erscheinung, die auf die Erde beschränkt wäre, vielmehr kommt ihm ein kosmischer Charakter zu, wie man einerseits durch die Aehnlichkeit der auf die Erde fallenden Meteormassen mit manchen vulkanischen Gesteinen der Erde (vgl. den Artikel „Meteoriten"), andererseits durch spektralanalytische Untersuchungen, sonderlich aber durch Beobachtungen an der Mondoberfläche erschließen kann (vgl. den Artikel „Selenologie"). Wohl sind die Analogien nicht vollständig und es zeigt sich namentlich, daß die vulkanischen Gebilde des Mondes manche wesentliche Verschiedenheiten aufweisen, insbesondere einer ganz anderen Größenordnung angehören, als die vulkanischen Bildungen der Erde, so daß also ein unmittelbarer Vergleich beider kaum möglich ist; aber nichtsdestoweniger ist die grundsätzliche Gleichartigkeit doch so offenbar, daß man wohl die entsprechenden Bildungen dieses Himmelskörpers als vulkanische betrachten darf, d. h. als Endergebnisse magmatischer Vorgänge; diese selbst müßten allerdings auf dem Mond unter ganz anderen Bedingungen gestanden haben, als auf der

Erde, weshalb auch die Gebilde verschieden wurden.

2. Vulkanische Tätigkeit in älteren Erdepochen. Wenn wir den Ideengängen eines Kant und Laplace folgen wollen, so müssen wir annehmen, daß in einem früheren Jugendstadium der Erde deren Oberfläche ganz aus magmatischem Material gebildet war und von zahlreichen vorübergehenden Eruptionen bald da bald dort heimgesucht wurde. Erst als mit fortschreitender Abkühlung ~~der Erde~~ die oberflächlichsten Lagen der Erde erstarrt waren, müssen die vulkanischen Ausbrüche etwas seltener geworden sein, da nunmehr die Erstarrungskruste der aufschmelzenden, explosiven oder sonstigen aktiven Betätigung der in der Tiefe ruhenden Magmamassen einen Widerstand entgegensetzte, der mit ihrem allmählichen Dickenwachstum auch immer stärker werden mußte. Nunmehr konnte es aber auch vorkommen, daß Aufwärtsbewegungen des Tiefenmagmas bei eigener geringerer Intensität wegen kräftigeren Widerstands der Erdkruste nicht mehr imstande waren, bis zur Oberfläche hindurchzubrechen, sondern in der Erstarrungskruste stecken blieben und allmählich fest wurden. So bildete sich schon sehr frühzeitig der Gegensatz zwischen intratellurischen und oberflächlichen Eruptionen, zwischen endogenen und exogenen Eruptivkörpern, zwischen Tiefen- und Ergußgesteinen heraus. Als sich dann bei weiterer Abkühlung des Erdballs das Wasser zu kondensieren begann und in den Vertiefungen der Erdoberfläche sammelte, stellte sich der weitere Gegensatz zwischen submarinen und subaerischen Eruptionen ein; zugleich aber fing nunmehr auch die Sedimentbildung in größerem Maßstab an. Damit entstanden weitgehende Gegensätze in Gesteinsstruktur und Gesteinstextur (vgl. diesen Artikel), sowie in der Lagerungsform der Gesteine (vgl. den betreffenden Artikel). In Zeiten besonderer Abkühlung des irdischen Klimas und dadurch bedingter Vereisung einzelner Teile der festen Erdoberfläche bildete sich dann der weitere Gegensatz zwischen subaerischen und subglazialen Ausbrüchen heraus, womit zugleich auch neue Absatztypen geschaffen wurden.

Theoretisch könnte man wohl erwarten, daß seit den Jugendzuständen der Erde die vulkanische Tätigkeit infolge des Dickenwachstums der Erdkruste stetig abgenommen haben müßte und daß die geförderten Gesteine aus immer größeren Tiefen stammen, also voraussichtlich allmählich spezifisch schwerer werden mußten. Beides ist aber, soweit man bisher die Sachlage zu überschauen vermag, nicht der Fall. So scheint die vulkanische Tätigkeit zeitweise sich nur wenig, in anderen Zeiten aber ganz außerordentlich betätigt zu haben, so daß man, wie beim irdischen Klima, vielleicht an periodische Schwankungen denken, also ein periodisches Auf- und Abschwellen der vulkanischen Energie annehmen darf. Nach E. Kayser wären die Hauptausbruchsperioden auf die Urzeit der Erde, ferner das Untersilur, das jüngere Devon, das jüngere Karbon und Perm, sowie das Tertiär gefallen; doch ist eine volle Sicherheit darüber deshalb noch nicht möglich, weil doch erst ein relativ kleiner Teil der festen Erdoberfläche genauer erforscht ist und über die weiten, vom Meer bedeckten Flächen jede Auskunft fehlt, also immer noch denkbar ist, daß die vulkanische Tätigkeit nur in den näher untersuchten Gebieten geruht, aber vielleicht in den ungenau oder gar nicht bekannten Gegenden weiter gearbeitet hätte oder daß lediglich örtliche Wanderungen vulkanischer Betätigung stattgehabt hätten. Die größere Wahrscheinlichkeit spricht freilich für ein periodisches Auffrischen der vulkanischen Tätigkeit; über die Gründe desselben sind aber zur Zeit kaum Vermutungen zu äußern.

Die Perioden erhöhter vulkanischer Tätigkeit haben offenbar jeweils lange Zeiträume hindurch angehalten und der Vulkanismus der Gegenwart ist als die Fortsetzung, bezw. das Abklingen des tertiären anzusehen. F. v. Wolff spricht (Der Vulkanismus 1913 S. 10f.) geradezu von einem vulkanischen „Zyklus“, der mit Beginn der Tertiärzeit oder gar dem Ende des Mesozoikums eingesetzt hatte und bis in die Gegenwart hinein dauert. Ein solcher Zyklus umfaßt nach ihm folgende Phasen: 1. Eine Intrusionsphase, die das Eindringen des Magmas in große „abyssische“ Tiefen der Erdkruste, später in geringere „hypoabyssische“ Tiefen derselben umfaßt und 2. eine Extrusionsphase, in der die magmatischen Stoffe bis zur Erdoberfläche gefördert werden; jedoch kann letztere auch fehlen, wenn die „geologische Gestaltung des Magmas“, d. i. die Umwandlung desselben in ein Eruptivgestein, vor der Vollendung des „normalen Zyklus“ zum Abschluß gelangt ist.

Daß in der Erde eine gewisse Saigerung der sie bildenden Materialien stattgefunden habe, scheint in hohem Grade wahrscheinlich (vgl. den Artikel „Erdinneres“) und zwar vermutlich (nach Wiechert) in der Weise, daß um einen mächtigen Eisenkern eine feste Gesteinsschale sich ausbreitet, zwischen beiden aber eine plastische Steinschicht. Innerhalb der Gesteinsschale ist aber wiederum eine Anordnung der Materialien nach der Schwere vorhanden. Becke nimmt deshalb an, in frühester Jugend der Erde, als dieselbe noch völlig gasförmig war, hätten sich die Stoffe nach dem Gewicht der Gase getrennt und so wären gewisse Stoffregionen entstanden, die auch nach der geologischen Gestaltung sich petrographisch noch deutlich unterscheiden. Becke kam zu diesen Anschauungen durch das Studium der Eruptivgebiete des böhmischen Mittelgebirges und der amerikanischen Andes (Tschermaks mineralogische und petrographische Mitteilungen XXII, 1903, S. 209 bis 265) und unabhängig von ihm durchlief Prior nach der Untersuchung der Gesteine von Britisch Ostafrika ähnliche Gedankengänge. Becke nannte die Gesteine, welche reicher an Elementen mit niedrigem Atomgewicht sind, also wohl aus einer der Erdoberfläche näher liegenden Region stammen, pazifische, die anderen atlantische Gesteine. Wenn man nun die Eruptivgesteine der Erde durchmustert, so findet man, daß dieselben, sofern sie innerhalb ein und derselben Tätigkeitsperiode entstanden sind, sehr häufig in gewissen Gebieten eine Reihe gemeinsamer Züge aufweisen, die sie als Abkömmlinge ein und desselben Stammagmas, also als „bluts-“ oder „gauverwandt“ erkennen läßt und man hat nach Judds Vorgang derartige Gebiete als „petrographische Provinzen“ aus-

geschieden. Dieselben können aber den von Becke unterschiedenen umfassenderen beiden Sippen oder Gesteinsfamilien eingeordnet werden und es ergibt sich damit die Möglichkeit, die verwirrende Mannigfaltigkeit der Eruptivgesteinsvorkommen verschiedener Perioden der Erdgeschichte jeweils durch dieses Einteilungsprinzip zu klären und übersichtlich zu gestalten.

Beckes atlantische Gesteine, (der foyaitisch-theralithischen Reihe Rosenbuschs, der alkalischen Gruppe Iddings entsprechend), sind relativ reicher an Alkalien, als die pazifischen Gesteine, sofern man Gesteine mit gleichem Kieselsäuregehalt miteinander vergleicht. Alkalifeldspate, Nephelin und Leuzit, Sodalith, Alkalipyroxene und Alkalihornblenden, auch Glimmer sind häufig in sauren und basischen atlantischen Gesteinen. Beckes pazifische Sippe, (Rosenbuschs granitodioritischer Reihe, Iddings subalkalischer Gruppe entsprechend), ist reicher an Kalk, Eisen und Magnesia; Alkalifeldspate und Glimmer finden sich nur in den sauren Getseinen, in den basischen treten dagegen Kalknatronfeldspate neben Augiten und Hornblenden auf.

F. v. Wolff hat diesen zwei Typen neuerdings einen dritten intermediären gegenübergestellt, den er als arktische Sippe bezeichnet (entsprechend Rosenbuschs Charnokit-Anorthositreihe). Er hat ferner den Versuch gemacht, das Auftreten der verschiedenen Gesteinsfamilien im Lauf der Erdgeschichte über die ganze Erde zu verfolgen und kommt zu folgenden Ergebnissen:

Nach den bisherigen, freilich sehr lückenhaften Kenntnissen der tatsächlichen Verbreitung und Beschaffenheit der Eruptivgesteine muß man annehmen, daß in der ältesten Zeit nur pazifische Gesteine gefördert wurden, während die ersten Spuren atlantischer Gesteine sich im Silur zeigen (Nordasien, Schottland, Deutschland, vielleicht Grönland). Aehnliche Verhältnisse herrschten im Devon, wo, soweit bisher bekannt, atlantische Gesteine in Südnorwegen, Südwestengland, Deutschland, Korsika und vielleicht Massachusetts erschienen sind. Aber pazifische Magmen treten dann wieder an ihre Stelle. Erst am Ende des Paläzoikums stellen sich atlantische Magmen wieder in vielen Teilen der Erde ein, besonders auf der nördlichen Halbkugel, aber auch in Südamerika und dem alten Gondwanaland. Irgendeine Abhängigkeit der Magmaprovinzen von der Art der tektonischen Bewegung läßt sich in den älteren Perioden der Erdgeschichte nicht erkennen. Im Tertiär aber scheint eine solche zu bestehen, indem die nunmehr zur Herrschaft gelangenden atlantischen Gesteine hauptsächlich an Bruchgebiete, pazifische Gesteine an Faltungsgebiete gebunden sein dürften. Demgemäß findet man in der Tat auch die pazifischen Gesteine hauptsächlich in den Gebieten der Geosynklinalen, die den pazifischen Ozean umgeben und in der Mittelmeerzone der Erde dahinziehen. Aber bei genauerer Durchmusterung der tatsächlichen Vorkommen zeigen sich doch auch bereits manche Ausnahmen, die sich dem allgemeinen Schema nicht recht fügen wollen. Es ist also vorläufig noch eine gewisse Reserve am Platz, bis eine erneute Durchprüfung eines noch reicheren Beobachtungsmaterials, als es zurzeit vorliegt, die Ansicht fester begründet haben wird.

Neben dieser großen Zweiteilung (oder, wenn man von Wolffs arktischen Zwischentypus hinzurechnet, Dreiteilung) der Gesteinsarten finden sich aber jeweils weitere Verschiedenheiten des petrographischen Charakters innerhalb einer und derselben großen Gesteinsfamilie. Konnte man die Gegensätze der atlantischen und pazifischen Gesteine durch die Annahme einer Herkunft aus verschiedenen Tiefenregionen oder -zonen erklären, so muß man angesichts dieser weiteren Unterschiede andere Erklärungen suchen. Für viele Fälle wird es genügen, mit A. Bergeat (Betrachtungen über die stoffliche Inhomogenität des Magmas im Erdinnern, Mitt. Geogr. Ges. in München, III S. 152 bis 171) anzunehmen, daß innerhalb der einzelnen Zonen wieder stoffliche Ungleichmäßigkeiten vorhanden sein dürften, die sich über weite Strecken in Form riesiger Schlieren ausdehnen können, die aber außerdem auch wohl ihren Ort zu verändern vermögen. Man mag dies daraus erkennen, daß in demselben geographischen Gebiet zu verschiedenen Zeiten oft Produkte verschiedenen Charakters, verschiedenen stofflichen „Kolorits“ gefördert worden sind. Neben diesen in weiträumigen Gebieten sich aussprechenden Verschiedenheiten treten aber auch gewisse Verschiedenheiten schon auf engem Raum innerhalb desselben größeren Gebietes auf, Verschiedenheiten, die teils durch Differenziationsprozesse innerhalb des Magmas, teils durch Assimilation fremder Bestandteile erklärbar sein dürften, wenngleich im einzelnen der Nachweis der stattgehabten Vorgänge nur selten scharf geführt werden kann. Gleichbleiben oder Veränderung der physikalischen Bedingungen, unter denen das Magma in der Tiefe steht, müssen ebenso, wie weitreichende Gleichartigkeit oder enggedrängte Verschiedenheit der geologischen Verhältnisse in der Tiefe auf die Eruptivgesteinsfolge innerhalb eines bestimmten Gebietes, sowie auf die Förderung benachbarter Vulkane zurückwirken. Aus derartigen Ueberlegungen ergibt sich, daß eine allgemeine Regel der Gesteinsfolge für die ganze Erde nicht nachzuweisen ist, dagegen aber in einzelnen Gebieten sehr wohl eine deutliche Gesetzmäßigkeit sich zeigen kann und tatsächlich auch schon mehrfach erkannt worden ist.

Gemäß den durchaus verschiedenen physikalischen Erstarrungsbedingungen des Magmas in der Tiefe und an der Erdoberfläche ist auch die mineralogische Zusammensetzung chemisch gleichartiger Tiefen- und Ergußgesteine sehr verschieden; so entspricht dem Ergußgestein Rhyolit das Tiefengestein Granit, dem Trachyt der Syenit, dem Dacit der Quarzdiorit dem Andesit der Diorit, dem Feldspatbasalt der Olivingabbro, und zwar kamen nach Bergeat zu allen Zeiten Magmen gleicher chemischer Zusammensetzung sowohl als Tiefen- wie als Ergußgesteine zur Erstarrung; auch hat sich während der verschiedensten geologischen Perioden seit dem Vorkambrium der chemische und mineralogische Charakter der Ergußgesteine qualitativ nicht geändert.

Ebenso darf man annehmen, daß die Gebilde vulkanischer Tätigkeit zu allen Zeiten gleichartig gewesen sind. In der Tat hat z. B. Geikie Tuffkegel permischen und karbonischen Alters in Schottland nachgewiesen, die durchaus gleichartigen inneren Bau wie moderne Vulkane

zeigen; A. Schenk hat vom Fischfluß in Südwestafrika einen älteren Tuffvulkan beschrieben; aus dem Schwarzwald und Mitteldeutschland sind ebenfalls permische Vulkanbildungen bekannt geworden, die direkt an die modernen anzuschließen sind und im rheinischen Devon haben R. Brauns Diabasdecken mit typischer Strick- und Fladenlavaoberfläche, E. Kayser vulkanische Bomben (bes. bei Dillenburg) entdeckt. Daß man derartige Gebilde nur verhältnismäßig selten deutlich beobachtet, ist wohl lediglich auf Rechnung der Verwitterung und Abtragung zu setzen; es ist daher wohl möglich, wenn auch nicht nachweisbar, daß über der Mehrzahl älterer Lakkolithen und sonstiger größerer Intrusivkörper einst Stratovulkane gestanden haben.

Da der Betrag der Abtragung unter sonst gleichen Bedingungen mit der Zeit anwächst, so ist klar, daß man in den Gebieten, wo alte Formationen anstehen, wesentlich mehr Tiefengesteine vorfinden wird, als in Gebieten jüngerer Ablagerungen und es ergibt sich daraus auch, daß in jenen Gegenden das Studium der Intrusivkörper, in diesen aber das der Extrusivgebilde des Vulkanismus am meisten Aussicht auf Erfolg hat; da aber die modernen Vulkane ihre Wurzeln offenbar in tiefliegenden großen Intrusivkörpern haben, so ist das Studium derselben für das Verständnis des modernen Vulkanismus unerläßlich. Dabei ergibt sich, daß die vulkanischen Gebilde der Oberfläche durch Gänge oder Schlöte, die selbst wieder mit Tuffen oder massigem Eruptivgestein ausgefüllt sind, mit größeren Tiefengesteinsmassen in Verbindung stehen dürften, die ihrerseits entweder, wie die Lakkolithen, auf fremder Unterlage ruhen, oder aber, wie die Batholithen, einer solchen entbehren und in die ewige Teufe sich fortsetzen (vgl. den Artikel „Lagerungsform der Gesteine"). Ueber das Alter der einzelnen Eruptivgesteinskörper gibt aber weder die Lagerungsform, noch auch, wie schon erwähnt, Struktur oder mineralogische Ausbildung zufriedenstellende Auskunft, vielmehr kann dasselbe nur durch das Studium der Lagerungsbeziehungen zu den Nachbargesteinsmassen sicher erkannt werden: Ueberlagerung, Unterlagerung, Durchbrechung von Sedimenten oder anderen Gesteinen geben uns sichere Anhaltspunkte, namentlich wenn zugleich die Untersuchung der Gesteinsstruktur dazu tritt. So kann man bei Untersuchung eines konkordant zwischen Sedimentschichten eingelagerten Eruptivgesteinskörpers am besten durch Feststellung seiner Strukturverhältnisse und der Ausbildung der Ober- und Unterflächen entscheiden, ob man es mit einer Effusivdecke oder einem Intrusivgang (Lagergang) zu tun hat. Mit Sicherheit gibt auch das Vorkommen von Apophysen in ein Nebengestein hinein Auskunft darüber, daß dieses älter ist als der Eruptivgesteinskörper. Ebenso sprechen Kontaktwirkungen und Stoffwanderungen, die von einem Eruptivkörper ausgehen, eine deutliche Sprache, zudem sie ohne weiteres das davon betroffene Nachbargestein als das ältere kennzeichnen. Die Hitzewirkungen machen sich von großen Tiefengesteinskörpern aus auf ansehnliche Entfernungen hin bemerklich; die — ursprünglich meist in Gasform — auswandernden Stoffe werden in den Nachbargesteinen, besonders auf und längs Spalten, in gesetzmäßiger Reihenfolge festgehalten, so daß mit wachsender Entfernung vom Ursprungsmagma verschiedene Stoffkomplexe zu finden sind. Man hat diese Vorgänge sowie manche andere Phänomene (z. B. Differenziation des Magmas unter Anreicherung bestimmter Stoffe in den Randgebieten und Eindringen von Teilen gewisser Randfacies in Spalten des Nachbargesteins als Pegmatite) als „postvulkanische Vorgänge der Tiefe" bezeichnet und damit in unmittelbare Parallele mit den Gasemanationen der tätigen Vulkane gebracht, wobei freilich die völlige Verschiedenheit der Medien, in welche die Aushauchung erfolgt, auch große Verschiedenheiten des Erfolges bedingt. Die überwiegende Zahl der Erzlagerstätten ist in diesem Sinn als direktes oder indirektes Produkt postvulkanischer Tätigkeit aufzufassen (vgl. den Artikel „Erzlagerstätten") und es ist bemerkenswert, daß auch die jüngeren (tertiären) Intrusionen, soweit sie uns zugänglich sind, vielfach noch ungemein reich an wertvollen Erzen sind — es sei nur an den Silberreichtum der mexikanischen Andesite auf einer etwa 800 km langen Zone erinnert, der so groß ist, daß Mexiko seit langem sich als erstes Silberproduktionsland der Erde behauptet hat. Warum aber manche (alte, wie jüngere) Eruptivgesteine ein reiches Gefolge von Erzlagerstätten mit sich führen, andere sonst ganz gleicher mineralogischer und chemischer Beschaffenheit derselben entbehren, wissen wir nicht; vermutlich ist diese Erscheinung gleichfalls im letzten Grunde auf eine ursprüngliche Inhomogenität des Magmas zurückzuführen.

Die weitest verbreiteten alten Tiefengesteine der Erde sind die Granite, die man wohl als die Vertreter des vorherrschenden Magmas der äußersten Zone der irdischen Magmasphäre ansehen darf und die vielleicht auch zum Teil Reste der ursprünglichen ersten Erstarrungskruste der Erde darstellen.

3. Heutige Verbreitung der Vulkane. Die vulkanischen Gebilde der Gegenwart, die in ihren ersten Anfängen freilich oft tief ins Tertiär, vielleicht z. T. sogar bis ins Ende des Mesozoikums zurückreichen, zeigen ebenso wie die der Vergangenheit eine sehr ungleichmäßige Verbreitung über die Erdoberfläche. Weite Gebiete der Festländer sind völlig frei von jungeruptiven Bildungen; namentlich in solchen Gegenden, wo die Schichten überhaupt nicht in stärkerem Maße gestört worden sind oder wo wenigstens seit langer Zeit keine neuen tektonischen Bewegungen mehr eingetreten sind, fehlen vielfach jungvulkanische Gebilde, insbesondere tätige Vulkane, vollständig, während in stark gestörten Gebieten vulkanische Erscheinungen sich oft intensiv und häufig abgespielt haben. Bemerkenswert ist jedoch, daß einerseits auch bei fast horizontaler Schichtenlagerung und nur geringer Störung des tektonischen Gefüges vulkanische Durchbrüche vorkommen konnten (z. B. Schwäbische Alb nach Branca), andererseits aber alle jene tektonischen Vorgänge, die mit einer Zusammenpressung der betroffenen Erdkrustenstücke oder einer sonstigen Verfestigung ihres Gefüges verbunden sind, dem Auftreten von Vulkanen oder Empordringen von Eruptivgesteinen an die Erdoberfläche ungünstig sind. So fehlen denn vulkanische Bildungen in den jungen Faltengebirgen, während sie nach v. Wolff wieder über alten Kordilleren sich aufbauen, die ein zweites Mal

einem Zusammenschub ausgesetzt und dabei zertrümmert wurden, wie etwa im Gebiet der südamerikanischen Anden, des Kaukasus oder des Elburs. Andererseits aber ist im Rücken von Faltengebirgen nicht selten das Gefüge der betreffenden Erdkrustenteile (offenbar infolge des Vorganges des Zusammenschubs) so weit gelockert worden, daß hier vulkanische Gesteine zur Erdoberfläche emporsteigen konnten, so z. B. auf der Innenseite des Alpen- oder des Karpathenbogens. In noch höherem Grade stellen sich Auflockerung und damit vulkanische Tätigkeit an solchen Erdstellen ein, wo (wie in besonders schönem Maße an der Westseite des Stillen Ozeans) zerrende Dislokationen im Sinne von Richthofens aufgetreten sind; die dabei entstehenden Vulkanbögen werden vielfach von parallelen Meeresgräben oder „Vortiefen" begleitet.

Obgleich im Gebiet der beiden großen Geosynklinalen, der zirkumpazifischen und — in geringerem Maße auch — der mediterranen, eine sehr große Zahl tätiger Vulkane neben erloschenen Vulkangebieten sich drängt, so findet sich doch ein zweites Maximum der Vulkanizität in Dislokationsgebieten, wo ein Einfluß von Faltungsvorgängen fehlt, aber dafür Brüche die Erdkruste durchsetzen, sei es in eng begrenzten Kesselbrüchen, wie etwa im Hegäu, oder längs langausgedehnten Senkungsfeldern, wie etwa an der pazifischen Abdachung Mittelamerikas, oder auch in Bruchzonen, die zuweilen auf Tausende von Kilometern Entfernung durch große Kontinentflächen, scheinbar ohne Rücksicht auf deren Oberflächengestaltung und inneren Bau, hindurchsetzen, wobei es für die Entwickelung der vulkanischen Phänomene vorteilhaft sein mochte, wenn an diesen Brüchen hin sich große Niveauverschiebungen vollzogen haben, wie etwa bei den syrisch-erythräisch-ostafrikanischen Grabenbrüchen; aber andererseits kommen doch auch großartige vulkanische Gebilde zustande in Bruchzonen, die wie die mexikanische, keine sehr bedeutsamen Niveauveränderungen in ihrem Bereiche erkennen lassen.

Natürlich kann man nur auf dem festen Lande die Beziehungen zwischen Vulkanismus und Tektonik mit einem gewissen Maß von Sicherheit feststellen — wobei immer noch zu bedenken ist, daß wir auch hier über die tektonischen Verhältnisse der größeren Tiefen im Unklaren bleiben müssen. Für die Ozeanflächen, die doch weit mehr Raum auf der Erde einnehmen als das feste Land, fehlt uns aber jeder sichere Anhalt zur Spekulation über Beziehungen zwischen dem Auftreten von Vulkanen und der Tektonik der betreffenden Erdregion. Man kann höchstens Vermutungen darüber äußern, und wenn auch die von F. v. Wolff hervorgehobene, schon oben erwähnte Feststellung in die Wagschale geworfen werden kann, daß die pazifischen Gesteine auf die Gebiete der Geosynklinalen beschränkt zu sein scheinen und daraus der weitere Schluß gezogen werden könnte, daß die rein ozeanischen Vulkangebilde in Bruchregionen der Erdkruste liegen dürften, weil sie ebenso wie die Mehrzahl der Vulkane in Bruchgebieten des Festlandes atlantische Laven (also wohl aus tieferen Erdregionen stammende Magmen) liefern, so muß dem doch entgegengehalten werden, daß z. B. die mittelamerikanischen Vulkane, obgleich sie auf Bruchlinien stehen und offenbar von den die mittelamerikanische Landbrücke durchziehenden Faltungslinien unabhängig sind, dennoch ebenfalls pazifische Laven gefördert haben, also das die Umrandung des großen Südseebeckens charakterisierende Material ebenso lieferten, wie etwa die Andenvulkane Südamerikas oder die Feuerberge der ostasiatischen Randbögen. Vielleicht könnte man die — wenigstens im pazifischen Ozean zuweilen bemerkbare — Neigung zur Anordnung der Vulkangebilde und der sie tragenden unterseeischen Rücken in nahezu gerade Linien als ein weiteres Anzeichen vermutlichen Aufbaus über Brüchen ansehen — aber in allen Fällen bleibt ein sehr hohes Maß von Unsicherheit in solchen Spekulationen. Es ist daher besser, sich auf Hervorhebung der Tatsache allein zu beschränken, daß die vulkanische Tätigkeit sich zweifellos am Grunde des Meeres sehr häufig und, wie die zahlreichen, oft von tiefem Meeresgrunde aufragenden Vulkaninseln beweisen, auch vielfach sehr intensiv geäußert hat. Die Tatsachen sprechen trotz der nur kleinen Zahl von wirklich beobachteten submarinen Vulkanausbrüchen sogar dafür, daß den submarinen Eruptionen nicht nur wegen der größeren Ausdehnung der Meeresflächen (also relativ), sondern auch wegen stärkerer Intensität (absolut) eine größere Bedeutung zukommt als den subaërischen. Aus der Ueberlegung heraus, daß das Magma die schwächsten und dünnsten Stellen der äußeren Erdkruste am leichtesten durchbrechen können muß, daß also vulkanische Ausbrüche am ehesten in Depressionen und an deren Bruchrändern erfolgen werden, findet v. Wolff die Abhängigkeit der Vulkanverbreitung von der Küste und dem Meere nur natürlich. Wohl kann man zugeben, daß die Küstenränder des pazifischen Ozeans geradezu mit Vulkanen besät sind; daß also hier offenbar ein Optimum der Vulkanicität vorliegt; aber an den Küsten des atlantischen und des indischen Ozeans fehlt das Phänomen größtenteils, soweit nicht der Einfluß des nahen pazifischen Beckens herübergreift: es tritt hier, wie zuerst E. Süß hervorgehoben hat, der Gegensatz zwischen den (hauptsächlich von jugendlichen Faltengebirgen gebildeten) pazifischen Rändern und den von abgebrochenen Schollen erzeugten atlantischen und indischen in seiner Rückwirkung auf die vulkanischen Erscheinungen deutlich zutage: der pazifische Randtypus fördert, wie Supan sich ausdrückt, den Vulkanismus, der atlantische hemmt ihn. Dagegen scheinen die Bodenflächen des atlantischen und auch des indischen Ozeans dem Vulkanismus nicht wesentlich ungünstiger zu sein als die des pazifischen Ozeans; allein es zeigt sich insofern ein Unterschied, als im atlantischen und indischen Ozean (abgesehen von den in sie hinein vorgeschobenen pazifischen Vorposten der Sunda-, Antillen- und Südsandwichbögen) die Vulkangebiete im allgemeinen gedrungene Flächenstücke bedecken, in der Südsee aber über langgestreckte Streifen sich hinziehen, wie schon oben hervorgehoben worden ist.

Wir beobachten demnach folgende Hauptgebiete junger vulkanischer Tätigkeit auf der Erdoberfläche: die ozeanischen Becken, die zirkumpazifischen Randgebiete, die mediterranen Bruch- und Faltungszonen und eine Reihe kon-

tinentaler Bruchgebiete, während daneben eine Anzahl weiterer mehr zerstreuter vulkanischer Vorkommen im Innern der Kontinente zu bemerken ist, für die genauere Kenntnisse der tektonischen Beziehungen noch völlig fehlen. Es machen dieselben aber nur einen geringen Bruchteil der jungvulkanischen Gebilde aus; ein weiterer Bruchteil derselben liegt voraussichtlich in den noch unerforschten Landgebieten, während andere und zwar sicherlich sehr zahlreiche uns wegen Eis- oder Wasserbedeckung noch unbekannt sind.

Wie groß die Zahl der jungvulkanischen Gebilde oder auch nur die der noch tätigen Essen auf der Erdoberfläche sei, läßt sich angesichts unserer noch ungenügenden Kenntnis derselben nicht angeben. An Versuchen, die in historischer Zeit tätig gewesenen Feuerberge zu zählen, hat es aber nicht gefehlt, doch weichen die erhaltenen Zahlen, je nach der Auffassung über den Begriff eines tätigen Vulkans noch stark voneinander ab: A. v. Humboldt zählte (1845) 407, Fuchs (1865) 323, Mercalli (1907) 415, K. Schneider (1911) 367 tätige Vulkane. Nur ein kleiner Teil derselben ist isoliert oder steht in einem durch anscheinend regellose Verteilung der Einzelvulkane charakterisierten Gebiet. Die überwiegende Masse der Feuerberge gehört langgestreckten Vulkanbändern oder -streifen an, welche nur zum kleineren Teil ungefähr ostwestlich streichen, während der größere Teil mehr meridionale Streichrichtung aufweist. Daher kommt es, daß einzelne Meridianstreifen, wie K. Schneider zahlenmäßig gezeigt hat, sich durch wesentlich größeren Reichtum an tätigen Vulkanen auszeichnen als andere, so die 20° Zonen 120 bis 140° ö. L., 140 bis 160° ö. L. und 160 bis 180° w. L.; die Ursache dieser Erscheinung ist in der entsprechenden Anordnung der tektonischen Hauptlinien zu suchen, deutet also auf die Eigenart tellurischer Vorgänge hin.

Nun ist aber, wie zuerst C. F. Naumann (1851) angedeutet, später (1907) K. Schneider weiter ausgeführt hat, auch eine sehr auffällige Ungleichmäßigkeit in der Verteilung der tätigen Vulkane nach Breitenzonen, insbesondere eine Anreicherung derselben in der Tropenzone zu beobachten, wie sie in ähnlicher Weise auch auf dem Monde sich erkennen läßt, so daß man hier wohl geradezu von einer kosmischen Eigentümlichkeit sprechen darf. Nach den genauen Zahlen, welche Karl Schneider bei genauerer Untersuchung des Phänomens für die einzelnen 10°-Streifen der Erde gewonnen hat, handelt es sich freilich nicht um eine ganz gesetzmäßige Abnahme der Vulkanicität mit wachsender Breite, indem sich neben kleineren Unregelmäßigkeiten namentlich die große Häufung von Vulkanen in der Zone von 50 bis 70° nördlicher Breite dem entgegenstellt; aber daß eine gewisse Bevorzugung der niederen Breiten seitens des Vulkanismus vorliegt, ergibt sich doch deutlich aus den von Schneider berechneten Relativzahlen.

Dieses Phänomen hat zuerst C. F. Naumann (Lehrbuch der Geonosie 1858 I S. 268) zu erklären versucht. Er nahm an, daß in den kalten Zonen wegen Erleichterung der Wärmeausstrahlung aus dem Erdinnern die Erdkruste stärker sei als in den Tropen, während zugleich an den Polen der flüssige Erdkern eine Verstärkung der Abplattung erfahren müsse, und schloß nun weiter, daß ein Durchbruch des Vulkanismus in den Aequatorialgegenden leichter erfolgen müsse als in den Polargegenden. Schneider dagegen suchte (Zur Geschichte und Theorie des Vulkanismus. Prag 1908 S. 102ff.) die Erscheinung auf die Kräfte zurückzuführen, welche Polschwankungen auslösen, wobei er sich auf R. Spitalers mathematische Darlegungen (in Sitz.-Ber. der k. Ak. d. Wiss. Wien, Math.-naturw. Klasse Bd. 116 1907) stützte. Eine zufriedenstellende Erklärung steht aber noch aus.

4. Einteilung, Gestalt und Bau der Vulkane. Wenn wir an unserer oben (1) gegebenen weiten Definition des Vulkanismus festhalten wollen, so können wir als „Vulkan" in weitestem Sinn jedes selbständige Formengebilde bezeichnen, welches durch das an die Oberfläche der Erde emporgestiegene Magma oder durch explosiv vom Magma freigewordene und zur Atmosphäre emporgelangte Gasmassen geschaffen worden ist. Angesichts der hohen Temperaturen, die in größeren Tiefen der Erdkruste herrschen und demgemäß auch dem Magma zukommen müssen, versteht es sich, daß beim Emporsteigen des Magmas oder seiner Gase die betroffene Erdstelle sich durch eine sehr stark erhöhte Temperatur gegenüber ihrer Umgebung auszeichnet oder ausgezeichnet hat, eine Tatsache, auf die A. Brun seine Definition des Vulkans gründete als eines Punktes der Erdoberfläche, dessen Temperatur dauernd oder in rhythmischer Wiederkehr die der Umgebung sehr stark übersteige. Aber diese Definition ist offenbar zu weit, denn es ist, auch wenn wir von den hier ebenfalls in gewissem Sinn in Betracht kommenden Thermen usw. ganz absehen wollen, der — allerdings in historischer Zeit noch nicht beobachtete — Fall denkbar, daß durch mechanische Wärmeentwicklung infolge mächtiger Verwerfungsbewegungen ebenfalls lokal eine sehr starke Ueberhitzung eintreten könnte[1]), oder daß aufsteigendes Magma nur bis in die Nähe der Oberfläche gelangte, diese also stark erhitzte, aber nicht an die Oberfläche selbst emporstieg; dann hätten wir im ersten Fall einen lokalen Wärmeüberschuß, der mit Vulkanismus gar nichts zu tun hätte, im anderen Fall zwar eine vulkanische Erscheinung, insofern die Erhitzung durch das Magma direkt bewirkt wäre, aber eben eine kryptovulkanische, weil weder das Magma noch seine explosiv befreiten Gase an die Oberfläche gelangt waren. Selbst etwaige Aufwölbung derselben oder auch eine Zerrüttung des Gesteins könnten nicht als unmittelbare Gebilde des Magmas angesehen werden.

[1]) Tatsächlich ist bei manchen Dislokationsbeben auch schon Entstehung von Waldbränden in unbewohnten Gegenden beobachtet worden.

Gemäß der oben gegebenen weiten Definition des Begriffs können als „Vulkane“ sehr verschiedenartige Gebilde angesehen werden, die von dem landläufigen Begriff des Vulkans als eines Berges sehr weit abweichen. Das Wesentliche an einem Vulkan ist eben das Vorhandensein eines Verbindungskanals oder Schlots von der Oberfläche bis in jene großen, uns nicht näher bekannten Tiefen hinab, in denen das Magma seinen Sitz hat; die Entwicklung des Oberflächengebildes selbst ist dagegen etwas mehr Zufälliges, das ebensosehr von der Art des Ausbruchs, wie von der Beschaffenheit des Mediums (Luft, Wasser, Eis) abhängt, in dem an der Oberfläche der Erde die Eruption erfolgt. Die Größe der Vulkane ist außerordentlich verschieden, aber unwesentlich für den Begriff selbst; wesentlich ist, wie gesagt, nur, daß der Verbindungsgang, der Magma oder Gase förderte, bis zu dem in der Tiefe befindlichen Magmaherde hinabreiche; wenn z. B. am Lakiberg in Südisland manche linsenförmige Lavaerhebungen von wenigen Metern Länge und wenigen Fuß Höhe und Breite vorkommen, so kann man diesen nicht die Dignität eines Vulkans zusprechen, weil sie offenbar Abkömmlinge der großen Magmamassen sind, die sich an jenem gewaltigen Spaltenausbruch von 1783 beteiligt haben; wenn aber ein gleichartiges, ebenso kleines Gebilde mit seiner ursprünglichen Oberflächenausgestaltung sich irgendwo isoliert inmitten eines sedimentären Gebietes nachweisen lassen sollte, so würde ich nicht säumen, es als einen Vulkan anzusprechen, weil eben angenommen werden müßte, daß hier Magma von der Herdtiefe her bis zur Oberfläche vorgedrungen wäre.

Derartige Gebilde kenne ich nun freilich nicht, wohl aber z. B. in Guatemala eine Anzahl „freier“ Lavaströme, d. h. typischer Lavaergüsse, die sich in ansehnlicher Entfernung von Vulkanen (25 km) ergossen haben, also nicht als Abkömmlinge der in diesen Feuerbergen aufsteigenden Lavamassen angesehen werden können, sondern offenbar einem in größerer Tiefe befindlichen Magmaherd unmittelbar entstammen; ich muß sie deshalb im Sinn der gegebenen Definition als „Vulkane“ auffassen. Die Zahl der erloschenen Vulkane, an sich schon unübersehbar groß, wird durch Hereinziehen derartiger „Vulkane“ noch vermehrt, wenngleich nicht sehr beträchtlich, da solche Gebilde doch ziemlich selten zu sein scheinen.

Einteilungen der Vulkane sind schon vielfach versucht worden und je nach dem theoretischen Standpunkt der Autoren verschieden ausgefallen. So unterschied Leopold v. Buch Erhebungskrater (d. i. durch vulkanische Kraft entstandene Aufwölbungen der Erdoberfläche mit zentraler Oeffnung) von eigentlichen durch Aufschüttung entstandenen Vulkanen, wie sie sich vielfach auch im Innern der Erhebungskrater bilden. Alexander v. Humboldt stellte diesen beiden Typen noch eine Anzahl weiterer gegenüber: aus Spalten geflossene Massenergüsse, ferner ungeöffnete Glockenberge und an der Spitze geöffnete Erhebungskegel, sowie Maare (Minentrichter oder Explosionskrater). Als später Scropes Aufschüttungstheorie den Sieg über die Erhebungstheorie davongetragen hatte, unterschied K. v. Seebach nach dem Material der akkumulierten Massen homogene Vulkane (d. h. massige, lediglich aus Laven bestehende Gebilde) von Stratovulkanen (d. h. aus wechselnden Bänken von Laven, Schlacken und Aschen bestehenden Feuerbergen); Penck nannte erstere Lavavulkane, letztere gemeine Vulkane und bezeichnete die nur aus lockeren vulkanischen Auswürflingen bestehenden Baue als Tuffvulkane; außerdem trennte er aber auch monogenetische, durch einen einzigen Ausbruch geschaffene, meist kleine Vulkane von polygenetischen. A. Stübel unterschied später monogene Vulkane, d. h. solche, die durch einen einzigen gewaltigen Magmaausfluß entstanden wären und polygene Vulkane, d. h. solche, die durch länger anhaltende, intermittierende Tätigkeit aufgeschüttet worden seien. Eine Reihe anderer Einteilungen übergehend sei hier nur noch darauf hingewiesen, daß neuerdings (1911) K. Schneider sich sehr eingehend mit der Einteilung und Morphologie der Vulkane beschäftigt hat und eine große Zahl von neuen Bezeichnungen für vulkanische Dinge (z. B. Rheumatika statt Laven, Klasmatika statt Lockerprodukte) und für die von ihm unterschiedenen Typen aufgestellt hat. Er unterschied 1. Pedioniten (d. i. Lavadecken und verwandte Formen); 2. Aspiten (d. i. Schild- oder Lavavulkane); 3. Tholoiden (d. i. Staukuppen); 4. Beloniten (Felsnadeln vom Typus der Pelénadel 1902/03); 5. Koniden (Kegelberge, meist mit Krater); 6. Homaten (Wallringe, d. i. Lockergebilde, bei denen die Grundfläche im Verhältnis zur Höhe sehr groß ist), sowie 7. Maare.

Wenn man sich vergegenwärtigt, daß bei vulkanischen Eruptionen entweder explosive Vorgänge vorherrschen oder Magma verhältnismäßig ruhig ausfließt, so ergibt sich ohne weiteres auch eine Einteilung der Vulkane in zwei Hauptgruppen: Vulkane von vorwiegend explosivem oder vorwiegend effusivem Charakter. Innerhalb der ersten Hauptgruppe sind aber wieder zwei Haupttypen zu unterscheiden, je nachdem vorwiegend Gase oder aber neben Gasen auch große Massen von Auswürflingen ausgeschleudert werden. Im ersteren Falle werden

in der Hauptsache an der Erdoberfläche Hohlformen, negative Bodenformen, erzeugt, die man als Maare oder Explosionskrater zu bezeichnen pflegt; im zweiten Fall häufen sich gewöhnlich die ausgeworfenen Massen in der Nähe der Ausbruchsöffnung in Form von Wällen oder von Bergkegeln mit zentraler Kratervertiefung auf: Aufschüttungsvulkane. Wenn aber das Magma verhältnismäßig ruhig ausfließt und an der Oberfläche der Erde erstarrt, entstehen Ausfluß- oder Lavavulkane. Die beiden letztgenannten Typen bilden also positive, der Erdoberfläche aufgesetzte Bodenformen. Zwischen den drei Haupttypen sind nun zahlreiche Uebergänge möglich und tatsächlich auch vorhanden, entstanden durch den Wechsel der Ausbruchsform (der explosiven und der effusiven) an ein und demselben Vulkan oder Nebeneinandervorkommen beider.

Maare sind kessel- oder trichterförmige Geländevertiefungen, die gewöhnlich von einem mehr oder weniger hohen Wall (also bereits einem Aufschüttungsgebilde) umgeben sind und das Ende einer Explosionsröhre darstellen. Sofern der vulkanische Ausbruch sich in der gewaltsamen Förderung großer Gasmassen erschöpft haben sollte, wie solches Cowper Read für manche Explosionsröhren der Waterfordküste im südöstlichen Irland annimmt (Quart. Journ. Geol. Soc. London 1900 Bd. 56 S. 657ff.), so werden nicht nur die Explosionsröhren, sondern auch die oberflächlichen Wälle ausschließlich von dem durch Explosionen aus dem Anstehenden losgesprengten Gesteinstrümmern ausgefüllt bezw. zusammengesetzt sein: Gasmaare im Sinne Brancas. Sofern aber bereits kleine Bomben-, Schlacken-, Lapilli-, Aschenmassen den losgesprengten Gesteinstrümmern beigemengt sind, wie sehr häufig z. B. im Uracher Vulkangebiet, entstehen Tuffmaare; wenn aber in dem ausgeräumten Explosionsrohr Magma aufsteigt und erstarrt, so kommt man zu Basalt-, allgemeiner gesagt Lavamaaren. Die kessel- oder trichterförmige Hohlform wird durch die Art des Materials, das die Wälle und die Röhrenausfüllung bildet, nicht wesentlich beeinflußt. Dagegen ändert sich natürlich ganz bedeutend die Gestalt, wenn statt einer Ausbruchsöffnung von rundlichem Umriß eine von linear gestreckter Form vorliegt: es entstehen dann langgestreckte Explosionsgräben, wie sie z. B. in prachtvoller Entwicklung an der Eldgjá in Südisland zu beobachten sind (Fig. 2).

Wenn schon in den häufig vorhandenen, die Maare umgebenden, flachen Wällen ein

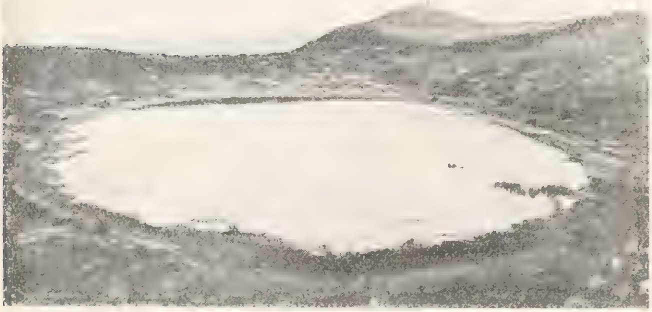


Fig. 1. Mosenberger Maar bei Manderscheid in der Eifel. Nach Photographie.



Fig. 2. Explosionsgraben Eldgjá auf Island. Nach Sapper.

Uebergang zu den Aufschüttungsvulkanen gegeben ist, so findet man nicht gerade selten auch Maare mit ziemlich hohen Wällen, bei denen man im Zweifel sein muß, ob sie durch eine einfache explosive Kraftentwicklung geschaffen wurden, oder ob man nicht etwa Reste von Aufschüttungsvulkanen vor sich hat, die durch eine große zentrale Senkung die Form von Maaren erhalten haben. Dies scheint mir z. B. bei dem Maar von Apoyo in Nikaragua wahrscheinlich, beim Maar von Coatepeque in Salvador möglich zu sein. Friedländer hat im nördlichen Japan einige Maarseen durch Senkung zu erklären versucht, die etwa durch unterirdisches Abfließen von Magmamassen und dadurch gebildete Hohlräume verursacht worden sein könnte.

Besondere Formmodifikationen sonst normaler Maare können dadurch entstehen, daß Explosionen so benachbart erfolgt sind, daß die geschaffenen Hohlräume zum Teil zusammenfallen. Liegen die Eruptionspunkte längs einer Linie, so erhält man perlschnurartig zusammengedrängte Explosionskrater oder Explosionsgräben mit girlandenartig geschwungenen Rändern; ist die Zusammendrängung der Ausbruchspunkte nicht linear angeordnet, so können ziemlich unregelmäßige Maare mit großen Buchten entstehen (so z. B. der Braccianer See), oder auch größere, in der Hauptsache wieder der Kreisform sich nähernde Becken (z. B. Bolsena See, vielleicht auch Laacher See).

Da bei den bisher näher bekannten isolierten Maaren sehr große Ungleichheiten in der Höhe des Walls an verschiedenen Seiten nicht vorhanden sind, so kann man auch nicht annehmen, daß schräge Ausbruchskanäle benutzt worden wären oder daß die Ausräumung ganz allmählich erfolgt wäre, also wegen der Verteilung des Auswurfs auf eine längere Zeit dem Wind die Möglichkeit eines stärkeren Einflusses gestattet hätte. Dagegen zeigen manche Vulkane der Provinz Gerona (Spanien) in prächtiger Weise den Uebergang von Maaren zu Aufschüttungsvulkanen, insofern zwar offenbar durch eine gewaltige Explosion plötzlich große Hohlformen ausgeräumt wurden, aber nachher fast ausschließlich vulkanische Lockermassen (besonders Aschen und Lapilli) ausgeschleudert wurden. Da nun während dieses Vorganges starker Wind herrschte, so sieht man zuweilen auf einer Seite des Kraters oder Maars das durchbrochene Sedimentärgestein ohne irgendwelche vulkanische Absätze, auf der anderen Seite aber einen (natürlich kraterlosen) Schlacken- und Lapillihügel von ansehnlicher Höhe.

Aufschüttungsvulkane entstehen durch explosive Ausbrüche, bei denen außer bedeutenden Gasmengen auch große Massen zerspratzten Magmamaterials ausgeschleudert werden. Losgerissene Trümmer der in der Tiefe anstehenden Gesteinsarten fehlen unter den Auswürflingen freilich auch nicht; aber sie treten, im Gegensatz zu den Maaren, stark gegenüber dem ausgeworfenen magmatischen Material zurück. Bei der Entstehung dieser Vulkane wirkt die Art und der momentane Zustand des Mediums, in dem der Ausbruch erfolgt, besonders stark auf die Form zurück. Insbesondere ist der Gegensatz der beiden Medien Wasser und Luft sehr groß, während ein Ausbruch unter Eis zwar anfänglich durch die entstehenden Schmelzwassermassen (Gletscherlauf) manche Eigenart in die Ausgestaltung der vulkanischen Gebilde hineinträgt, aber nach dem Wegschmelzen der benachbarten Eismassen sich durchaus wie ein subaërischer Ausbruch verhält.

Wohl entziehen sich die eigentlichen Vorgänge der submarinen Eruptionen am Ausbruchsort selbst naturgemäß der unmittelbaren Beobachtung, aber es ist klar, daß durch das dichtere Medium die Auftriebskraft der festen Auswurfsstoffe viel rascher erlahmt als in der freien Atmosphäre, daß daher die nachdringenden Auswurfsmassen die im

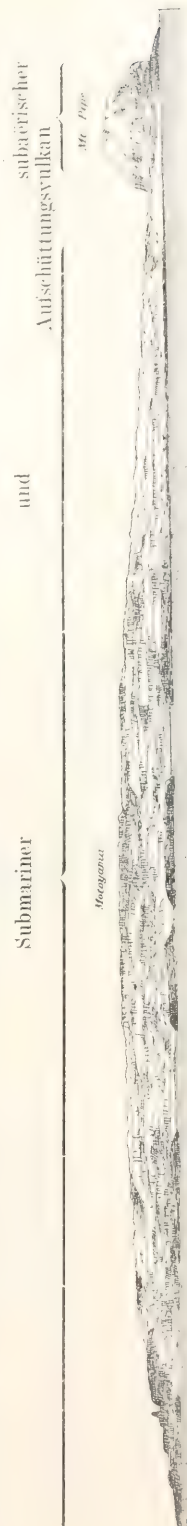


Fig. 3.

Auftrieb erlahmenden Auswürflinge leichter und auch intensiver beiseite drängen, wohl unter Hervorbringung radial nach außen gerichteter Wasserströmungen, die die Auswürflinge auf eine relativ weite Entfernung hin vertragen, ehe sie allmählich zum Absatz kommen. Der Erfolg ist die Erzeugung wesentlich sanfter abgeböschter Erhebungen, als sie in der freien Luft zustande kommen, ein Gegensatz, der in besonders augenfälliger Weise auf der Abbildung zutage tritt, wo T. Wakimizu (Publ. of the Earthquake Investigation Committee in foreign languages No. 22 C, Pl. III, 2), einen submarinen und einen subaërischen Tuffkegel in ihrem Nebeneinandervorkommen abbildet (Motoyama und Mt. Pipe Fig. 3).

Nehmen wir für subaërische Aufschüttungen zunächst den einfachsten Fall an, daß nämlich völlig ruhige Atmosphäre herrsche und daß keine nennenswerten Erschütterungen des Bodens erfolgen, so haben wir Bedingungen, wie sie G. Linck in seinen instruktiven Experimenten über die Entstehung von Aufschüttungsvulkanen (Jubiläumsband des Neuen Jahrbuches für Min. Geol. und Pal. 1907, S. 91ff.) annahm. Linck hat durch diese mit Sand ausgeführten Versuche gezeigt, daß die Höhe des Aufschüttungsgebildes von der Auswurfsmenge abhängt, daß die Neigung der Böschung sich mit Verkleinerung der Auswürflinge vergrößert, die bedeckte Grundfläche aber mit Vergrößerung derselben und Vermehrung der Auswurfshöhe; die äußere Böschungslinie wird in der Mitte fast gerade, oben konvex, unten konkav, die Kraterböschung steiler, oben konvex, unten fast gerade; der obere Kraterrand wird, wie bei vielen kleinen Schlackenkegelchen der Natur, gerundet. Durch abwechselnde Verwendung von weißem und rotem Sand vermochte Linck sogar den inneren Bau des Aufschüttungsmodells sehr klar darzustellen und nachzuweisen, daß die Isohypse des Kraterrandes sich immer parallel bleibt, der Radius des betreffenden Kreises aber während der Operation schwankt, zuerst relativ groß ist, dann bis zu einem Minimum abnimmt, um sich dann andauernd bis zu beliebiger Höhe des Berges zu vergrößern.

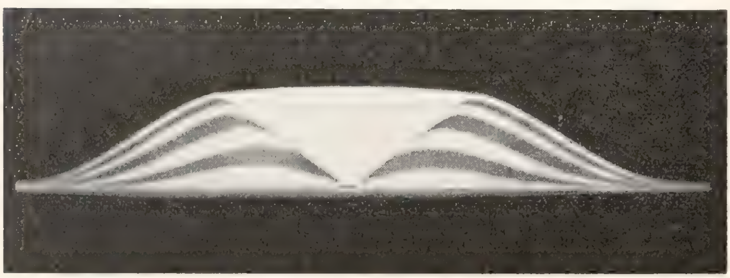


Fig. 4. Künstlicher Aufschüttungsvulkan von Linck.

Wenn nun in der Natur die durch natürliche Aufschlüsse geschaffenen Durchschnitte und die ohne weiteres erkennbare äußere Gestalt der Vulkane sich nicht in allem dem Versuchsmodell anpassen wollen, so ist das in Komplikationen, wie Windbewegungen, starken Bodenerschütterungen, Einsturzerscheinungen, Bodenbewegungen, Denudation u. dgl. begründet, aber der hohe didaktische und explikatorische Wert des Experimentes wird dadurch in keiner Weise berührt.

Wenn in der Natur — bei ruhiger Luft — die Aufschüttung nur kurz dauerte und keine sehr großen Auswurfsmengen ausgeschleudert worden waren, so entstanden Ringwallberge oder Wallringe (Homaten nach K. Schneiders Nomenklatur), d. h. Aufschüttungsvulkane mit relativ geringer Höhe, aber großem Durchmesser des Gesamtgebildes; wurden aber sehr große Massen von Auswürflingen ausgeworfen, so entstanden Kegelberge mit Gipfelkratern (Koniden in der Namengebung Schneiders, der zuerst diesen Gegensatz scharf hervorgehoben hat).

Bei stark bewegter Luft wird die Form der Aufschüttungsgebilde ganz wesentlich modifiziert. Statt eines geschlossenen Wallrings kann bei gleichsinnig bleibender Windbewegung ein offener, gekrümmter Wall von hufeisen- oder sichelartigem Grundriß entstehen, wie dies 1909 beim Ausbruch des Chinyero auf Tenerife festgestellt worden ist, oder es können, wie bei der Parasitenreihe am Westhang des Pilas in Nikaragua, die vom Wind abgewendeten Kraterränder wesentlich höher werden als die anderen, auch wohl, wie beim Taburete in Salvador oder dem Buenavista in Guatemala, geradezu lehnstuhlartige Kraterformen entstehen, oder aber, wie wohl am Barba in Kostarika, lange Aschenkämme sich dem Kegelberge vom Krater aus angliedern. (Aehnliche Berge und Kraterformen können freilich auch bei schräger Stellung des Eruptionskanals und ruhiger Luft entstehen, während dagegen abwärts gerichtete Ausbruchswolken, (Glutwolken) nach den Erfahrungen am Mont Pelé 1902/03 zu schließen, keine besonderen positiven Bodenformen aufbauen). Bei sehr starker Luftbewegung, wie sie z. B. während des

großen Sta. Maria-Ausbruchs in Guatemala (24./25. Oktober 1902) geherrscht hat, kann es sogar vorkommen, daß trotz der ungeheuren, nach Kubikkilometern zählenden Auswurfsmassen überhaupt keine nennenswerte Umwallung um den Krater herum sich aufbaut, sondern die Auswürflinge sich über weite Flächen verteilen und dort Lockerdecken erzeugen, während an der Stelle des Ausbruchs in der Hauptsache nur der Explosionskrater, also eine negative Bodenform, übrig bleibt. Daß dies aber möglich ist, ist nicht nur eine Folge der starken Windbewegung gewesen, sondern auch des gewaltigen Auftriebs, (der die Aschen- und Bimssteinmassen in viele Kilometer Höhe emporschleuderte und damit der Transporttätigkeit des Windes großen Vorschub leistete), ferner der Leichtigkeit und relativ großen Angriffsflächen, die die Mehrzahl der Auswürflinge dem Winde bot, während die schweren, kompakten, beim gleichen Ausbruch zuweilen in auffallend flachen Flugbahnen ausgeschleuderten Steine durch den Wind zwar in ihrer Verbreitung beeinflußt, aber nicht völlig bedingt wurden. Bei Ausbrüchen, wo der Auftrieb die Schlacken- und Aschenmassen nur wenige hundert Meter emportreibt, wird der Einfluß des Windes schon wesentlich geringer sein und bei sehr geringer Explosionskraft und nennenswerter Schwere der ausgeschleuderten Objekte tritt der Einfluß des Windes unter Umständen ganz zurück. Das scheint besonders da der Fall zu sein, wo Lavafetzen nur wenige Fuß oder Meter emporgeschleudert werden, wie es vielfach bei sehr dünnflüssigen Magmen vorkommt; in solchen Fällen hat dann aber auch das Auswurfsobjekt gar nicht die Zeit, vor dem Niederfallen völlig zu erstarren, vielmehr kommt es noch plastisch auf den Boden herab, schweißt oder klebt sich den zuvor niedergefallenen Fladen an und erzeugt nun Kegel und Wälle, die natürlich nicht mehr die gesetzmäßigen Böschungen von Abrollfiguren zeigen, sondern viel steiler sein können, und oft ganz unregelmäßige Profillinien aufweisen; außerdem können diese Schweiß- oder Klebschlackengebilde, die besonders aus Island und Hawaii, aber neuerdings auch vom Aetna beschrieben worden sind, nie bedeutende Höhen erreichen, wie dies ja aus der ganzen Entstehungsweise klar hervorgeht.

Von wesentlichem Einfluß auf die Gestalt der Aufschüttungsvulkane ist natürlich auch die Form der Auswurfsöffnung: wenn dieselbe statt rundlicher Gestalt längliche besitzt, so werden die entstehenden Aufschüttungsgebilde dementsprechend umgeändert, verlängert, der Grundriß oval statt rund; und wenn die Ausbruchsöffnung eine lange Spalte ist, so entstehen oft doppelte Locker- oder Schweißschlackenwälle (Fig. 5). Es kann aber auch vorkommen, daß große Gasblasen von geringer Expansivkraft sich in einem dünnflüssigen Magma ansammeln und dasselbe zu glockenförmigen Gebilden geringer Größe auftreiben, die dann in solcher Form erstarren (primäre Hornitos, wie sie aus Island bekannt geworden sind).

Stellen wir uns nun vor, daß die Explosionskraft des aufgestiegenen Magmas noch geringer ist als in den Fällen, die zur Entstehung von Schweißschlackengebilden führen, so begreifen wir, daß die entstehenden Formen der Lavavulkane (Ausflußvulkane) in der Hauptsache nur noch durch den Flüssigkeitsgrad der Lava, die Schwerkraft sowie die Art der Oeffnung und des Geländes beeinflußt werden.

Ist das austretende Magma zähflüssig, so kann es über der Oeffnung sich zu ziemlich steilen Kuppen aufstauen, bei denen das nachdringende innere Magma das jüngere ist (Quellkuppen, Staukegel, wie sich solche in historischer Zeit mehrfach gebildet haben, so 1866 in Santorin, in den Jahren 1902 bis 1903 im Pelékrater, 1909 im Tarumaikrater (Hokkaido). Es kann sich bei schlierenartiger Beschaffenheit des Magmas

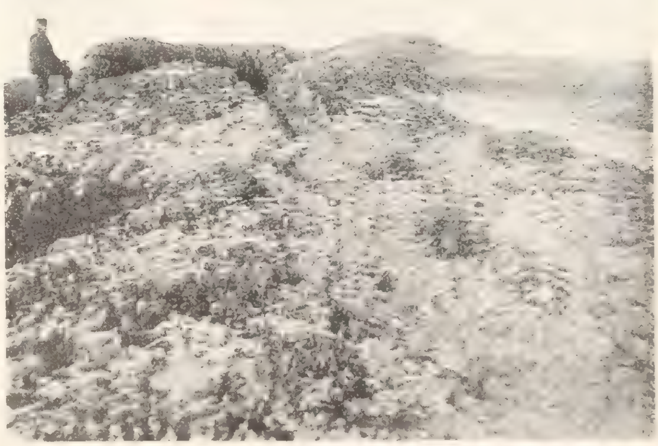


Fig. 5. Schweißschlackenwall am Laki. Nach Sapper.

auch leicht eine Zwiebelstruktur einstellen, wie sie Reyer experimentell durch Durchpressen verschiedenfarbiger Gipslagen durch einen Spalt nachgeahmt hat. Bei gleichartiger Beschaffenheit des Magmas oder raschem Verlauf des Vorgangs scheint keine Zwiebelstruktur aufzutreten und es kann aus Spalten, die sich an der äußeren Erstarrungskruste bildeten, auch noch flüssige Lava in kleinen Bächlein austreten und nachträglich erstarrend die Kuppe vergrößern, wie Mercalli Ähnliches an der Cupola des Vesuv beobachtet hat. Dieser Entstehung dürften auch manche glockenförmige ungeöffnete Eruptivberge gewesen sein, wie sie A. v. Humboldt so oft von den Anden her erwähnt. Wenn das zähe Magma nicht aus rundlicher Oeffnung, sondern aus Spalten austritt, so entstehen langgestreckte Lavarücken oder jungeruptive Rückengebirge.

Ist das austretende Magma sehr dünnflüssig, so ist die topographische Lage der Ausbruchsstelle von größter Wichtigkeit für die künftige Gestaltung der aufgesetzten Bodenform: liegt die Ausbruchsöffnung, gleichviel ob sie geringe Längserstreckung zeigt oder spaltenförmig ist, am Grund einer Geländevertiefung, so wird durch den Austritt ein Lavasee geschaffen, dessen Spiegel durch Nachschub von unten höher und höher steigen kann und beim Erstarren der Massen eine Lavaebene zurückläßt, über der als Zeichen früherer Hochstände da und dort auch wohl noch Lavastandmarken sich zeigen (wie vielfach in isländischen, auch amerikanischen und pacifischen Kratern).

Erfolgt der Ausfluß aus einer auf geneigter Fläche befindlichen Oeffnung von geringer Längserstreckung, so strömt die Masse, teilweise unterwegs erstarrend, als Lavastrom dem Gefälle folgend nach abwärts; tritt längs einer Spalte, wie z. B. 1878 beim Krakatindurausbruch auf Island, in ihrer ganzen Ausdehnung Lava aus, so fließt dieselbe in breiter Front bergabwärts und erzeugt zusammenhängende Lavadecken von großer Ausdehnung. Solche Spaltenergüsse sind nicht nur in älteren geologischen Perioden, sondern auch noch in tertiärer Zeit und im Diluvium an vielen Stellen in großer Mächtigkeit und Ausdehnung erfolgt und haben in häufiger Wiederholung weite Landstriche mit mächtigen Systemen von Lavabänken überdeckt, so z. B. im Westen der Vereinigten Staaten von Nordamerika, in Schottland, den Faröer, auf Island und vielen arktischen Gebieten. Ursprüngliche Unebenheiten des Geländes sind durch die ersten Lavaüberflutungen dabei vielfach ausgeglichen worden.

Erfolgen aber Ausflüsse dünnflüssiger Lava für lange Zeiten intermittierend aus ein und derselben zentralen Oeffnung, so baut sich um dieselbe allmählich eine flachböschige (2—12°), schildförmige Erhebung auf: es entsteht ein Schildvulkan, wie



Fig. 6. Schildvulkan, Island. Nach einer Photographie von Dr. F. Stödtner.

solche in Japan, Island, Ostafrika vielfach nachgewiesen sind. Sie sind entweder, wie mehrfach auf Island, durch ziemlich gleichmäßigen Überlauf höchst dünnflüssiger Lavamassen gebildet worden, die bankförmig übereinander erstarrten, oder aber, wie auf Hawaii, durch Ausfluß etwas weniger dünnflüssiger Massen, die jeweils in Form wohlindividualisierter Lavaströme niedergingen. Nach den Ausbrüchen zieht sich offenbar vielfach die Lavasäule zurück und ihr folgt längs konzentrischer Verwerfungen der Kraterboden; bei Verringerung des Querschnitts der Lavasäule können auf diese Weise auch Terrassen in dem entstehenden Vulkanschacht (Pit) übrig bleiben. Die Umgebung der Austrittsstelle der Lava ist häufig durch einen steileren kegelförmigen Kraterring (bis 30° Neigung) ausgezeichnet, oder auch durch Lavaorgeln oder -spitzen, d. h. jäh aufragende hornähnliche Hohlsäulen aus Lava (wohl erstarrte Lavafontänen).

Auf dem Meeresboden scheinen Lavaergüsse sich durchaus gleichartig zu verhalten, wie an der festen Erdoberfläche.

Wenn nun schon zahlreiche Schildvulkane durch ausschließlichen Ausfluß von Lava gebildet worden sind, so ist doch für einzelne auch das Auftreten explosiver Ausbrüche und Absatz der entsprechenden Produkte bekannt (so Kilauea 1789), so daß also Uebergänge zu den Aufschüttungsvulkanen vorkommen. Ungemein häufig tritt aber bei Vulkanen, die vorzugsweise explosiv tätig sind, also Lockerprodukte liefern, auch Lavaförderung hinzu, sei es daß die Lava im Krater aufsteigt, bis Ueberlauf über die niedrigsten Teile der Umwallung

erfolgt, oder daß unter dem Druck der Lavasäule die Seitenwände des Berges durchbrochen werden und an den Hängen ein Lavastrom hervorfließt. Da sich diese Vorgänge an Vulkanen vom explosiven Typus häufig wiederholen können, so sind derartige Gebilde, die in den äußeren Umrissen die Gestalt reiner Aufschüttungsberge bewahren können, teils aus lockeren Auswurfsmassen, teils aus geflossenen Lavaströmen und den zu diesen hinführenden Radialgängen zusammengesetzt: Stratovulkane im Sinne Karl v. Seebachs, gemeine Vulkane nach Penck, gemischte Vulkane nach Supan. Wenn die effusive Förderung vor der explosiven stark überwiegt, so können Bergkegel mit mäßigen Böschungen entstehen (ca. 15°), die man etwa Lavastromkegel nennen könnte (so z. B. Las Flores und Las Viboras in Guatemala). Das Auftreten von Vulkanen, die wie der S. Maria in Guatemala, fast ganz aus Lavafels bestehen, aber trotzdem die steilen Böschungen von Stratovulkanen aufweisen, legen ferner die Vermutung nahe, daß durch nachträgliches Aufschmelzen von Lockermassen Lava an deren Stelle getreten sein mag.

Wie durch Auftreten von mächtigen Lavaströmen die reine Aufschüttungsform an den Hängen oder noch häufiger und intensiver am Fuß modifiziert werden kann (durch rippenartige Hervorragungen oder terrassenförmige Absätze), so können aber auch rein explosive Vorgänge, durch Bildung von Explosionskratern, die in die Hänge eingesenkt sind oder den Aufschüttungskrater am Gipfel ersetzen können, die Gestalt komplizieren. Noch weit häufiger erfolgen explosive Flankenausbrüche (z. B. am Aetna) in radialen Reihen auf neugebildeten Spalten, und es können auf diese Weise zahlreiche Vulkanparasiten an Vulkanhängen entstehen. In sehr vielen Fällen sind aber die seitlichen kleinen Ausbrüche so weit ab vom Zentrum der vulkanischen Tätigkeit erfolgt, daß die entstehenden kleinen Vulkanberge nicht mehr den Hängen des Hauptvulkans aufsitzen, sondern in einiger Entfernung vom Fuß derselben aufragen (Begleitvulkane, wie vielfach in Mexiko und Zentralamerika).

Nicht unwesentliche Modifikationen der Vulkanformen entstehen ferner durch Aenderungen in der Tätigkeitsintensität, wodurch nicht selten inmitten eines wohlerhaltenen Kraters ein neuer Ausbruchskegel sich erhebt, unter Umständen (wie im Viejo, Nikaragua) sogar innerhalb des letzteren noch ein dritter kleiner Kegel aufsteigen kann. Andere Modifikationen bewirkt die Verlegung des Tätigkeitszentrums, sei es in einer Richtung, wodurch langgestreckte Vulkanrücken oder auch, bei weiterer Entfernung der Ausbruchszentren, Zwillings-, Drillings- usw., kurzum Geschwistervulkane entstehen (vielfach in Guatemala), sei es ohne besondere Bevorzugung einer Richtung, so daß sich recht verschiedenartige Konfigurationen bilden können, z. B. ein neuer Kraterkegel sich etwa gerade auf einem vorher vorhandenen Kraterwall aufbaut (z. B. Ghaie auf Neupommern oder Pacaya in Guatemala). Wenn aber nach langer Ruhepause und demgemäß schon vorgeschrittener Abtragung innerhalb eines großen Kraters konzentrisch oder exzentrisch die vulkanische Tätigkeit aufs neue erwacht und einen neuen Aufschüttungskegel erzeugt, der durch ein ringförmig gekrümmtes Tal, ein Atrium, vom älteren Bau getrennt ist, so bekommt man Doppelberge vom Typus Somma-Vesuv, wie sie in außerordentlich großer Zahl in allen Teilen der Erde wiederkehren usf. Andererseits können sich aber gleichzeitig auch über einer und derselben Spalte zahlreiche größere und kleinere Vulkane in Reihen aufbauen, wie dies in größtem Maßstabe 1783 beim Lakiausbruch auf Island der Fall gewesen ist.

Zuweilen treten in einem vulkanischen Gebiet die Ausbrüche an immer neuen Stellen auf, so daß schließlich Vulkangruppen, oder, wenn die Vulkanbaue völlig miteinander verwachsen, vulkanische Gebirge entstehen (so z. B. auf dem Azoren oder den kleinen Antillen).

Neue Komplikationen der Formgestaltung entstehen auch wohl dadurch, daß, wie häufig in regenreichen Gebieten, sich die Regenwasser in undurchlässigen Kratern zu Kraterseen ansammeln oder daß bei Inselvulkanen das Meer oder der See durch eine Bresche der Umwallung eindringt und damit einen Kraterhafen bildet (z. B. Insel Neu-Amsterdam, Maug in den Marianen, Johann Albrechthafen auf Umea in den Französischen Inseln u. dgl.).

In nicht seltenen Fällen bringen auch Einbrüche, die zuweilen von Explosionskratern nur sehr schwer zu unterscheiden sind, neue Formelemente in die Gestaltung der Vulkanberge.

Ohne auf alle sonst noch möglichen und tatsächlich vorkommenden Formenkombinationen eingehen zu wollen, muß aber doch noch einiger Modifikationen gedacht werden, die durch besondere Aeußerungen der vulkanischen Kraft hervorgebracht werden können, nämlich durch Hebung und durch Extrusion.

Hebungen weiter Gebiete sind während oder kurz vor oder nach einem Vulkanausbruch sehr häufig; sie beeinflussen aber meist die Gestalt nicht wesentlich. Ganz anders aber steht es mit lokalen Hebungen,

die zeitenweise oder dauernd den Vulkangestalten ganz neue Züge verleihen können. Das auffälligste Beispiel dieser Art ist die Extrusion der bekannten Felsnadel (Obelisk, Turm, Felszahn, nach K. Schneider: „Belonit") des Mont Pelé 1902/03, die als fester Fels aus fester Oeffnung mit ungleicher Geschwindigkeit ausgepreßt wurde und durch Längs- wie Querstreifen ausgezeichnet war. Bei Beginn der Extrusion am 3. November 1902 zeigte das etwa 150 m im Durchmesser zeigende Gebilde nach Lacroix 1343, am 24. November aber 1575 m über dem Meer; dagegen war die Höhe infolge mehrfachen Abbruchs am 6. Februar 1903 auf 1424 m zurückgegangen; am 31. Mai war das Maximum von 1617 m über dem Meer erreicht; in der Nacht vom 6./7. Juli erfuhr das Gebilde einen Verlust von 63 m und als nach längerem Regenwetter die Gipfelregion des Mont Pelé Anfang August wieder sichtbar wurde, war das Wahrzeichen der Landschaft verschwunden und an seiner Stelle erhoben sich mehrere kleine Nadeln.

Nicht minder bedeutsam war die lokale Hebung einer etwa 3 km langen, $^3/_4$ km breiten Vulkanscholle des Usu in Hokkaido (Japan) im Jahre 1910 um 155 m längs einer Verwerfungsspalte, die eine wesentliche und dauernde Veränderung der topographischen Verhältnisse der Gegend bewirkte, obgleich die Hebung später (1911) bis auf einen Betrag von etwa 60 m wieder zurückgegangen war (Imm. Friedländer, Ueber den Usu, Petermanns Mitt. 1912 I S. 311f. und H. Simotomai in Ztschr. d. Gesellschaft für Erdkunde zu Berlin 1911 Heft 10 und 1912 Heft 1).

Diese und andere Beobachtungen haben die mögliche Aktivität der vulkanischen Kraft unwiderleglich bewiesen. Wenn aber H. Reck (Isländische Masseneruptionen, Geol. u. paläont. Abhandl. Neue Folge IX Heft 2) einige isländische Gebilde geradezu als Beweise für das Vorkommen von Erhebungskratern im Sinne L. v. Buchs anführt, so fehlt seiner Beweisführung doch bisher das Zwingende durchaus, da die betreffenden Erscheinungen auch anderweitig zu erklären sind. Das Vorkommen von eigentlichen Erhebungsvulkanen muß also nach dem gegenwärtigen Stand unseres Wissens geleugnet werden. Aber es fehlt nicht an Bildungen, die wir als Enderfolg von Hebungen auffassen dürfen, welche in der Tiefe stecken gebliebene Magmamassen (Lakkolithen) hervorgebracht haben mögen (vgl. die Artikel „Lagerungsform der Gesteine" und „Gebirge der Erde"). Neben den großzügigen Arten von Lakkolithbergen vom Typus der Henry Mountains finden sich auch höchst eigenartige, mehr örtlich beschränkte Gebilde, so das Steinheimer Becken und das Ries, die nach W. Branca und E. Fraas in diese Kategorie von Bildungen gestellt werden müssen. Es sind dies zwei in die Hochfläche der schwäbischen Alb eingesenkte Kessel, der erstere von $2\frac{1}{2}$, der letztere von rund 25 km Durchmesser. In ersterem ist der Braune Jura bis in das Niveau des oberen Weißen Jura emporgepreßt, während im Rieskessel Granit ansteht, also sich in einer Höhenlage befindet, wie sie dieses Eruptivgestein sonst nirgends in der Umgebung besitzt. Dazu kommt, daß in der Umgebung des Rieskessels große Mengen von Granit, Keuper und Jura teils in Schollen, teils als durcheinander geknetete Masse sich zeigen, die die genannten Forscher als Erfolg vulkanischer Ueberschiebungen erklären wollen. Diese Verhältnisse sollen auf eine Hebung durch einen Lakkolithen hindeuten, der im Steinheimer Becken einfach gestaltet war und nirgends zutage trat, während der Rieslakkolith, der mehrköpfig gewesen sein dürfte, durch etliche explosive (Tuff- und Schlacken-) Eruptionen sich auch oberflächlich geltend machte. Die jetzige Oberflächengestaltung ist ein Produkt der nachfolgenden Erosion (vgl. W. Branca und E. Fraas, Abwehr der Angriffe W. Kranz', im Centralbl. f. Min., Geol. u. Paläont. 1911, S. 450ff., wo auch weitere Literatur angeführt ist).

Der beste Ausdruck für die zuletzt genannten Gebilde wäre wohl Vulkanembryonen; da derselbe aber von Branca bereits für die Maare vorweggenommen wurde, so könnte man vielleicht von kryptovulkanischen Kesseln reden, während die gehobenen Stellen (Klosterberg bei Steinheim) unter den Begriff der Lakkolithberge einbegriffen werden können.

Lokale Gesteinszerrüttungen im Vorries erklärt Branca (Die Griesbreccien des Vorrieses, Sitz.-Ber. Kgl. preuß. Ak. d. Wiss., phys. math. Kl. 1903, 748ff) als Anzeichen unterirdischer vulkanischer Explosionen der Miozänzeit und gibt damit einen weiteren Weg zum Erkennen kryptovulkanischer Vorgänge an der Oberfläche der Erde an.

Wenn schon die erwähnten kryptovulkanischen Bildungen der Erklärung manche Schwierigkeit und selbst Rätsel bieten, so noch mehr der berühmte Coon Butte oder Meteorkrater bei Sunshine (Arizona), ein 50 bis 60 m hoher Hügel mit einem etwa 170 m tiefen, unten 700, oben etwa 1400 m im Durchmesser besitzenden Krater, dessen Wände von Kalk- und Sandsteinen in rings nach außen abfallenden Bänken gebildet sind. Man hat diese merkwürdige Bildung, die vulkanischer Gesteine entbehrt, aber zahlreiche Meteorsteine aufwies, als Wirkung eines Lakkolithen oder einer aus der

Tiefe kommenden Explosion oder aber des Einschlags eines Meteoriten aufgefaßt, ohne daß für eine dieser Ansichten bisher ein durchschlagender Beweis möglich gewesen wäre (Literatur, von J. Partsch zusammengestellt, in Ztschr. Ges. f. Erdk., Berlin 1913, Die transkontinentale Exkursion etc.)

5. **Die Größenverhältnisse und die Verbreitung der einzelnen Vulkanarten.** Die Größenmaße jeder der verschiedenen Vulkanarten sind außerordentlich verschieden und auch innerhalb ein und desselben Vulkangebiets finden sich oft Gebilde derselben Art in sehr wechselnden Dimensionen. Maare sind von den verschiedensten vulkanischen Gegenden bekannt, so in Europa von der Eifel, von der schwäbischen Alb, von der Auvergne, von Italien, in Amerika von Mexiko und Zentralamerika, in Asien von Japan. Wenn man jedoch, wie das genetisch, aber freilich nicht systematisch genommen richtig ist, Maare und Explosionskrater für gleichbedeutend ansieht, so ist die Verbreitung der Gebilde außerordentlich viel größer und in den meisten Vulkangebieten finden sich dann Beispiele dafür.

Die Größendimensionen sind ungemein verschieden. Wenn man nach Brancas Aufnahmen der Uracher Maartuffgänge auf die einstigen Oberflächenverhältnisse schließen darf, so hätte es Maare von wenigen Dekametern Durchmesser gegeben, wie es auch solche Explosionskrater gar nicht selten gibt. Andererseits kommen aber auch einfache Maare von mehreren Kilometern Durchmesser vor; ja selbst die Seen, welche den tiefen Teil vieler Maare ausfüllen, sind oft schon mehrere Kilometer lang und breit; so hat z. B. der See von Apoyo in Nicaragua 4 bis 4½ km Durchmesser, das Maar selbst etwa 6 km, der See von Coatepeque in Salvador 5 km Längsachse, das Maar selbst ca. 2 km mehr; dagegen schwankt die Größe der Maare des Staates Puebla in Mexiko nach Ordoñez zwischen 600 und 1880 m Durchmesser. Das Urmaar von Masaya in Nicaragua ist aber etwa 10 km lang, 6 breit. Beim letztgenannten und zahlreichen anderen großen Maaren ist freilich der Zweifel gestattet, ob es sich nicht eher um Einsenkungsbecken oder um kombinierte Aktion mehrerer sehr benachbarter Einzelexplosionen handelte (s. oben). Einer der größten in historischer Zeit entstandenen Explosionskrater ist der des Cosegüina (Nicaragua) mit 2½ km Durchmesser (entstanden im Januar 1835).

Reine Aufschüttungsvulkane, aus Aschen, Lapillis oder Schlacken aufgebaut, haben zumeist nur geringe Größenausmaße, sind auch wohl in den meisten Fällen das Produkt eines einzigen Ausbruches, wie der Monte nuovo bei Pozzuoli (Sept. 1538) oder der Doppelkegel Cerro Negro am Vulkan Pilas in Nicaragua, wovon der Südkegel 1850, der Nordkegel 1867 entstanden ist, oder zahlreiche der Parasiten des Aetna u. dgl. Während das erstgenannte Beispiel, wie gar manche andere, einen selbständigen Vulkan darstellt, gehört dagegen die große Mehrzahl der Vulkane dieser Gruppe zu den Parasiten oder den Begleitvulkänchen großer Feuerberge. Die Höhenmaße pflegen zwischen 50 und 300 m zu schwanken; die Krater sind meist groß im Verhältnis zum Gebilde, zuweilen auch von beträchtlicher Tiefe, die Form ist teller-, kessel- oder trichterförmig. So zeigt der Vulkan del Desagüe in Salvador bei 50 m Eigenhöhe einen Kraterdurchmesser von 120 m und eine Tiefe von etwa 48 m des trichterförmigen Kraters; dagegen hat der Sumasate in Guatemala bei 70 m Eigenhöhe einen tellerförmigen Krater von ca. 20 m mittlerer Tiefe, der Monte Nuovo aber bei 130 m Höhe einen Durchmesser des Kraters von 620 m bei einer Tiefe von 120 m. Die Verbreitung reiner Lockervulkane ist sehr groß; Beispiele davon finden sich in fast allen Vulkangebieten und selbst an Schildvulkanen, wie dem Mauna Kea auf Hawaii, finden sich zahlreiche Parasiten dieser Gattung.

Nicht selten zeigen schon kleine kurzlebige Vulkänchen neben Lockerförderung auch Lavaausfluß und die Regel ist das bei langlebigen Feuerbergen, die in häufiger Wiederholung immer neue Materialien aus der Tiefe bringen, bald in zerspratzter Form, bald in Form ausfließender Lava: Stratovulkane, die allergemeinsten, fast in allen Vulkangebieten reich vertretenen Vulkantypen, die infolge ihrer rhythmischen Tätigkeit auch bedeutende Höhen erreichen können, obgleich durch gelegentlich auftretende starke Explosionen auch wohl wieder Abnahme der Höhe auftritt. Gesetzmäßige Beziehungen zwischen den Dimensionen des Kraters und des Berges gibt es nicht, doch erweist sich die Regel in den meisten Fällen als zutreffend, daß der Krater im Verhältnis zum Gesamtberg im allgemeinen um so kleiner ist, je größer dieser letztere ist: Ausnahmen sind freilich, namentlich infolge explosiver Vorgänge, auch nicht selten. Manche Stratovulkane sind trotz ziemlich wechselvoller Bildungsgeschichte nur zu geringer Höhe emporgewachsen, so z. B. der San Diego in Salvador (relative Höhe 320 m, Tiefe des ziemlich großen Kraters etwa 60 m im Mittel). Dagegen zeigt der berühmte Cosegüina in Nicaragua bei etwa 1200 m Eigenhöhe einen Krater von etwa 2½ km Durchmesser und wohl 400 bis 500 m Tiefe, der Vesuv bei 1300 m Höhe einen Kraterdurchmesser von 570 m, der Aetna bei etwa 2900 m relativer Höhe einen solchen von 450 m, die Kljutschewskaja Sopka (Kamtschatka) bei 4560 m Höhe einen Kraterdurchmesser von 665 m, der Popocatépetl bei rund 3200 m Eigenerhebung einen Krater von etwa 600 m Durchmesser und gegen 300 m mittlerer Tiefe; der Turrialba in Costarica besitzt bei 3342 m absoluter und etwa 2500 m relativer Höhe einen dreiteiligen Gipfelkrater von etwa 1400 m Länge bei etwa 700 m mittlerer Breite und rund 100 m mittlerer Tiefe. Der Cotopaxi in Ecuador hat bei 5950 m absoluter und 2140 m relativer Höhe einen Gipfelkrater von nur 750 m Längsaxe und geradezu minimal sind die freilich häufig und stark wechselnden Krateröffnungen des Stromboli im tyrrhenischen Meer, der bei 926 m absoluter Höhe nach Bergeat eine relative Höhe von etwa 3200 m besitzt. In manchen Vulkangebieten, z. B. den phlegräischen Feldern, fehlen hohe überragende Kegel vollständig, weil sich die vulkanische Tätigkeit zersplittert hat und in Mittelamerika kann man beobachten, daß die großen Kegel sich in der Hauptsache an den Enden des ganzen Systems aufbauen, wo die vulkanische Kraft sich auf eine einzige Linie beschränkt hat, während in Südostguatemala da, wo eine Verteilung auf viele Ausbruchspunkte stattgefunden hat, auf weiten Strecken keine großen Feuerberge vor-

kommen. Minimal sind die Kraterchen, der Thoroddsen südlich der Sveinagjá (Nordisland) auf einer nur 10 m langen Spalte antraf; waren doch die Durchmesser der sehr regelmäßigen Kraterchen nur 12—100 cm!

Klein, in den meisten Fällen nicht über wenige Dekameter Höhe hinausgehend, sind die Schweißschlackengebilde und primären Hornitos, während die Staukegel wieder sehr häufig hunderte von Metern, manche durch Ausfluß zähflüssiger Magmamassen entstandene domförmige Vulkanberge über tausend Meter relativer Höhe erreichen: so der Cerro Quemado in Guatemala bei 3179 m absoluter Höhe 1250 m Eigenhöhe, eine Reihe der großen kraterlosen Vulkanberge Ecuadors aber mehrere tausend Meter. Letztere sind selbständige Vulkane, während die kleinen Staukuppen in vielen Fällen nur Teile bestehender Stratovulkane darstellen.

Außerordentlich verschieden in ihren Dimensionen sind die Schildvulkane oder Lavakuppen; so gibt Thoroddsen als kleinsten der isländischen Schildvulkane (Island, Ergänzungsheft 152 zu Petermanns Mitteilungen 1906 S. 127) den Háleyjarbunga an mit 44 m Höhe und einem Krater von 138 m Durchmesser, als größten den Trölladyngja (1491 m) mit 600 m Eigenhöhe und einem Krater von 1600 m Länge und 380 m Breite. Dagegen erreicht der Mauna Loa auf Hawaii 4168 m absoluter Höhe, und man kann ihm sogar eine Eigenhöhe von fast 10000 m zuschreiben, wenn man in Betracht ziehen will, daß die Inselreihe aus einem bis 6000 m tiefen Meere emporsteigt. Vergegenwärtigt man sich dazu noch die geringen Böschungen der Schildvulkane und die daraus sich ergebende gewaltige Grundfläche, so findet man, daß unter den Schildvulkanen die größten Vulkane der Erde vom zentralen Ausbruchstypus zu suchen sind. Die Verbreitung der Schildvulkane ist, wie es scheint, ziemlich beschränkt: Island, manche Inseln der Südsee Ostafrika, die japanischen Inseln bergen zahlreiche Repräsentanten; neuerdings hat aber Schneider darauf hingewiesen, daß auch sonst unter jüngeren Lockerbauten sich Schildvulkane teilweise bergen könnten (Aetna).

Bemerkenswert ist, daß Schildvulkane (auf Island sicher und anderwärts wahrscheinlich) nicht in Reihen auftreten und so in einem gewissen Gegensatz zu den Stratovulkanen stehen.

6. Tätigkeit der Vulkane, Art der geförderten Stoffe. 6a) Tätigkeit der Vulkane. Obgleich naturgemäß die eigentlichen Vulkanausbrüche unser Hauptinteresse in Anspruch nehmen, so sind doch auch manche in der Tiefe sich abspielende Vorgänge an der Erdoberfläche unmittelbar wahrnehmbar. Die unschuldigsten dieser Aeußerungen vulkanischer Vorgänge sind die Schallphänomene, unterirdisches Getöse (Retumbós der Spanier), das sich zuweilen mit erschreckender Stärke vernehmen läßt, ohne daß auch nur die leiseste Erschütterung sich bemerken ließe. Langsam und lautlos aber ist ein anderes häufiges Phänomen an Vulkanen: gewisse Flächen beginnen sich zu erwärmen, die Vegetation (eventuell Kulturen) stirbt ab, es bilden sich auch wohl Fumarolen, Quellen werden warm — und nach Jahr und Tag kehrt der frühere Zustand wieder zurück: offenbar war das Magma im Vulkanschlot emporgestiegen und hatte sich nachher wieder zurückgezogen. Wesentlich häufiger und gefährlicher sind aber vulkanische Beben, die vereinzelt oder in ganzen Schwärmen, leicht oder schwer, aber meist in örtlicher Beschränkung auftreten, zuweilen gewaltige Erdrutschungen erzeugen und schweren wirtschaftlichen Schaden hervorrufen; sie sind Anzeichen vulkanischer Vorgänge in der Tiefe (Magmabewegungen, Explosionen), können vulkanischen Ausbrüchen vorangehen, sie begleiten oder ihnen nachfolgen, können aber auch ganz ohne sichtbaren Zusammenhang mit Ausbrüchen bleiben, wenn eben der Erregungszustand des Magmas wieder nachläßt, wie andererseits auch Vulkanausbrüche ohne seismische Begleiterscheinungen oder Vorboten erfolgen können.

Von den verschiedenen Ausbruchstypen selbst ist in historischer Zeit eine ganze Reihe unmittelbar beobachtet worden, so daß man über die Vorgänge einigermaßen gut unterrichtet ist.

Reine Gasausbrüche sind freilich in historischer Zeit nur vereinzelt beobachtet worden, so der Ausbruch des Shirane in Japan 1882, durch den ein Gesteinspfropf von 200 m Durchmesser zertrümmert und in die Luft gesprengt wurde oder der des Bandaisan vom 15. Juli 1888, ebenfalls in Japan. Letzterer Ausbruch war insofern der bedeutungsvollere, als er nicht nur eine Art Krater von 383 ha aussprengte, sondern auch an einer Stelle erfolgte, wo die Folgen des Ausbruchs sehr schwerwiegende waren. Wenige Minuten nach einem heftigen Beben erfolgte 7½ Uhr vormittags eine gewaltige Explosion am Kobandai; zugleich sah man eine Rauchsäule höher und höher über ihm aufsteigen, worauf bald völlige Finsternis und hernach Schlammregen einsetzte. Als der Berg nachher untersucht wurde, zeigte es sich, daß der größere Teil des Gipfels, etwa $1^1/_5$ cbkm, weggesprengt und in Form eines riesigen Bergsturzes zu Tal geflossen war, wo er 7130 ha Land bedeckte und 461 Menschen tötete. Wada berichtet (Der Ausbruch des Bandaisan, Mitt. der deutschen Gesellschaft für Natur- und Völkerkunde Ostasiens V, 1889, S. 71ff.), daß hier und da frische schlackige Auswürflinge gefunden wurden; sonst aber war aus der Tiefe jedenfalls nur Gasförderung erfolgt; die Gase, die später dem Krater entströmten, waren besonders Wasserdampf und schweflige Säure. Die zuerst geförderten Gase hielt Wada für Wasserdampf; ein Beweis für seine Ansicht liegt aber nicht vor.

Die Entstehung eines reinen Aufschüttungsvulkans ist zuerst genauer im Jahre 1538 beobachtet worden (Monte Nuovo). Nachdem seit langer Zeit am Golf von Pozzuoli Beben aufgetreten waren, häuften sie sich besonders in der Nacht vom 27./28. September; am 28. trat das Meer um etwa 200 Schritt zurück und am 29. September 2 Uhr vormittags erschien der Berg: die Erde wölbte sich auf, öffnete sich dann und warf einige Wasserstrahlen und Flammen aus; dann vergrößerte sich die Oeffnung und aus einem Schlunde wurden Flammen, Rauch, Bimssteine, Schlacken und Blöcke ausgeworfen; ein Schlammregen ging in der Umgebung nieder und die Aschen wurden bis Calabrien getragen. In weniger als 12 Stunden war der Berg schon fast so hoch wie jetzt. Aber zwei Tage und zwei Nächte dauerte der Ausbruch noch an und nach eintägiger Pause begann er am 2. Oktober aufs neue; dann war wieder eine zweitägige Pause und nochmals energische kurze Tätigkeit, worauf Ruhe eintrat und nur für etliche Monate noch Fumarolen spielten.

Auffallend ist an diesem Bericht nur die Nachricht von einem Aufwölben des Bodens vor dem Ausbruch; ein solches Phänomen fehlte aber z. B. beim Ausbruch des Chinyero auf Tenerife 1909, der ebenfalls mit Lockerauswürfen begann: Es befand sich am 18. November d. J. der Bauer José Hernandez Lopez bei der Arbeit, nur etwa 100 m vom ersten Ausbruchspunkt entfernt; er beobachtete Erbeben der Erde und zweimaliges Sausen wie von einer großen Schar Tauben und berichtet dann weiter: „Es erhob sich ein großes Getöse und die Büsche flogen in die Luft, wobei sie, sich überschlagend, die Höhe von drei großen Kiefern“ — also wohl 80 m? — „erreichten, vermengt mit Rauch und mit schwarzer und roter Erde; zugleich kamen große Steine heraus, aber man sah kein Feuer, alles breitete sich oben aus und es begann heißer Sand zu fallen, den man auf der Hand nicht auszuhalten vermochte.“ Es ist begreiflich, daß der Mann nunmehr die Flucht ergriff und nichts Weiteres mehr beobachtete; aber dankbar muß man ihm sein, daß er wenigstens über die ersten Anfänge eines Lockerausbruchs völlig klar berichtet hat!

Rasch und im Verlauf nicht unähnlich, wenngleich unter ganz anderen Verhältnissen, erfolgen auch große Lockerausbrüche: so z. B. der Sta. Mariaausbruch von 1902 (Guatemala). Ein schweres mit Senkung an der Küste verbundenes Beben hatte am 18. April eine lange Serie vulkanischer Beben, zum Teil von bedeutender Stärke, hervorgerufen. Am 24. Oktober 1902 5 Uhr nachmittags hörte man ohne besondere Vorzeichen in der Stadt San Felipe vom Sta. Maria her, der von Wolken verhüllt war, ein gewaltiges Rauschen und Brausen; nach 5 Minuten aber war wieder alles still. Erst um 7 Uhr abends begannen in der Umgebung des Vulkans Aschen und Bimssteine zu fallen und als um 8 Uhr die Wolken sich zerstreuten, sah man, daß vom Südhang des Sta. Maria sich eine riesenhafte Aschensäule unter steten Wirbeln, durchzuckt von gewaltigen Blitzen und durchzogen von unzähligen rundlichen Lichtlinien zu mindestens 10 km Höhe erhob; der ganze Berg zitterte ununterbrochen und starke Donnerschläge verkündigten heftige Explosionen, deren Intensität sich immer mehr steigerte. Am 25. Oktober gegen 1 Uhr früh stellte sich Steinhagel ein, der etwa 18 Stunden dauerte und in ziemlich gleichmäßiger Weise kleine und mäßig große, vom Untergrunde des Berges losgerissene Amphibolitstücke auswarf. In der Nacht vom 25./26. Oktober kam der Vulkan wieder zur Ruhe, hatte aber in der Folge noch zahlreiche Dampf- und Aschenausbrüche, die jedoch nur noch wenig zu den Auswurfsmassen beisteuerten. Die Hauptmenge (gegen 5½ cbkm) war bei dem ersten Hauptausbruch gefördert worden, der zugleich einen elliptischen Krater von mehr als 1 km Länge und 200 bis 250 m Tiefe geschaffen hatte. — Bei manchen Lockerausbrüchen sind die ausgeschleuderten Auswurfsmassen noch größer; so wurden für den Krakatauausbruch 1883, der ebenfalls keine Bergbildung verursachte, 18 cbkm, beim Tamboraausbruch von 1815 (Sumbawa, Sundaarchipel) sogar 150 cbkm Auswurfsmassen berechnet.

Während beim Sta. Mariaausbruch, wie bei der großen Mehrzahl der Explosivausbrüche die Richtung der Ausbruchssäule senkrecht war, kommt es zuweilen infolge entsprechender Stellung des Ausbruchskanals zu schräger Richtung des Auswurfs, so z. B. am Vesuv 1822 und 1906, nach Lacroix auch 79 n. Chr.

Viele Ausbrüche von Stratovulkanen begnügen sich aber nicht mit Förderung in die Höhe geschleuderter Lockermassen und Gase, sondern weisen mancherlei andere Vorgänge auf. Berühmt ist vor allem der Peléausbruch 1902/03 durch seinen merkwürdigen Verlauf geworden: Nach einem leichten Beben am 23. April 1902 stiegen am folgenden Tag zum ersten Male schwarze aschenbeladene Dampfwolken 500 bis 600 m hoch aus dem Krater (Etang sec) auf; im Krater selbst erhob sich aus dem dort gebildeten Schlammsee ein kleiner dampfender Aschenkegel. Nach mannigfachen Ruhepausen steigerte sich die Tätigkeit in immer drohenderer Weise; am 5. Mai 12 Uhr 45 Minuten nachmittags vernichtete ein im Tal der Rivière Blanche niedergehender Schlamm-

strom (offenbar erzeugt durch explosive Ausschleuderung des Schlammsees) die Usine Guérin; am 6. Mai bemerkte man zum erstenmal Feuerschein im Krater; am 7. wurden glühende Blöcke emporgeschleudert oder rollten aus dem Krater hervor; in der Nacht vom 7./8. Mai erzeugten schwere Gewitterregen sekundäre Schlammströme und am 8. Mai morgens 8 Uhr 1 M. trat unter gewaltigen Detonationen die furchtbare von Blitzen durchzuckte Glutwolke hervor, die unter rascher Raumzunahme mit rasender Geschwindigkeit über Täler hinweg nach abwärts schoß und als eine etwa 150 m mächtige, aus hochtemperierten Gasen und gewaltigen Lockermaterialien bestehende Masse binnen wenigen Minuten die Stadt St. Pierre und deren 28000 Einwohner durch ihren Windschlag wie ihre mechanischen und thermischen Einwirkungen vernichtete. Und während immer neue Glutwolken in den folgenden Monaten abwärts schossen oder



Fig. 7. Absteigende Ausbruchswolke (Glutwolke) des Mont Pelé. Nach Lacroix.

im Tal der Rivière Blanche abwärts flossen, daneben auch aufsteigende Eruptionswolken häufig spielten, staute sich im Innern des Étang sec ein Lavastaukegel immer höher auf. Aus ihm wuchs von November 1902 bis Juli 1903 die oben besprochene berühmte Felsnadel heraus und nach deren Vernichtung erfuhr der Lavadom durch Injektion ein neues kräftiges Wachstum, bis allmählich in den folgenden Jahren die Tätigkeit erlahmte und wieder schließlich dem Ruhezustand Platz machte.

Ausfluß von Lavaströmen erfolgte bei diesem Ausbruch nicht, ist aber z. B. bei dem noch in aller Erinnerung lebenden Ausbruch des Vesuv 1906 oder den Radialausbrüchen des Aetna 1910 und 1911, wie bei ungezählten älteren Ausbrüchen vorgekommen. Bei den Aetnaausbrüchen war zum Teil die Explosionskraft sehr gering, so daß neben Lockerschlackenkegeln sich auch eine Reihe von Schweißschlackenkegeln bilden konnten.



Fig. 8. Felszahn des Mont Pelé im März 1903. Nach Lacroix.

Wie der Lavaerguß an Stratovulkanen, sei es nun aus dem Krater, oder aus sich neu bildenden Flankenöffnungen, ganz ruhig erfolgen kann, so ist auch der gesamte Eruptionstypus sehr dünnflüssiger Lavamassen der **Schildvulkane** durch eine auffallende Ruhe der Vorgänge ausgezeichnet, so zwar, daß die Bewohner Hawaiis häufig nur durch den Lichtschein am Himmel von vulkanischen Vorgängen Kenntnis erhalten, während freilich in anderen Fällen dabei oder zuvor auch heftige Beben auftreten können. Und doch sind auch die Ausflüsse der äußerst dünnflüssigen Lava oft von überwältigender Großartigkeit; traten doch bei manchen Gelegenheiten am Mauna Loa (so 1852) die unter gewaltigem Druck hervortretenden Lavamassen, bis 300 m breit, als Springquell hervor und sprangen zeitenweise bis 200 m hoch und die riesenhaften Lavaströme selbst, die (offen oder, wie am Matavanu, in langen Lavatunneln) mit außer-

ordentlicher Geschwindigkeit zu Tale fließen können, sind an sich schon ungemein eindrucksvoll und großartig. Nicht minder großartig und interessant ist aber auch das Spiel glühendflüssiger Lavaseen, wie solche so oft in den Kraterschächten des Kilauea oder Mauna Loa auf Hawaii, 1905 bis 1911 auch im Krater des Matavanu auf Sawai (Samoa) oder im 16. Jahrhundert im Westkrater des Masaya (Nikaragua) vorhanden waren: das noch nicht ganz aufgeklärte zirkulatorische System derselben, das Branden der Lavawogen, das — nach Perret durch Gasauftrieb zu erklärende — Aufspritzen von Lavafontänen, die Bildung schwimmender Inseln im Lavasee, u. dgl. m. sind ungemein eindrucksvoll.

6b) Art der geförderten Stoffe. Durch die vulkanischen Ausbrüche werden teils gasförmige, teils feste oder glühendflüssige Stoffe gefördert. Ueber die Natur der bei den großen Paroxysmen geförderten Gase ist man in der Hauptsache auf Vermutungen angewiesen, da ein unmittelbares Auffangen der Gase im allgemeinen während eines intensiven Ausbruchs unmöglich ist. Wenn man bis vor kurzem ziemlich allgemein geglaubt hat, daß Wasserdampf das vorwiegende, von Vulkanausbrüchen gelieferte Gas sei, so ist man neuerdings unter dem Eindruck der Untersuchungen A. Bruns im Laboratorium und im Feld vielfach davon zurückgekommen. Wenn ich aber auch geneigt bin zuzugeben, daß die großen Anfangseruptionen von Vulkanen wasserfrei oder wasserarm sein können, so muß ich doch andererseits auf Grund eigener Beobachtungen am Santa Maria 1902 annehmen, daß auch Wasserdampferuptionen auftreten können. Nach Brun dürften die paroxysmalen Gase denen entsprechen, die er selbst im Laboratorium bei Erhitzung noch „aktiver", d. h. explosionsfähiger Eruptivgesteine erhielt (s. unten: Cl, HCl, SO_2, CO_2, CO u. a.). Demgegenüber hat aber jüngst Frank A. Perret (The Lava Fountains of Kilauea. The Am. Journ. of Science XXXV 1913 S. 146) darauf hingewiesen, daß nach seinen Erfahrungen am Vesuv 1906 und Stromboli 1912 die paroxysmalen, direkt aus dem Vulkanschlot hervorgekommenen Gase atembar und wohl von derselben Zusammensetzung wie die atmosphärische Luft selbst seien, während seiner Ansicht nach die Cl-, HCl-, SO_2-, CO_2- usw. Gase erst unter dem Einfluß von Luft, Wasser und chemischen Prozessen frei würden — eine Ansicht, die sich mit den Ergebnissen der von Brun im luftleeren Raum angestellten Versuche freilich nicht vereinigen läßt.

Die Gase, welche Vulkane nach den Paroxysmen aushauchen, sind unter Umständen direkter Auffangung zugänglich: Die Gase, die F. Stoklasa (Chemische Vorgänge bei der Eruption des Vesuv im April 1906, Chemikerzeitung 1906, Nr. 61) am 4. Mai 1906 aus Stellen nahe beim Krater auffing, bestanden in HCl, NH_3, SH_2 und CO_2, während SO_2 darin fehlte, aber im Vulkansand vom Kraterrand enthalten war. Die gelblichweiße Rauchmasse, die über dem Vesuvgipfel schwebte und von vielen als Wasserdampf angesehen wurde, bestand nach Bruns und Stoklasas übereinstimmender Angabe hauptsächlich aus Ammoniumchlorid.

Mit wachsender Entfernung vom Krater nimmt im allgemeinen, wie Sainte-Claire Deville, Fouqué, Th. Wolf u. a. übereinstimmend gefunden haben, die Temperatur der Fumarolen ab, während gleichzeitig der Charakter der Aushauchungen sich ändert. Die heißesten Fumarolen von mehr als 500° C sind trocken und ohne Druck; sie liefern in der Hauptsache Chloride von Natrium, Kalium, Eisen und Mangan, während die nächsttiefer temperierten (bis 360°) hauptsächlich HCl und SO_2 neben etwas H_2S und CO_2 aushauchen, noch tiefer temperierte aber neben abnehmenden Mengen von SO_2 und HCl besonders CO_2, H_2S und Wasser, (nach Bruns Beobachtungen am solfatarischen Papandajan (Java) auch O und N). Nach Brun ist der Druck und Wasserdampfgehalt der Fumarolen bei 110 bis 120° C am stärksten. Die nieder temperierten Fumarolen sind an ruhenden Vulkanen sehr häufig. Sehr starke CO_2-Emanationen treten bei manchen Vulkanen, z. B. beim Vesuv, am Schluß eines Ausbruchs an vielen Stellen auf.

Die aus einer oberflächlichen Fumarole von 400° am Mont Pelé im Juli 1902 von Lacroix und Giraud gesammelten Gase enthielten nach Moissan 13,67% O, 54,94 N, 0,71 Argon, 15,38 CO_2, 1,60 CO, 5,46 Methan, 8,12 H und Spuren von HCl und Schwefeldämpfen.

Die bei Vulkanausbrüchen geförderten festen Auswürflinge sind teils losgerissene Bruchstücke der an den Wandungen oder im Untergrund anstehenden Gesteinsmassen (von manchen als „Auswürflinge" im engeren Sinn bezeichnet), teils erstarrte Fragmente der im Schlot aufgestiegenen Lava; ob die Erstarrung schon im Vulkanschlot oder erst in der Luft vollendet wurde, kommt dabei nicht in Betracht. Diese Lavafragmente kommen in den verschiedensten Größen vor; sie können ansehnliche Größe erreichen (Blöcke, oft viele Kubikmeter groß, stellenweise in Java in Lavatrümmerströmen zusammengedrängt) oder mäßige Größe (über und unter Kopfgröße, wie die Mehrzahl der Bomben), oder sie können um Nußgröße sein (Lapilli), oder zu „Sanden" oder selbst feinen „Aschen" werden; sie können kom-

pakt oder schlackig sein. Aschen vermengen sich mit Wasser zu Schlamm und zahlreich findet man an Stellen, wo Aschenfall unter Regen erfolgte, Pisolithe, d. i. etwa erbsengroße, konzentrisch schalige Schlammkügelchen (z. B. vielfach in Pompeji, oder in der Umgebung des Laacher Sees); starke Regengüsse erzeugen Schlammassen, die auf geneigter Unterlage abwärts strömen und zu Tuffen verhärten. (Löwl hat freilich vorgeschlagen, die subaërischen Schlammstromgebilde als Traß und nur die unterseeischen Schlammablagerungen als Tuff zu bezeichnen). Lavafetzen, die noch glühend ausgeworfen worden sind („Bomben") erhalten oft im Flug rundliche oder birnförmige oder auch gedrehte Gestalten, und wo die im Innern sich entwickelnden Gase die glasartig erstarrte Außenrinde sprengt, entstehen sogenannte Brotkrustbomben (wie vielfach 1866 in Santorin, 1888 am Volcano oder 1902 am Mont Pelé). Noch plastisch zur Erde fallende Lavafetzen nehmen dort Fladengestalt an.

Ausfließende Lava nimmt, soweit es sich um eine Begleiterscheinung von Ausbrüchen handelt, entweder Staukuppenform an, wenn die Lava sehr zähflüssig war, oder, weit häufiger, Stromform, wenn sie dünnflüssiger war und der Ausfluß auf geneigtem Gelände erfolgte. Aber auch hier finden sich noch sehr große Unterschiede, indem kieselsäurereichere Laven minder dünnflüssig zu sein pflegen, als kieselsäureärmere, kühlere langsamer fließen, als heißere. Naturgemäß spielen die Neigungsverhältnisse ebenfalls eine große Rolle. Wie bei allen Flüssigkeiten ist die Bewegung in der Mitte am stärksten.



Lavabombe. $^1/_8$ natürlicher Größe. Laacherseegebiet. — Gedrehte Bombe. $^1/_3$ natürlicher Größe. Volcano. — Brotkrustenbombe. Mont Pelé.

Fig. 9. Nach E. Kayser.

Die Laven enthalten beim Ausfließen noch zahlreiche Gase, von denen manche mit schwachleuchtender Flamme brennen, und flüchtige Stoffe, die sich allmählich ausscheiden und als Sublimationen an der erkalteten Kruste absetzen (besonders häufig K-haltiges NaCl oder aber NH_4Cl, das nach Stoklasa zweifellos mit der Lava aus der Tiefe kommt). Je nachdem die Gase sich leicht oder schwer vom Magma trennen und je nachdem die Magmen sehr dünnflüssig oder schwerflüssiger sind, erstarrt die Oberfläche glatt, mit gekröse-, strick- oder fladenähnlichen Formen (glatte Lava, Fladen- oder Stricklava, auf Hawaii Pahoehoe, auf Island Helluhraun genannt) oder aber mit zackiger Oberfläche, wobei oft Blöcke losgesprengt werden (rauhe Lava oder Schollen-, Blocklava, auf Hawaii Aa, auf Island Apalhraun genannt). Durch gegenseitige Reibung können die losgelösten Blöcke und Stücke sich zu rundlichen Gebilden abreiben, die zuweilen in großer Zahl wie Gerölle vor dem Lavastrom hergeschoben und auf



Fig. 10. Vesuv. Fladenlava. Photographie.

seinem Rücken getragen werden. Ein prinzipieller Unterschied zwischen Pahoehoe und Aa besteht nicht, denn Dutton hat auf Hawaii nachgewiesen, daß ein und derselbe Strom beide Formen aufweisen kann: die glatte auf steilem Gehänge, die rauhe bei geringerer Neigung und dementsprechend kleinerer Geschwindigkeit.

Da die Gase am ehesten sich an den Grenzflächen der Ströme, also oben und unten entwickeln, so sind diese sehr häufig porös gestaltet, während das Innere kompakt erstarrt. Sofern sich die Gase in größeren Massen an einzelnen Stellen ansammeln, können sie gewaltsam durchbrechen und Stücke der Lava mit sich reißen, wodurch Lavaschornsteine oder selbst Schlackenkegel entstehen können. Bei geringerer Intensität des Gasdrucks wölbt sich auch wohl die Lavadecke kuppel- oder domförmig auf und erstarrt so zu Hornitos. Stellenweise ragen aus isländischen Lavafeldern auch turmartige kompakte Lavapilze oder Lavapfropfen auf, deren Bildung bisher noch nicht einwandfrei erklärt ist (Extrusion ähnlich der der Peléfelsnadel?). Wenn die Lava oberflächlich erstarrt ist, kann das Innere noch lange fließfähig bleiben; es wälzt sich dann langsam vorwärts und läßt hinter sich einen hohlen Raum, der durch Einstürzen der Decke nachher zu einer offenen Rinne werden kann. Zahlreich entstehen Lavatunnel bei den großen dünnflüssigen Lavaströmen der Schildvulkane.

Die Maße der Lavaströme sind außerordentlich verschieden. Selbst wenn man von den zuerst von W. Volz näher beschriebenen Miniaturlavaströmchen des Papandajan (Java) absieht, die zum Teil nur wenige Dekameter Länge und stellenweise nur einige Dezimeter Breite zeigen, sind die Unterschiede ungemein groß; denn es kommen neben typischen Lavaströmen von noch nicht 100 m Länge und wenigen Metern Breite stellenweise (so auf Hawai) andere vor, die 50 bis 70 km Länge und stellenweise mehrere Kilometer Breite aufweisen. Der größte, in historischer Zeit erfolgte Lavaerguß ist aber der teils stromartig, teils flächenartig entwickelte, aus zahlreichen Einzelöffnungen der Lakispalte im Jahre 1783 in Südisland erfolgte, dessen Flächenbedeckung von Thoroddsen auf 565 qkm, dessen Volumen von demselben verdienten Forscher auf mehr als 12 cbkm berechnet worden ist.

7. Erlöschende vulkanische Tätigkeit. Nach einem Ausbruch kann der betreffende Vulkan sehr rasch in vollständige Untätigkeit übergehen. In den meisten Fällen erfolgen aber im Krater und in geringerem Maß an vielen Vulkanen auch an den Außenhängen Aushauchungen von Gasen, Dämpfen und anderen flüchtigen Stoffen, die für lange Zeit gleichartig und konstant bleiben, wennschon auch sie gewisse Schwankungen nach Intensität und thermischem Verhalten aufweisen. Die relative Konstanz der Aushauchungen spricht dafür, daß es sich um Stoffwanderungen handelt, die sich aus den im Ausbruchsapparat zurückgebliebenen noch heißen Lava- oder Magmamassen vollziehen, nachdem durch die Paroxysmen selbst bereits eine große Menge von Gasen und flüchtigen Stoffen entfernt worden war. Außer Wasserdampf liefern die Fumarolen ruhender Vulkane SO_2, H_2S, CO_2, CO, O, N, HCl, CH_4 u. a., aber auch Schwefel und Sublimationen von Alkalichloriden, Eisenchlorid und infolge von Oxydationen auch Alkalisulfate, seltener Spuren von Flußsäure usf. Sehr häufig sind Absätze von Schwefel, meist durch Zersetzung von H_2S oder SO_2 entstanden. Fumarolen, die schwefelhaltige Gase liefern, pflegt man Solfataren zu nennen. Von besonderem Interesse ist die neuerdings viel diskutierte Frage nach der Herkunft des Wasserdampfes: Viele leiten ihn mit E. Süß aus dem Magma selbst ab, andere mit A. Gautier aus dem Konstitutionswasser von Gesteinen der Tiefe, während A. Brun und seine Anhänger darin nur Wiederaushauchungen von eingedrungenem vadosem Wasser erblicken. In der Tat hat Brun für diese Ansicht eine Reihe von triftigen Gründen und Beobachtungen anführen können; sicher ist, daß der Wasserdampfgehalt der Fumarolen mit dem Charakter der Witterungserscheinungen sich stark ändert, namentlich nach Regen plötzlich zunehmen kann.



Fig. 11. Blocklava zwischen Namlagira und Niragongo (Zwischenseengebiet in Ostafrika).

Aber bemerkenswert ist, daß es neuerdings (1912) A. L. Day gelungen ist, in den

vom Lavasee des Kilauea direkt aufgesammelten Gasen Wasser nachzuweisen (Geophysical Laboratory of the Carnegie Institution of Washington, Annual Report 1912, S. 99).

Wie übrigens bei einem tätigen Vulkan der chemische und thermische Charakter der Fumarolen mit wachsender Entfernung vom aktiven Zentrum sich ändert, so auch beim ruhenden Vulkan im allgemeinen mit zunehmender zeitlicher Entfernung vom letzten Ausbruch. Das letzte bei schon weit vorgeschrittener Erkaltung sich massenhaft noch einstellende Gas ist Kohlensäure; die Stellen, wo sie in größeren Mengen austritt, nennt man Mofetten.

In manchen vulkanischen Gebieten können Gasemanationen noch in außerordentlich weiter zeitlicher Entfernung seit den letzten Ausbrüchen fortdauern, wie z. B. die jungvulkanischen Gebiete Deutschlands, namentlich der Eifel, noch immer gewaltige Mengen von CO_2 liefern. Sehr bedeutend sind auch die CO_2-Emanationen des andesitischen Vulkangebiets im Komitat Háromszék (Ungarn), wo der Aufenthalt auf einzelnen Wiesen wegen dieser Emanationen direkt gefährlich ist und die Höhle Büdös-barlang jährlich neben 4340 kg H_2S noch 1½ Mill. kg CO_2 fördert.

Wo die vulkanischen Aushauchungen auf vadose Wassermassen stoßen, da können sie sich in denselben auflösen und zugleich können sie dieselben stark erwärmen. So entstehen in alt- oder jungvulkanischen Gebieten häufig Säuerlinge, Mineralquellen und Thermen der verschiedensten Art. Nach v. Knebels und K. Schneiders Darlegungen darf man annehmen, daß Geyser und viele andere warme Quellen nichts anderes als im Grundwasser ertrunkene Fumarolen sind. Je nach der Beschaffenheit des Bodens und Grundwassers können an Stelle von Fumarolen Klarwasserquellen, Schlammquellen oder auch Schlammsprudel, Schlammvulkane (paint pots) treten. (Dieselben Gebilde können freilich unter anderen Voraussetzungen auch in nichtvulkanischen Gebieten vorkommen.)

Vulkane, welche noch bedeutende und kraftvolle Gasemanationen zeigen, nennt man — mit Hinblick auf den Zustand der Solfatara bei Pozzuoli — solfatarisch. Manche Erscheinungen, so das in der genannten Solfatara zu beobachtende Auffrischen der Fumarolentätigkeit beim Näherbringen von Fackeln oder brennenden Strohwischen an eine Fumarolenöffnung, sind noch nicht hinreichend erklärt. Schneiders Nomenklatur nennt den „solfatarischen Zustand“ die „pneumatitische Phase“ des Vulkans.

8. Denudation. Die Vulkane unterliegen, wie alle Oberflächengebilde der Erde, natürlich auch der Verwitterung und Abtragung. Die Denudation beginnt bei Lockergebilden vielfach schon während des Ausbruchs, indem, wie 1906 am Vesuvkegel sehr schön zu beobachten war, an steilen Hängen die Aschenmassen, namentlich die noch heißen, unter dem Einfluß der Schwere und unter Begünstigung durch Erderschütterungen, aufschlagende Projektile u. dgl. ins Rutschen kommen und tiefeingeschnittene Radialtäler an dem Kegel zurücklassen können (Fig. 12). Sehr verschieden verhalten sich die Lockergebilde, die auch ohne Zersetzung schon leicht abtragbar sind, gegen Regen. Dieser fällt vielfach schon während des Ausbruchs in großen Massen (nach der älteren Ansicht infolge der Kondensation der vom Vulkan geförderten juvenilen Dampfmassen, nach Brun aber infolge Kondensation des Wasserdampfs der Luft wegen Abkühlung durch Beschattung). Lockere Lapilli-, Schlacken- und Bimssteinmassen saugen das Regenwasser wie ein Schwamm auf und sind dadurch so lange gegen Abtragung durch Flächenspülung geschützt, bis auch sie durch Zersetzung des Gesteins oder Vollsetzung der Poren mit äolischen Staubmassen wasserundurchlässig geworden sind. Aschenmassen aber werden durch Durchfeuchtung sehr rasch undurchlässig und zwingen deshalb das auffallende Regenwasser zu sofortigem Abfluß, wodurch binnen kürzester Zeit unzählige Spülrinnen und Bachläufe



Fig. 12. Vesuvgipfel nach dem Ausbruch von 1906. Nach Dr. Stredtner.

entstehen, die gewaltige Mengen von Aschen und andere lockere Auswürflinge mit sich führen und zu Tal schaffen, oft mit solcher Ueberlastung der Flüsse, daß diese zu wilden Strömen mit gewaltigen, über die Ufer tretenden Schlammfluten werden.

Es entsteht so in kürzester Zeit ein System von Radialfurchen und Radialtälern um den Aufschüttungsberg, wie nach sehr langen Zeiträumen auch um den Lavaberg, wenn eben die vorschreitende Verwitterung hier die Möglichkeit zu intensiverer Abtragung und Erosion geschaffen hat. Elbert hat neuerdings bei Untersuchung von Vulkanen des Sundaarchipels gefunden, daß unter bestimmten Voraussetzungen aus der Vergabelung der Radialrippen ein Rückschluß auf das relative Alter der Eruptivgebilde erlaubt sei. Es ist aber noch nicht festgestellt, ob dies allerorts möglich ist.

Dana hat an den Vulkanen von Hawaii nachgewiesen, daß die Radialschluchten auf der Seite des vorherrschenden Windes (Passates) und damit auch Regens viel tiefer entwickelt sind als auf der Gegenseite.

Durch Rückwärtseinschneiden gelingt es nicht selten einem der Radialtäler, den Krater selbst anzuschneiden und zu öffnen, namentlich wohl da, wo von Anfang an eine Stelle geringeren Widerstands gegen Abtragung vorlag. Sobald aber einmal der Krater selbst angeschnitten war, mußte der ausführende „Barranco“ eine weit größere Erosionskraft entwickeln, als andere Radialtäler, weil er nun ein größeres Gebiet entwässerte, also wasserreicher wurde. Auch in vulkanischen Gebirgen, wie z. B. nach W. Reiß die Kanareninsel Palma eines darstellt, kann, wie neuerdings namentlich Gagel gezeigt hat, lediglich durch Erosion eine ähnliche Hohlform geschaffen werden, wie sie manche vulkanische Explosionsgebilde zeigen: die Caldera von Palma, ein gewaltiger Kessel von 7 km Durchmesser mit senkrechten Seitenwänden, von L. v. Buch als Beispiel eines Erhebungskraters betrachtet.

Weitere Abtragung durch fließendes Wasser führt schließlich zu allmählicher Unkenntlichwerdung des Kraters, dann zur Abflachung des Berggebildes und schließlich zur Auflösung desselben in eine Reihe von Hügeln und Rücken, in denen man nur durch Untersuchung des inneren Baues noch die ehemalige Form sich rekonstruieren kann (Vulkanruinen). Von einstigen Lavaströmen sind oft nur noch die verdickten unteren Enden erhalten, vom Vulkanberg ragen zuletzt oft bloß noch ehemalige Radialgänge oder die Ausfüllung des Schlots („Neck“) hervor. Wenn die Abtragung schließlich das ganze aufgesetzte Oberflächengebilde und dazu wohl noch ein Stück der Unterlage entfernt hat, so erinnern unter Umständen nur noch Gänge oder, wie bei vielen mitteldeutschen Basaltkuppen, die Ausfüllung des zentralen Vulkanschlots an das einstige Vorkommen von Aufschüttungs- oder Lavavulkanen.

Wo dem rinnenden Wasser keine nennenswerte Entfaltung gestattet ist, wo aber z. B. der Wind die lockeren Auswürflingsmassen oder die durch Verwitterung und Insolation losgelösten Schuttpartikeln entführt oder, die Kraterkessel ausfüllend, noch für einige Zeit am Ablagerungsort läßt, — oder wo der Spaltenfrost mächtig an der Zerstörung des Gesteins arbeitet und Gletscher sich als gewaltige Abschleifungs- und Transportfaktoren bewähren, — oder auch da, wo die Woge des Meeres erst seitlich die Vulkanbauten annagt und durch Unterwaschung höhere und höhere Teile zum Absturz bringt, geht natürlich die Abtragung in anderer Weise vonstatten, aber die Ergebnisse der Arbeit dieser Faktoren sind doch immer wieder ähnlich: es erfolgt eben zunächst in der Hauptsache ein Herauspräparieren der härteren, widerstandsfähigeren Felsteile und dann eine allmähliche Zerstörung auch dieser, so daß zuletzt nur noch die Wurzeln des Gebildes erkennbar sind.

Den größten Widerstand gegen Abtragung leisten, besonders in regenfeuchten Gebieten, die Lavavulkane, namentlich soweit sie geringe Neigungen aufweisen, also dem Wasser wenig Fall gewähren. Daher können Schildvulkane verhältnismäßig lange erhalten bleiben, noch mehr aber horizontale Decken, die wohl von Flüssen zernagt und schließlich in engen Cañons durchschnitten werden können, die aber abseits der organisierten Wasserläufe sehr lange widerstehen, ja sogar noch ihrer Unterlage zum Schutzdach werden können, auf solche Weise höchst eigenartige Landschaftsbilder erzeugend, die auf den ersten Anblick gar nicht den Eindruck des Vulkanischen machen.

Sehr viel rascher ist die Abtragung von Lockerdecken möglich, die wurzellos über weite Flächen sich ausbreiten, mit wesentlicher Zunahme der Mächtigkeit in Niederungen und an den Bergseiten, die dem zur Zeit des Ausbruchs herrschenden Wind entgegenstanden. Von solchen Lockerdecken wird oft die Hauptmasse in größeren Geländevertiefungen angereichert, so daß hier mächtige Ablagerungen in Form schwachwelliger Ebenen entstehen; diese aber durchziehen wieder Flußtäler in tiefen Cañons mit fast senkrechten Wänden und durch Rückwärtseinschneiden und Verbreiterung der Haupttäler sowie durch Entstehung neuer Seitentäler wird die Abtragung der sehr wasserdurchlässigen und daher für Regenspülung kaum angreifbaren Absätze allmählich ermöglicht.

9. Ursachen der Ausbrüche. Die Frage nach den Ursachen der Vulkanausbrüche, die aufs engste mit der Frage nach der Beschaffenheit des Erdinnern zusammenhängt, hat natürlich seit frühesten Zeiten den Menschengeist beschäftigt, und seitdem man wissenschaftliche Erklärungen sucht, hat man für diese Phänomene die verschiedenartigsten Ursachen namhaft gemacht.

Im Altertum und im Mittelalter ist bereits eine Anzahl von in neuerer Zeit wieder diskutierten Anschauungen im Keime entwickelt worden, so die hebende Kraft der im Innern der Erde sich bildenden „Winde" (z. B. Aristoteles) oder die Entstehung der Ausbrüche infolge Zutritts von Meerwasser zu dem im Erdinnern vorhandenen Feuer (Strabo, Pompejus Trogus) oder die Annahme brennbarer Stoffe im Erdinnern (Schwefel und Bergteer: Isidorus Hispalensis, gestorben 634, Albertus Magnus, gestorben 1280) oder — bereits in der früheren Neuzeit — Annahme mechanischer Wärmeentwickelung durch Einstürze (Descartes 1644), oder peripherischer, die Vulkane speisender Feuerherde (Athanasius Kircher 1664), während manche andere Ideen nur für gewisse Zeiten eine gewisse Geltung errangen (Annahme der Ausbrüche als Folgen von Selbstentzündungen eines „Spiritus igneus" im Erdinnern: Georg Agricola, 16. Jahrhundert, oder von Einwirkungen der Sonne und der Sterne auf Entzündung des unterirdischen Feuers: Astrologen seiner Zeit). A. G. Werner wollte (1789) die vulkanischen Erscheinungen auf den Brand mächtiger Steinkohlenschichten zurückführen, während manche seiner Zeitgenossen, Vorgänger und Nachfolger, an Entzündung von Schwefelkieslagern, Breislak 1811 an Bergöl, Davy an Alkalimetalle, andere aber an die Elektrizität als Ursache der vulkanischen Erscheinungen dachten. Spallanzani kam 1792 durch Experimente (Schmelzen pulverisierter Lava) zu der Idee, daß kein permanentes Gas, sondern ein luftartiges Fluidum in der Lava wäre, das die vulkanischen Erscheinungen erzeuge; heftige Explosionen erklärte er als Wirkung eingeschlossener Wasserdämpfe.

L. v. Buch, dem sich A. v. Humboldt, Elie de Beaumont und Dufrénoy anschlossen, entwickelte 1819 auf Grund eigener Beobachtungen und Deutungen im Feld (vielleicht aber auch zugleich angeregt durch Lazzaro Moros Erklärung des Santorinausbruchs 1707 bis 1711) seine berühmt gewordene, einige Jahrzehnte auf dem europäischen Kontinente herrschende Theorie von den Erhebungskratern, (d. h. blasenartiger Auftreibung urprünglich horizontaler Schichten, im Gegensatz zu den gewöhnlichen durch Aufschüttung und Lavaausfluß entstandenen Vulkanen). Die Dämpfe, welche die Erhebungen schaffen, entweichen durch den Erhebungskrater und die zurückfallende Masse soll die Oeffnung wieder schließen, wie L. v. Buch namentlich bei der Caldera von Palma annehmen zu dürfen glaubte. George Poulett Scrope aber entwickelte demgegenüber in seinem 1825 erschienenen berühmten Werke „Volcanos" die Ansicht, daß durch Hitze in einem unterirdischen Magma, d. h. einer weichen oder halbflüssigen Masse von granitoidischen Mineralien und Wasser oder Wasserdampf, eine heftige elastische Tension entstehe, wodurch dieselbe gewaltsam gegen die starren darüber liegenden Massen gepreßt werde und bei Empordringen in Spalten bis zur Atmosphäre oder deren Nähe in gewaltsames Aufkochen (d. h. vulkanischen Ausbruch) gerate. Die ausgeworfenen oder ausfließenden Massen allein sollten die Vulkanberge aufbauen. Auch Ch. Lyell teilte (1830) diese Ansichten; er glaubte aber, daß der Wasserdampfgehalt des Magmas durch von oben eindringendes Wasser zu erklären sei, während Scrope an einen vom Jugendzustand der Erde herrührenden ursprünglichen Wassergehalt des Magmas glaubte.

Im Jahre 1835 verteidigte L. v. Buch aufs neue seine Anschauungen und stützte sich dabei vor allem auf die Beobachtungen seines Freundes Elie de Beaumont am Aetna, denen zufolge Lavaströme an Steilhängen nicht zusammenhängend erstarren können sollten. So richtig diese Beobachtungen nun für den betreffenden Teil des Vulkans, sowie für dünnflüssige Laven überhaupt sind, so wenig sind sie aber allgemeingültig und es ist im Interesse frühzeitigen Durchbruchs der Wahrheit sehr zu bedauern, daß Elie de Beaumont seine Beobachtungen nicht am nahen Stromboli, Vulcanello oder Vesuv nachgeprüft hat, wo er leicht hätte sehen können, daß Lavaströme auch in ziemlich mächtigen Bänken auf recht steiler Unterlage erstarren können! Vorläufig bewahrte v. Buchs Anschauung wenigstens auf dem Kontinent noch die Vorherrschaft und A. v. Humboldt verbreitete sie in seinem vielgelesenen klassischen Kosmos (1845), indem er sie noch erweiterte, den Vulkanismus direkt als kosmische Erscheinung ansprach und ihn als eine Reaktion des planetaren Innern gegen die Kruste erklärte. Mit Scrope stimmte er darin überein, daß er die überwiegende Masse der Gase als Wasserdampf ansah. Die planetarische innere Ballungswärme betrachtete er als Urquell der vulkanischen Tätigkeit, Gastension und mechanische Folgen der Abkühlung der Erde als bewegende Kräfte, Spalten als die gegebenen Wege.

Ganz andere Gedankengänge ging 1851 C. F. Naumann, indem er annahm, daß das Magma bei der Erstarrung an Volumen zunehmen dürfte; durch Erstarren peripherer Teile des Magmas werde nun der Raum für das übrige Magma verkleinert und so der Druck vermehrt, der die Abplattung der Erde zu verringern trachten würde, wenn nicht an einzelnen Stellen die Widerstandskraft der Erdkruste verschieden wäre, ja an einzelnen Stellen durch Vulkanschlote schon Verbindungskanäle offen ständen, in denen die Lava emporgepreßt werde. Die Eruptionen selbst erklärt er aus dem „Konflikt zwischen der im Eruptionskanal heraufgepreßten Lava und dem aus dem Meere oder aus anderen Reservoirs zudringenden Wasser", das „in einer gewissen Tiefe des Eruptionskanals plötzlich in Dämpfe verwandelt wird", die Lavasäule zum Aufschäumen bringt und ihre obersten Teile in Form loser Auswürflinge hinausschleudert.

Auch Ferdinand v. Richthofen nahm 1869 in seiner Schrift „Die natürliche Gliederung und der innere Zusammenhang der vulkanischen Gesteine" (Ztschr. d. deutschen geol. Ges. 1869) die Möglichkeit einer Volumenvermehrung des Magmas unter der festen Erdrinde an und dachte sich diese an den Vorgang der langsamen und vollkommenen Kristallisation zähflüssiger Silikate

geknüpft. Daß damit eine gewaltige, von innen nach außen drängende Kraft als Antrieb der vulkanischen Tätigkeit gewonnen wäre, liegt auf der Hand. Aber zunächst wurde der Gedanke nicht weiter ausgebaut, und Robert Mallet suchte 1873 die vulkanischen Erscheinungen als Folgen mechanischer Wärmeentwickelung darzustellen, die lokal durch Zusammendrückung oder Zerquetschung einzelner Erdrindenteile entstehe und anstehende Gesteine zum Schmelzen bringe; auch Hans Reusch glaubte 1883 die Lava als Umschmelzungsprodukt von Gesteinen ansehen zu dürfen infolge mechanischer Wärme, die beim Faltenwurf der Erde infolge der Kontraktion entstehe; er glaubte demnach auch, daß die Herde der Vulkane in den geschichteten Gebirgsmassen liegen. Diese mechanischen Theorien haben kaum noch Vertreter unter den Geologen, weil sie die immerhin weitgehende Gleichartigkeit aller Laven der Erde nicht zu erklären vermöchte.

Aber eine andere ebenfalls mechanische Theorie wird zurzeit noch von vielen geteilt: es ist die von E. Süß im ersten Band seines „Antlitzes der Erde“ (1885 S. 221) ausgesprochene Ansicht, daß in den durch Abstau zwischen der äußersten Kruste und dem Innern der Erde entstehenden Hohlräumen Lava eindringe; anläßlich von Faltung oder Ueberschiebung sinke das Gewölbe teilweise ein und dränge die Lava auf den Sprüngen oder Einbrüchen (Spalten) empor. Demnach wäre also das Magma nur passiv wirksam — eine Ansicht, die durch Gilberts Beobachtungen einer Aufwölbung durch einen Lakkolithen (1875), noch mehr aber durch die Untersuchungen von A. Geikie in Großbritannien, W. Branca im Uracher Vulkangebiet, Bücking in der Röhn u. a. ins Wanken gebracht wurde, um so mehr als die letztgenannten hinsichtlich der Möglichkeit eines aktiven Durchbrechens der magmatischen Gase und damit schließlich des Magmas selbst durch mächtige Schichtenverbände sich auf A. Daubrées glänzende Experimente über die mögliche Rolle hochtemperierter Gase (Bull. Soc. Géol. de France T. 19. 1891 S. 313 bis 354 und 944) berufen konnten. Die Möglichkeit aktiver Hebungsbetätigung der vulkanischen Kräfte ist dann später durch die Natur selbst unmittelbar gezeigt worden: 1902/03 Extrusion der Felsnadel des Mont Pelé und 1910 Schollenhebung am Usu, so daß ein Zweifel nicht mehr möglich ist. Auch sind, namentlich von Böse für Mexiko, aus älteren Formationen Beweise für aktiven Einfluß der eruptiven Kräfte erbracht worden. Man darf also nun die Möglichkeit eigener Betätigung des Magmas als einwandfrei nachgewiesen ansehen, ebenso aber auch die Möglichkeit des Aufsteigens des Magmas ohne Spalten und Sprünge in regelloser Anordnung — unbeschadet der Tatsache, daß anderwärts wieder die Vulkane in deutlichen Einzelreihen oder aber wenigstens in ausgesprochenen Längszonen auftreten. Auch E. Süß hat sich der Erkenntnis einer aktiven Betätigung des Magmas nicht verschließen können und neuerdings (Antlitz der Erde III 2 S. 655ff.) das Aufsteigen des Magmas durch Aufschmelzen des im Weg stehenden Gesteins angenommen; einer der den „Batholithen“ begleitenden, plötzlich entstehenden Gänge könne dann die Erdoberfläche erreichen und so Vulkane entstehen lassen, deren Essen durch zuströmende heiße juvenile Gase erweitert würden. Andererseits sei es aber auch möglich, daß über dem Scheitel des Batholithen das Dach zusammenbricht, ein Netz von Spalten entsteht und viele Ausbrüche und Ergüsse stattfinden. In wieder anderen Fällen dürften die vulkanischen Oberflächengebilde und das Tiefengestein gleichalterig und syngenetisch sein, also die vulkanischen Gebilde nur die Oberflächenfacies eines Tiefengesteins darstellen. Trotz der Betonung aktiver Betätigung des Magmas möchte aber E. Süß dem hydrostatischen Druck bei den unterirdischen Vorgängen gleichfalls eine gewisse Rolle zuweisen. Die Schußkanäle von Fife oder der Schwäbischen Alb möchte er auf „phreatische“ Explosionen in relativ geringer Tiefe zurückführen, während er die diamantenführenden Schlote Südafrikas als Folgen gasförmiger Ausbrüche aus sehr großen Tiefen erklärt. Von Necks, die oben kreisförmigen Querschnitt haben, nimmt er an, daß sie in der Tiefe vielfach in Gänge übergehen. Die heißen Quellen hält E. Süß, soweit sie juvenil sind, lediglich für eine abgeschwächte Form der Vulkane: auch bei manchen Kratern kommen streng rhythmische Pulsationen wie bei Geysern vor und in beiden Fällen seien die Wärmebringer heiße Gase, Produkte der fortschreitenden Entgasung des Erdmagmas.

Diese und andere von E. Süß neuerdings ausgesprochene Ansichten haben neben seinen älteren Darlegungen zahlreiche Freunde gewonnen und spielen unter den zurzeit konkurrierenden Vulkantheorien eine hervorragende Rolle. In mancher Hinsicht steht ihm namentlich R. A. Daly nahe, der in magmatischer Aufschmelzung und in Abbröckelung des Dachs und nachträglicher Assimilation der losgelösten Stücke Möglichkeiten zu selbsttätigem Aufsteigen von Magma sieht. Aber daneben kämpfen mehrere andere Anschauungen mit Energie um den Vorrang und der wichtigsten derselben möge in kurzen Worten noch gedacht sein.

So mögen die Ansichten von Svante Arrhenius, die sich in manchem mit E. Süß' Ideen berühren, in anderen durchaus davon abweichen, eine knappe Darstellung erfahren. Arrhenius geht in seiner viel bemerkten Abhandlung „Zur Physik des Vulkanismus“ (Geologiska Föreningens in Stockholm Förhandlinger Bd. 22. S. 395ff. Stockholm 1900) von der damals noch herrschenden Annahme der Spalten aus, durch deren Bildung das unterhalb befindliche Magma eine Druckentlastung erfahre; dadurch werde dasselbe leichtflüssiger, dehne sich aus und steige auf, wobei hauptsächlich der Gas-, insbesondere der Wasserdampfgehalt das Aufdringen des Magmas ermöglichen und die vulkanischen Erscheinungen bewirken soll. Zu dem Magma, das in zusammenhängender Kugelschale unterhalb der festen Erdrinde gedacht wird, soll Wasser in Gasform hinzutreten; Wasser, das bei gewöhnlicher Temperatur eine sehr schwache Säure oder Base darstellt, wird nun aber bei hoher Temperatur eine starke Säure: bei 300° ist es eine ebenso starke Säure wie SiO_2, bei 1000° ist es 80 mal stärker, bei 2000° etwa 300 mal stärker. Tritt also hochtemperiertes H_2O zu zähflüssigem Magma, so treibt es SiO_2 aus und schafft freie Basen; zugleich wird das Magma durch das Wasser leichter flüssig; durch hinzutretendes unverändertes Magma gehen die freien

Basen in saure und basische Silikate über; infolge Zutritts neuen Wassers wiederholen sich die Umsetzungen; etwas Wasser bleibt im Magma frei: sein Dampfdruck ist wegen starker Verdünnung gering. Aufnahme weiteren Wassers soll nun möglich sein, bis der Dampfdruck so groß ist, wie der Druck der überlastenden Wassersäule von der Meeresoberfläche an. Das aufgenommene Wasser vermehrt natürlich das Volumen des Magmas; dieses gewinnt dadurch die Möglichkeit im Vulkanschlot aufzusteigen; dabei kühlt es sich aber ab, wodurch das Wasser zu einer schwächeren Säure wird; schließlich wird es von der Kieselsäure wieder aus seinen Verbindungen ausgetrieben und sobald die wasserhaltigen Massen unter hinreichend geringen äußeren Druck kommen, erfolgen, wie bei einem Geyser, Dampfexplosionen. Ist aber der Vulkanschlot sehr weit, so ist die Abkühlung relativ gering und es fehlen dann, wie im Lavasee des Kilauea, gewaltsame Explosionen.

Bei dieser Theorie wird von vielen die Annahme als unwahrscheinlich angesehen, daß vorher gebildete Spalten die Druckentlastung erst ermöglichten; jedoch ist nicht zu verkennen, daß diese Einwürfe durch Adams neuerliche Versuche über das Verhalten der Gesteine gegenüber Hohlräumen unter sehr starkem Druck abgeschwächt worden sind, da King danach berechnen konnte, daß Hohlräume im Granit noch zwischen 27,7 und 33,7 km Tiefe existenzfähig bleiben könnten.

Ein weiterer oft gemachter Einwurf gilt der Annahme vadosen Wassers, da von vielen ein Gehalt des Magmas an juvenilem, also uranfänglichem Wasser angenommen wird. Andere aber, wie I. C. Russel (Volcanoes of North America New York 1897 Kap. 7), oder Elihu Thomson (Science, 1906, S. 161ff.), glauben, daß der in vulkanischen Ausbrüchen zutage kommende Wasserdampf aus der Gebirgsfeuchtigkeit der vom Magma beim Aufsteigen berührten und dabei erhitzten Gesteinsmassen der äußeren Erdkruste herrühre.

Dölter (Zur Physik des Vulkanismus in Sitz.-Ber. der k. Akad. d. Wissensch. Math. nat. Kl. CXII Wien 1903, S. 681ff.) kam nach sorgfältiger Prüfung der Möglichkeiten und manchen Versuchen zu dem Schluß, daß die Gasimprägnation des tiefen Magmas die Hauptursache der vulkanischen Vorgänge wäre; die Gase könnten durch Druckentlastung explosiv werden. Von den primären Herden der Tiefe könne das Magma nur aufsteigen, wenn Bewegungen der Erdrinde von außen her Verbindungswege nach innen hervorrufen. Neben tektonischer Druckentlastung kann Magma aber auch durch Durchschmelzen überliegender Schichten aufsteigen. Das aus primären Herden in 100 bis 120 km Tiefe in sekundäre Herde von 10 bis 20 km Tiefe aufgedrungene Magma erstarrt schließlich teilweise; dabei kann aber durch Steigerung des Dampfdruckes Gas frei werden; der Druck gegen außen wird erhöht und es können neue Eruptionen eintreten; periphere Herde können so nach Dölter kleine Vulkane, Maare, Explosionskrater bilden.

Während Dölter demnach die Grundursache der vulkanischen Erscheinungen in dem Gasgehalt des Magmas sieht (wie u. a. auch F. Frech), erblickt Alphons Stübel, dessen Ansichten am Ende des 19. Jahrhunderts das größte Aufsehen erregten, in der Annahme einer Ausdehnung des Magmas während der Erstarrung die Hauptursache der vulkanischen Vorgänge, weist aber ~~freilich~~ auch dem Gasgehalt der glutflüssigen Massen eine wichtige Rolle zu. Das Primäre ist ihm freilich jene Volumenvermehrung, da sie dem Magma eine ungeheure, sich stetig steigernde Kraft verleihe, die schließlich, nach außen unwiderstehlich wirkend, das zeitweise Hervorbrechen glutflüssiger Materien ermögliche, während der Gasgehalt bei der im Emporsteigen des Magmas sich einstellenden Druckverminderung ein plötzliches Aufschäumen erzeugen müsse, das zur Abgabe gewaltiger Gasmengen führe. Diese Ausbrüche finden nach Stübel aber nicht aus dem glutflüssigen Erdinnern statt, sondern aus peripherischen Herden, d. h. lokalisierten Ansammlungen glutflüssiger Gesteinsmassen innerhalb der sogenannten Panzerdecke, d. h. jener die Erde nach Stübels Ansicht umschalenden Gesteinsbänke, die durch fortschreitende Eruptionen sich über der anfänglich gebildeten planetaren Erstarrungskruste und später über den jeweils älteren Panzerschalen gebildet hätten.

Entsprechend seiner Grundanschauung glaubte Stübel, daß das erste Erwachen eines peripheren Herdes stets mit einer ungeheuren Gewaltäußerung verbunden sei und daß durch den erfolgenden Massenerguß der Vulkanberg in der Hauptsache vollendet werde (monogene Vulkanberge). In vielen Fällen erwache aber nach langer Ruhe die Tätigkeit wieder und es werde eine Neubildung geschaffen oder ein leicht gangbarer Kommunikationsschacht erzeugt, der den vulkanischen Kräften die „Freiheit sichert, von nun an in kleinen Pausen und auf Jahrtausende hin für ihr Fortwirken in der Tiefe bis zur Oberfläche Zeugnis abzulegen“ und Stratovulkane (polygene Vulkanberge) aufzubauen. Auf dies verschiedenartige Verhalten in den zwei Hauptausbruchsakten führt Stübel die Entstehung von Doppelbergen vom Typus Somma-Vesuv zurück. Von vielen kleinen Aufschüttungskegeln, Kratern und Lavaströmen glaubt er aber, daß ihr Ursprung nicht einmal in der Panzerdecke gesucht werden dürfe, sondern weit oberflächlicher in Ergußmassen, die von peripheren Herden aus erst sehr spät gefördert worden wären und nun vielleicht unter sedimentären Ablagerungen von geringer Mächtigkeit verborgen liegen.

Die Grundidee der Stübelschen Theorie, in letzter Linie alles auf die Volumenvermehrung des erstarrenden Magmas aufzubauen, gibt seinen Ausführungen einen großen einheitlichen und darum auch bestechenden Zug; aber sie bildet zugleich auch die schwache Stelle derselben, denn es handelt sich hier um eine Annahme, für die bisher der Beweis fehlt.

Wohl hat Stübel selbst versucht, Beweise dafür zu erbringen, jedoch nicht mit allgemein überzeugendem Erfolg; und als Fleischer mit künstlich entgastem Basalt die Ausdehnung beim Erstarren nachweisen wollte, schlug er ein Verfahren ein, das Stübel selbst für ungeeignet erklärt haben würde, da ja das wirkliche Magma gasdurchtränkt ist, also unter ganz anderen Bedingungen steht, als Fleischers Versuchssubstanz. Dazu kommt, daß Barus und Joly auf verschiedenen Wegen die Kontraktion von Sili-

katen beim Erstarren unter Atmosphärendruck quantitativ bestimmt haben. Nun ist aber die Frage, ob unter sehr hohen Drucken und Temperaturen nicht doch eine Erstarrung unter Volumenausdehnung eintreten könnte und diese Frage ist namentlich diskutabel geworden, nachdem Tamann (Kristallisieren und Schmelzen Leipzig 1903) durch Versuche an organischen und anorganischen Substanzen gezeigt hat, daß die Differenz zwischen dem Volumen des flüssigen und des kristallisierten Zustandes mit höheren Drucken immer kleiner werde, während auch der Schmelzpunkt sich verschiebt; schließlich dürfte bei einem bestimmten Druck ein maximaler Schmelzpunkt anzunehmen sein, bei dem die Kristallisation ohne Volumenänderung vor sich ginge; aber bei noch größerer Drucksteigerung sänke der Schmelzpunkt wieder und Kristallisation würde dann unter Volumenvermehrung erfolgen. Nachdem nun Vogt die Lage des maximalen Schmelzpunktes des Feldspats oder Augits schätzungsweise in ungefähr 150 km Tiefe zu etwa 1400° angesetzt hat, glaubt von Wolff in dieser Gegend auch den maximalen Schmelzpunkt der Silikate überhaupt annehmen zu dürfen und führte in einer vielbemerkten Abhandlung (Die vulkanische Kraft und die radioaktiven Vorgänge in der Erde. Zeitschr. d. Deutschen geol. Ges. 1908 S. 431ff.) aus, daß radioaktive Vorgänge, welche Dutton (Journ. of Geology 1906, S. 259ff.) allein für die vulkanischen Erscheinungen verantwortlich machen wollte, in der Oberflächenschale (von 20 bis 300 km Mächtigkeit) die Abkühlung der Erde stark aufhalten; deshalb folge das Ansteigen der Temperatur mit wachsender Tiefe anderen (uns aber noch unbekannten) Gesetzen, als sich aus der Abkühlungshypothese allein ergäbe. Er hielt es für möglich, daß in etwa 50 km Tiefe eine schmelzflüssige Zone von ungefähr gleicher Mächtigkeit vorhanden sein dürfte und dann um den maximalen Schmelzpunkt herum ein kristallisierter Gürtel von vielleicht derselben Mächtigkeit wie die beiden ersten zusammen folgen würde. Wenn nun bei fortschreitender Abkühlung in der Tiefe Kristallisation unter Volumenvermehrung eintrete, werde eine allmählich wachsende Spannkraft gebildet, die als vulkanische Kraft von innen nach außen wirke. v. Wolff kam übrigens beim Ueberblick über die Verhältnisse der Erde zu dem Schluß, daß die Gebirgsfaltungen, die er als Folge der Abkühlung der Erde ansieht, nach Intensität und Umfang ebenso wie der zeitlich damit zusammenfallende Vulkanismus im Lauf der geologischen Zeiten abgenommen hätte.

Im Gegensatz dazu steht A. Rothpletz („Ueber die Möglichkeit, den Gegensatz zwischen der Kontraktions- und Expansionstheorie aufzuheben.“ Sitz.-Ber. K. Bayr. Akad. d. Wiss. 1902 XXXII), indem er ein Alternieren von Kontraktion und Expansion und damit auch von Gebirgsfaltung und vulkanischer Tätigkeit annahm: zu bestimmten Zeiten sollen sich im Kern der Erde Kontraktion und in der Erdkruste tangentiale Spannungen einstellen, hernach aber die Wärme die Ueberhand gewinnen und eine entgegengesetzte Bewegung erzeugen; nun werde die Erdkruste für den sich ausdehnenden Kern zu enge, in der Kruste entstehe Tendenz zum Zerreißen und Auseinanderweichen und die heißen Kernmassen stiegen in die Region der Kruste empor.

H. J. Johnston-Lavis stellt sich dagegen (Geolog. Magazine, New Series, Dec. V. Vol. VI. S. 433ff.) ganz auf den Boden der Kontraktionslehre; er nimmt mit Mellard Reade und C. Davison an, daß die inneren Kugelschalen der Erde wesentlich mehr Hitze verlören, also sich auch mehr zusammenziehen, als die äußeren und daß zwischen beiden eine Kugelschale liege, in der ein Gleichgewichtszustand herrsche. Indem die inneren Schalen sich zusammenziehen, entstehe Tendenz zur Sprungbildung von innen nach außen bis zur neutralen Zone hinauf, die Sprünge stellten Orte verringerten Druckes dar, weshalb das darunter befindliche potentiell flüssige Gestein hinaufsteigen könne. Man könne sich aber auch denken, daß ein feuerflüssiger Erdkern oder eine Zone flüssigen Magmas vorhanden wäre und daß das Niedersinken abgekühlter, von Spalten begrenzter Krustenschollen das Magma emporpresse. Wenn das Magma in die neutrale Zone gelangt ist, so kann es dort erstarren oder auch oberflächliche vulkanische Erscheinungen hervorrufen. Da diese Erscheinungen im allgemeinen um so ruhiger verlaufen, je geringer die Unterbrechungen der vulkanischen Tätigkeit gewesen waren, dagegen um so gewaltsamer und gasreicher, je länger die Intervalle gewesen waren, so glaubt Johnston-Lavis nicht an einen starken uranfänglichen Gasgehalt des Magmas, sondern nimmt an, daß die Hauptmasse der Gase vom Magma erst auf dem Weg nach oben durch Berührung mit wasserhaltigen Gesteinen der Erdkruste aufgenommen worden wäre.

Ganz verschieden sind die Anschauungen von Armand Gautier, der in zahlreichen Mitteilungen in den Comptes Rendus der Pariser Akademie des Sciences 1900 bis 1906 über seine höchst interessanten Experimente berichtet hat und im Bull. de la Société Belge de Géologie XVII 1903, S. 555ff. eine zusammenfassende Darstellung seiner Ansichten gegeben hat („Théorie des Volcans“). Nach ihm pressen Gasspannung und der Druck der festen Erdrinde die Lava durch große Brüche empor, weshalb auch die Vulkane gewöhnlich am Meeresufer liegen. Das Wasser, das bei den Ausbrüchen ausgehaucht werde, ist nach seiner Ansicht nicht von oben eingesickertes, vadoses Wasser, sondern, wie er auf Grund seiner Erfahrungen beim Erhitzen alter Gesteine zur Rotglut in verschlossenen luftleeren Gefäßen annimmt, das Konstitutionswasser kristalliner Gesteine, das durch die aufsteigende Magmasäule ausdestilliert werde. Das frei werdende Wasser wirke nun auf die verschiedenen Bestandteile der Gesteine und erzeuge so die übrigen Gase der vulkanischen Aushauchungen. So mache es durch Einwirkung auf eisenhaltige Silikate Wasserstoff frei: $3SiO_2FeO + H_2O = 3SiO_2 + Fe_2O_3 + H_2$; sind Sulfide vorhanden, so entsteht auch Schwefelwasserstoff: $3FeS + 4H_2O = Fe_3O_4 + 3H_2S + H_2$; aus Eisenkarbonaten entwickeln sich Kohlensäure und Wasserstoff: $3CO_3Fe + 6H_2O = 3CO_2 + Fe_3O_4 + H_2$; H_2 reduziert ferner etwas CO_2 zu CO. Umsetzungen mit alkalinischen Sulfaten, von denen 1 bis 1½ ‰ im Granit enthalten sind, zeigen folgende Formeln: $SO_4Na_2 + 4H_2 = Na_2S + 4H_2O$ und $Na_2S + SiO_2 + H_2O = SiO_2Na_2O + H_2S$; $H_2S + O$

(der Luft) ergeben dann $H_2O + S$. Andere Umsetzungen zeigt die Formel: $3Fe_2N_2 + 8H_2O = 2Fe_3O_4 + 4NH_3 + 4H$. Auch Methan (das ja Moissan in Pelégasen gefunden hat) kann entstehen: $3CFe_2 + 8H_2O = 2Fe_3O_4 + 3CH_4 + 4H$. Die alten Gesteine Granit, Gneiß, Porphyr sind explosiv, wenn man sie zur Rotglut erhitzt; 1 cbkm Granit gibt bei 400 bis 450° 27 Mill. Tonnen Wasser und 7 Milliarden cbm Gas, auf 15° C berechnet, ab; bei 1000° etwa 3 mal so viel! So erkläre sich der ungeheure Gasdruck bei vulkanischen Ausbrüchen. Die Plötzlichkeit der vulkanischen Ausbrüche entstehe dadurch, daß eben die Spannungen schließlich die Widerstände überwinden. Die bei Vulkanausbrüchen geförderte Kohlensäure kann aber nach Gautier nicht aus den alten Gesteinen allein kommen, sondern dürfte größtenteils aus dem Zentralkern stammen, wo sie in Uebersättigung durch den ungeheuren Druck festgehalten werde. Dasselbe gelte von anderen Gasen, die im Bestreben sich frei zu machen, die Lava in Spalten der Kruste pressen, wobei die Gesteine erhitzt werden.

Das Magma spielt also in dieser Theorie in der Hauptsache die Rolle eines Heizmittels; doch kann nach ihm (Comptes rendus de l'Académie des Sciences 132, 1901, S. 58ff.) die Erhitzung auch durch mechanische Wärmeentwickelung bei inneren Einbrüchen entstehen — eine Idee, die auch E. Thomson (Science 1906 S. 161ff.) ausführt.

Durchaus neuartig, wenngleich nicht bis in die äußersten Konsequenzen ausgebaut ist die Vulkantheorie von A. Brun. Dieselbe unterscheidet sich dadurch wesentlich von allen bisher besprochenen Ansichten, daß nach ihrem Autor Wasserdampf bei den Vulkanausbrüchen überhaupt fehlt. Die ersten Zweifel an der traditionell gewordenen Annahme der wichtigen Rolle des Wasserdampfs bei vulkanischen Vorgängen wurden Brun rege, als er mit dem Physiker A. Jaquerod an der Universität Neuchâtel Obsidian von Lipari in luftleerem Raum erhitzte und zu seinem Erstaunen bemerkte, daß das Gas, welches das vulkanische Glas in Bimstein umwandelte, nicht Wasserdampf, sondern in der Hauptsache Salzsäure war. Diese Erfahrung regte Brun zu einer großen Zahl von Experimenten an, die er später durch Untersuchungen im Felde vervollständigte, um so in einer jahrzehntlangen geduldigen Arbeit zu dem originellen Bau seiner Theorie zu gelangen. Während er die aufsehenerregenden ersten Mitteilungen zumeist in den Archives des Sciences physiques et naturelles zu Genf (1902 bis 1910) veröffentlichte, faßte er seine Wahrnehmungen später in dem Werke Recherches sur l'Exhalaison volcanique (Genf und Paris 1911) zusammen.

Brun untersuchte zunächst im Laboratorium, zwischen welchen Temperaturgrenzen die verschiedenen magmatischen Materialien vom Vulkan gefördert werden; es erschien ihm das wichtig, da nach seiner Ansicht im Kraterschlot dieselben Temperaturen herrschen müssen, wie an den Ausflußstellen der Lavaströme; und da er imstande war, die Explosionstemperatur der einzelnen Laven zu bestimmen, so glaubte er auch imstande zu sein, die Explosionstemperaturen der einzelnen Eruptionen feststellen zu können, so Krakatau um 880°, Stromboli 1901 um 1100°, Smeroe (Java) 1150 bis 1180°, Kilauea um 1260°.

Beim Erhitzen verhielten sich übrigens die verschiedenen Gesteine sehr verschieden. Die einen (tote Gesteine, wie Schiefer, Granit, Gabbro, aber auch rote, d. h. oxydierte vulkanische Schlacken) entwickeln zwar beim Erhitzen Gase, schmelzen auch bei höherer Temperatur, kochen aber nicht auf, während aktive Gesteine (wie Laven und Obsidiane) bei bestimmten hohen Temperaturen aufkochen, d. h. unter starker Gasentwickelung sich plötzlich ausdehnen, also wie Explosivstoffe wirken können. Der durch die Gasentwickelung erzeugte Druck kann das Aufsteigen der Lava im Vulkanschlot, auch wohl das Zersprengen der Umwandungen erklären. Es genügt also nach Brun die starke Erhitzung aktiver Gesteine im Erdinnern, um die Vulkanausbrüche hervorzubringen; wie aber diese Erhitzung zustande kommen soll, darüber spricht sich Brun nicht aus und läßt damit sein kunstvolles Gebäude ohne Schlußstein. Wohl aber stellte er durch zahlreiche Experimente eine Menge interessanter Tatsachen fest, welche die vulkanischen Vorgänge besser verstehen lassen und zeigte, daß durch Erhitzen vulkanischer Gesteine im luftleeren Raum Gase und flüchtige Substanzen frei werden, die zwar im einzelnen mancherlei Verschiedenheiten untereinander aufweisen, aber in den Hauptzügen doch unter sich und mit den Produkten tätiger Vulkane übereinstimmen. Als Generatoren der Gase und Salze nimmt er hypothetisch Chlorsilicium, Kohlenwasserstoffe, Nitride, Sulfide, Siliciosulfide und Siliciosulfate, die im Wasser unangreifbar seien, an und zeigt die Wege, die nach seiner Ansicht zur Herausbildung der vulkanischen Gase usw. führen können. Freilich ist damit nicht gesagt, daß sie nun auch wirklich so entstanden sein müßten, denn bei der tatsächlichen Unterkontrollierbarkeit der Vorgänge im Magma ist es wohl möglich, daß auch andere Reaktionen zum gleichen Endziel geführt haben könnten. Die Wasserdampfexhalation von Vulkanen hält Brun ausschließlich für ein „Epiphenomen", d. h. für ein Wiederaushauchen vadosen Wassers; er gibt zwar zu, daß bei Ausbrüchen erhitzte tote Gesteine ihre Gase, und darunter auch Konstitutionswasser, den vulkanischen Gasen beigesellen könnten; diese selbst seien aber allerorts vollständig wasserfrei. Dieser Satz nimmt sich nun wie eine Bestätigung und Fortführung der Beobachtung Sainte-Claire Devilles am Vesuv 1855 aus, der ja gezeigt hatte, daß die heißesten Fumarolen trocken sind. Ob aber der Satz unter allen Umständen Geltung hat, steht noch dahin; und die schon erwähnte Tatsache, daß die von Day 1912 unmittelbar aus der flüssigen Lava des Kilauea aufgesammelten Gase trotz ihrer hohen, freilich starken Schwankungen ausgesetzten Temperaturen Wasser enthalten, spricht sogar entschieden dagegen. Dieser Fall zeigt aber auch, daß weit mehr, als bisher, vulkanische Produkte vor ihrer Veränderung an der Atmosphäre aufgesammelt und untersucht werden müssen, um die Vulkantheorien fester begründen zu können. Die bedeutsame Auswertung sorgfältiger Beobachtungen am gleichen Lavasee des Kilauea durch R. A. Daly (1909) und F. A. Perret (1911) lehrt ferner, daß die unmittelbare genaue

Beobachtung vulkanischer Vorgänge immer neue Fingerzeige für die Theorie zu geben vermag. Unter solchem Gesichtspunkt ist die jüngst erfolgte Errichtung eines ständigen Observatoriums am Kilauea freudigst zu begrüßen.

Aber freilich das Studium des lebenden Objekts ist nicht der einzige Weg, der zur Wahrheit führen kann, sondern es muß auch Laboratoriumsarbeit und theoretische Spekulation hinzu kommen, um neue Möglichkeiten der Erklärung zu eröffnen. Das hat jüngst (1913) W. H. Hobbs gezeigt, der, von der Annahme einer durchaus starren Erde ausgehend, hervorhebt, daß in genügender Tiefe (also bei hinreichend hoher Temperatur) durch Druckentlastung infolge Auffaltung ziemlich fester Gesteine (besonders Kalksteine) die darunter liegenden Schiefer eine Schmelzung erfahren könnten; durch Vergleich zahlreicher Analysen von Schiefern und pazifischen Eruptivgesteinen weist er die große chemische Uebereinstimmung beider nach und erklärt die vorhandenen Unterschiede durch Assimilation und andere Vorgänge während des Aufsteigens dieses Magmas.

Diese gänzlich neuartige Auffassung beweist aufs neue, wie wenig Sicheres wir über die Ursachen der vulkanischen Erscheinungen wissen — eine Tatsache, welche die Forscher nicht abschrecken, sondern vielmehr zu neuen Anstrengungen reizen möge.

Literatur. *Wichtigste Literatur allgemeinen Inhalts oder von allgemeiner Bedeutung, soweit sie nicht schon im Text zitiert ist.* **L. v. Buch,** *Physikalische Beschreibung der Kanarischen Inseln. Berlin 1825.* — **G. Poulett Scrope,** *Volcanos. London 1825, 2. Aufl. 1862. Uebersetzt von G. A. v.* **Klöden.** *Berlin 1872.* — **A. Daubeny,** *A description of active and extinct volcanoes. London 1826, 2. Aufl. 1848.* — **A. v. Humboldt,** *Kosmos. Stuttgart und Tübingen 1845,* 1. *und* 4. *Bd.* — **C. F. Naumann,** *Lehrbuch der Geognosie. Leipzig 1851, 2. Aufl. 1858,* 1. *Bd.* — **G. Landgrebe,** *Naturgeschichte der Vulkane. Gotha 1855, 2 Bde.* — **Ch. Sainte-Claire Deville,** *Mémoire sur les émanations volcaniques. Bull. Soc. géol. de France 1856.* — **J. Roth,** *Der Vesuv und die Umgebung von Neapel. Berlin 1857.* — **G. Hartung,** *Betrachtungen über Erhebungskrater. Leipzig 1862.* — **C. W. C. Fuchs,** *Die vulkanischen Erscheinungen der Erde. Leipzig und Heidelberg 1865, 2. Aufl. 1875.* — **W. Reiss und A. Stübel,** *Santorin. Heidelberg 1868.* — **E. Reyer,** *Beitrag zur Physik der Eruptionen. Wien 1877.* — **F. Fouqué,** *Santorin et ses éruptions. Paris 1879.* — **W. Sartorius v. Waltershausen,** *Der Aetna. Leipzig 1880, 2 Bde.* — **J. F. J. Schmidt,** *Studien über Vulkane und Erdbeben. Leipzig 1881.* — **R. D. M. Verbeek,** *Krakatau. Batavia 1884.* — **J. W. Judd,** *Volcanoes 3. Aufl. London 1885.* — **Helland,** *Lakis Kratere. Kristiania 1886.* — **E. Rudolph,** *Ueber submarine Erdbeben nnd Eruptionen. Beiträge zur Geophysik,* 1, *1887, S. 133 - 365.* — **J. D. Dana,** *Characteristics of volcanoes. London (1890).* — **W. Branca,** *Schwabens 125 Vulkanembryonen. Stuttgart 1894/95.* — **Derselbe und E. Fraas,** *Das vulkanische Ries. Abh. Kgl. preuß. Ak. d. Wiss. Berlin 1901.* — **A. Geikie,** *The Ancient volcanoes of Great Britain. 2 Bde. London 1897.* — **J. C. Russel,** *Volcanoes of Northamerica. New York 1897.* — **A. Stübel,** *Die Vulkanberge von Ecuador. Berlin 1897.* — **Derselbe,** *Ein Wort über den Sitz der vulkanischen Kräfte. Leipzig 1901.* — **A. Bergeat,** *Die äolischen Inseln. München 1899.* — **C. Wägler,** *Die geographische Verbreitung der Vulkane. Leipzig 1900.* — **A. Gautier,** *Théorie des Volcans. Bull. Soc. Belge de Géol. 1903.* — **H. Haas,** *Der Vulkan. Berlin (1903).* — **A. Lacroix,** *La Montagne Pelé et ses éruptions. Paris 1906.* — **Derselbe,** *La Montagne Pelée après ses éruptions. Paris 1908.* — **W. v. Knebel,** *Der Vulkanismus. Osterwieck o. J.* — **G. Mercalli,** *I vulcani attivi della terra. Milano 1907.* — **E. Süss,** *Das Antlitz der Erde. Prag und Leipzig,* 1 *1885,* 3, *2 1909.* — **R. Th. Chamberlin,** *The gases in rocks. Washington 1908.* — **K. Schneider,** *Zur Geschichte und Theorie des Vulkanismus. Prag 1908.* — **Derselbe,** *Die vulkanischen Erscheinungen der Erde. Berlin 1911.* — **A. Brun,** *Recherches sur l'exhalaison volcanique. Genf und Paris 1911.* — **R. A. Daly,** *The Nature of volcanic action. Proc. Am. Ac. of Arts and Sciences* XLVII, 3, *June 1911.* — **F. v. Wolff,** *Der Vulkanismus.* 1, *1 Stuttgart 1913.* — **Frank A. Perret,** *Verschiedene Aufsätze im American Journal of Science 1909—1913.* — **W. H. Hobbs,** *Some considerations concerning the place and origin of Lava Maculae. Gerlands Beitr. z. Geophysik 1913,* XII, *S. 329 bis 361.*

K. Sapper.

W.

Waage

Peter.

Geboren am 29. Juni 1833 in Flekkefjord, Südnorwegen, gestorben am 13. Januar 1900 in Christiania. Er war seit 1862 Professor der Chemie an der Universität Christiania. Gemeinsam mit Guldberg stellte er 1867 das Massenwirkungsgesetz chemischer Stoffe auf, und gab, ebenfalls mit Guldberg, 1879 die Gleichge wichtsformel für verdünnte Lösungen.

E. Drude.

Wachstum.

Wachstum tierischer Körper.

1. Definition. 2. Grundvorgänge und verschiedene Arten des Wachstums. 3. Verschiedene Wachstumsfaktoren. 4. Wachstum und Formbildung (Formwachstum). 5. Geschwindigkeit des Wachstums. 6. Periodizität des Wachstums. 7. Verlauf und Dauer des individuellen Wachstums.

1. Definition. Unter Wachstum versteht man die Grundeigenschaft der lebenden Substanz, sich aus eigenem Betriebe heraus durch Stoffaufnahme aus der Außenwelt unter physiologisch leistungsfähiger Um- und Anordnung des Aufgenommenen vergrößern zu können.

Auch ein Kristall vermag in seiner Mutterlauge größer zu werden, er „wächst"; sein Wachstum aber unterscheidet sich von demjenigen der Organismen dadurch, daß die neu nach einem engbegrenzten Modus angesetzten Teile gleichartig sind, während das organische Wachstum nicht nur ganz verschiedenartige Bestandteile aneinanderfügen, sondern auch diese verschiedenartigen Bestandteile nach lokal verschiedener (für den gleichen Ort und gleiche Zeit aber bestimmter) Anordnung, welche die physiologische Leistungsfähigkeit bedingt (unter gleichzeitiger Vergrößerung des Organismus), in das Bestehende neu ein- oder ihm anfügen kann. Tierisches Wachstum ist somit Größerwerden des Tieres unter Ausbildung bezw. unter Aufrechterhaltung einer funktionsfähigen bestimmten Anordnung seiner heteromorphen Körperbestandteile — seien diese Zellteile, Zellen, Gewebe, Organe oder ganze Körperregionen.

Ist das Größerwerden bei dem tierischen Wachstum mit der Hervorbildung neuer Formen verbunden, so spricht man in der Regel von Formwachstum; nimmt dagegen ein Tierkörper oder Teil des Tierkörpers in irgendwelchen Dimensionen an Größe zu, ohne die Gestalt der vorhandenen Körperteile und ihre Lagebeziehungen wesentlich zu verändern, so heißt eine solche Wachstumsart Massenwachstum.

Von diesen beiden Wachstumsarten, die man gemeinsam auch als „trophisches Wachstum" zusammenfaßt, hat man noch ein „numerisches Wachstum" unterscheiden wollen, das eine Vermehrung der Elementarbestandteile innerhalb eines Organes oder sonstigen kleineren oder größeren Körperteiles umgreifen sollte, ohne daß ein Größerwerden des betreffenden Systems damit verbunden sei; so z. B. die Vermehrung der Anzahl der Furchungszellen in einem Keim, der eingeschlossen in irgendwelche Eihaut, sein Volumen nicht vergrößert. Das heißt aber die Zunahme einer Zahl mit derjenigen einer Masse verwechseln und die Definition des Wachstums verflauen. Dagegen läßt sich in einem solchen Falle sehr wohl von einem Massen- oder Formenwachstum der lebenden differenzierten plasmatischen Substanz reden, indem sich die letztere auf Kosten der im Ei vorhandenen nicht lebenden Ernährungssubstanzen vermehrt, also an Masse zunimmt. Das Wachstum der lebendigen Substanz ist dann ein „partielles"; und dieses kann ohne Vergrößerung des Gesamtsystems unter Verminderung seiner nichtlebenden Bestandteile stattfinden.

2. Grundvorgänge und verschiedene Arten des Wachstums. Jedes Wachstum im tierischen Körper ist auf die mehr oder weniger direkte oder auch mehr indirekte

Beihilfe der lebenden plasmatischen Substanz angewiesen und man hat sich darum ein Vorstellungsbild zu verschaffen gesucht, in welcher Weise das Wachstum mit den übrigen Leistungen des Protoplasmas verknüpft sei. Es läßt sich leicht einsehen, daß das Plasma zunächst die in erster Instanz von der Außenwelt herstammenden Nahrungsstoffe auf längerem Wege in körpergerechte Bestandteile umwandeln, sie dem Körperplasma anähnlichen, d. h. sie „assimilieren" muß, ehe sie als neue Bausteine dem bislang bestehenden physiologischen System des Tierkörpers eingefügt werden können. Eine solche Einfügung führt aber noch nicht unter allen Umständen ohne weiteres zum Wachstum. Der Tierkörper verbraucht vielmehr fortgesetzt bei seinen verschiedenen Lebensbetätigungen Anteile seiner lebenden Substanz, die als Exkrete, Sekrete oder sonstwie aus dem Lebensgetriebe des Körpers herausgeschafft werden, und die darum auch fortwährend neu ersetzt werden müssen, wenn sich der Tierkörper nicht unter Kleinerwerden sehr bald durch seine Lebensgeschäfte aufbrauchen soll. Der substanzvermehrenden Assimilation stehen diese substanzmindernden Zerfallsvorgänge während der Lebensarbeiten als Dissimilation entgegen. Es ist klar, daß ein Wachstum nur dann statthaben kann, wenn die Assimilation mehr anbaut als die Dissimilation zum Zerfall bringt.

Das Verhältnis von Assimilation (A) und Dissimilation (D) in der Zeiteinheit, das man durch den Bruch A:D ausdrücken und kurz mit Verworn als „Biotonus" bezeichnen kann — wobei die beiden Buchstaben keine Einzelvorgänge, sondern beide eine ganze, noch vielfach in Dunkel gehüllte, Kettenreihe von physiologischen Vorgängen bedeuten — bestimmt alsdann das volummetrische Verhalten der lebenden Substanz. Ist die Größe der A-Kette gleich der Größe der D-Kette, d. h. wenn Assimilation und Dissimilation gleich groß sind, so ist der Bruch $A:D = 1$; es herrscht Stoffwechselgleichgewicht, d. h. es ist in der Zeiteinheit die Summe der ausgeschiedenen Stoffe jeder Art gleich der Summe der aufgenommenen Stoffe; es kann unter solchen Umständen also noch kein Neuansatz lebender Substanz, also kein Wachstum stattfinden. Werden aber die Glieder der A-Reihe größer, während die Summe der D-Reihe gleichbleibt oder abnimmt, so daß in der Zeiteinheit die Summe der A-Glieder größer ist als die Summe der D-Glieder, so wird der Biotonus $A:D > 1$, die organismische Substanz vermehrt sich hiernach; die Formel versinnbildlicht dann in einfacher Weise das „Wachstum"[1]), das sich von dieser Seite her dann als ein Ueberwiegen der Assimilationsvorgänge über die Dissimilationsvorgänge definieren läßt.

Eine namentlich von botanischer Seite vielfach diskutierte, aber selbst im Einzelfalle schwer zu entscheidende Frage ist diejenige, ob das Wachstum durch Ansatz, „Apposition", von neuen Bauelementen an die bereits vorhandenen Bestandteile der lebenden Substanz stattfindet oder ob es sich durch Einschiebung, „Intussuszeption", der neuen Elemente zwischen die bereits vorhandenen alten Elemente vollzieht. Es unterliegt keinem Zweifel, daß beide Wachstumsarten bei den Tieren wie bei den Pflanzen an verschiedenen Kleinteilen des lebenden Körpers vorkommen, daß im allgemeinen hier wie dort Appositionsvorgänge überwiegen, Intussuszeptionen seltener sind und beide Wachstumsarten selbst bei ein und derselben Zelle oder ein und demselben Organ an verschiedenen Stellen nebeneinander vorkommen können. Die beiderartigen Wachstumsweisen lassen sich physiologisch kaum jemals scharf voneinander trennen, woran zum Teil auch eine gewisse Unschärfe in der Definition schuld ist, denn es ist klar, daß je kleiner die Einzelbestandteile eines wachsenden Ganzen sind, die durch Apposition wachsen, um so mehr das Wachstum des Ganzen als ein Intussuszeptionswachstum erscheinen wird; so wachsen die einzelnen Kalkplättchen eines Seeigelpanzers z. B. durch Ansatz neuer Plättchenteile an ihrem Rande, also fraglos appositionell; das Resultat dieses appositionellen Wachstums der Einzelplättchen, das Gesamtwachstum des Seeigelpanzers mit anderen Worten, müßte aber trotzdem eigentlich als Intussuszeptionswachstum bezeichnet werden, da ja zwischen die einzelnen Panzerteile neue Skelettelemente eingeschoben worden sind. Die beiden Begriffe gewinnen nicht an der zu vermissenden Klarheit, wenn man sie auf die kleinsten unsichtbaren Teilchen des Protoplasmas überträgt und haben überhaupt nur dann Sinn, wenn sie mit einem scharf umgrenzten Organteil in Verbindung gebracht werden; zu einer allgemeinen Charakterisierung des Wachstums eignen sie sich darum keinenfalls.

Das organische Wachstum ist nur in selteneren Fällen ein allgemein gleichmäßiges, das den ganzen Körper in gleicher Weise vergrößert, meist wachsen einzelne Körperteile zu gewissen Zeiten rascher als andere, oder ein Körperteil, z. B. das Geweih der Hirsche, wächst in einer bestimmten Periode für sich allein, ohne daß der übrige Körper eine proportionale Volumzunahme zeigt. Somit ergibt sich, daß das Wachstum verschiedener Körperteile lokal verschiedene Faktoren zur Grundlage haben kann.

[1]) Wächst dagegen die Summe der D stärker an als die Summe der A, so wird der Biotonus $A:D < 1$; es tritt dann der, dem Wachstum in gewissem Sinne entgegengesetzte Vorgang der Atrophie ein, der unter Volumenabnahme des organismischen Systems zum Tode führen kann. Die Atrophie kann vorübergehend sein und einzelne Körperbestandteile befallen, während andere im Wachstum begriffen bleiben. So steigt der Lachs hungernd in die Flüsse auf, indem er die zur Wanderung nicht benötigten Körpergewebe hochgradig atrophieren, seine Geschlechtsprodukte aber gleichzeitig zur Laichfähigkeit anwachsen läßt.

Demzufolge hat Roux je nach dem Sitz dieser Faktoren folgende Wachstumsarten unterschieden: 1. „Selbstwachstum“ oder selbständiges Wachstum oder Eigenwachstum eines Gebildes ist die Vergrößerung desselben durch in ihm selber enthaltene Faktoren, somit durch dessen eigene Tätigkeit; z. B. Hervorwachsen einer Nervenfaser aus einer Ganglienzelle, zu dem nach Explantation keine anderen Gewebe erforderlich sind. 2. „Passives Wachstum“ oder Fremdwachstum. Das ist die Vergrößerung eines Gebildes allein durch Tätigkeit eines anderen, z. B. ev. des Knochens durch das Periost, des Stratum corneum der Epidermis durch das Stratum Malpighi. 3. „Abhängiges Wachstum“. Bei dieser weit verbreiteten Wachstumsart liegen die determinierenden Faktoren zum Teil außerhalb des Gebildes. So wird z. B. die Wachstumslage der Spongiosabälkchen eines Knochens auf seinen späteren Ausbildungsstufen durch die äußeren Muskel und Lastbeanspruchungen, denen der betreffende Knochen in seiner Funktion als bewegbares Stützelement des Körpers ausgesetzt ist, bestimmt. Die Spongiosabälkchen ordnen sich mit nahezu mathematischer Akkuratesse in das Trajektoriennetzwerk größter Beanspruchungen ein und auch sonst zeigt sich, daß besonders stark beanspruchte, aber nicht überanstrengte Organe (Muskel der Turner, Anwachsen der einen Niere, wenn die andere entfernt wird, u. dgl. m.) durch eine gesteigerte Funktion an Masse zunehmen, also wachsen, wobei sie meistens eine besonders funktionsgerechte Struktur erhalten. Ein derartiges, von einer Funktion abhängiges oder gefördertes Wachstum wird spezieller als „funktionelles Wachstum“ bezeichnet.

3. Verschiedene Wachstumsfaktoren. Das organische Wachstum spielt sich in seinen ersten Anfängen innerhalb der Zellen ab, die als Ausgangsstätte des Wachstums hierbei die in der Gesamtmasse des Organismus aufgestapelte Substanzmengen in dreifach verschiedener Weise vergrößern können. Nämlich erstens durch Zunahme der lebenden Substanz, des Protoplasmas, der Zelle, wobei nicht nur der durch die Dissimilation erlittene Verlust an lebendiger Substanz wieder ausgeglichen, sondern diese durch Assimilation im Ueberschuß geliefert wird, so daß, wie oben gezeigt, der Biotonus größer als 1 wird, „Ueberkompensation im Ersatz des Verbrauchten“ Roux. Zweitens durch Zunahme der in dem Protoplasma eingelagerten Flüssigkeiten, des sogenannten Zellsaftes oder der von den Hyaloplasmakämmerchen umschlossenen Enchylematröpfchen des Protoplasmas selbst, in erster Linie durch Aufnahme von Wasser. Drittens durch Ein- oder Anlagerung von inneren und äußeren Plasmaprodukten, die bald als Umwandlung, bald als Abscheidung des lebensfähigen Protoplasmas aber in, ihm ungleicher, Zusammensetzung auftreten.

Von diesen Vergrößerungsweisen der Zellen ist die Zunahme des Protoplasmas durch Aufnahme von festen, flüssigen und gasförmigen Stoffen zwar am längsten bekannt, zugleich aber durch die submikroskopischen Glieder dieser Vermehrungsvorgänge noch in ihren Details am wenigsten sicher aufgeklärt.

Als ein annäherndes Maß für die Zunahme der lebendigen Substanz in der Zelle, des Protoplasmas also, kann man die Zunahme des Stickstoffgehaltes im Organismus betrachten. Hierhaben Analysen von menschlichen Körpern verschiedenen Alters gezeigt, daß der Stickstoffansatz pro Kilogramm und Tag um so größer ist, je kleiner das Kind war, der relative Zuwachs an lebendiger Substanz nimmt also mit dem Alter ab; das hat sich auch in anderen Fällen gezeigt.

Auch durch Zeitmaße hat man der schwierigen Frage der Vermehrung der lebendigen Substanz näher zu kommen gesucht. Setzt man den mittleren Gehalt an lebendiger Substanz innerhalb einer Zellart in erster Näherung als eine konstante Größe, die freilich periodische Aenderungen erfährt, indem sie vor der Teilung ein Maximum, im Moment nach der Teilung ein Minimum hat, so ist die Geschwindigkeit der Zellteilung ein Maß für die Bildung neuer lebendiger Substanz. Die Zeit von Teilung zu Teilung ist alsdann eine „Doppelwertzeit“, d. h. sie gibt an, wie rasch eine Verdoppelung der lebendigen Substanz erfolgt ist. Da diese Zeitwerte in hohem Grade von Außenbedingungen abhängen, sind nur diejenigen vergleichbar, die unter möglichst günstigen Lebensbedingungen erhalten worden sind. Berechnet man von hier aus, wieviel 1 kg „lebendige Substanz“ pro Stunde an neuer Substanz zu produzieren vermag, so kommt man in einzelnen Fällen auf ganz gewaltige Zahlen. Die Doppelwertzeit der ersten Zellteilungen bei der Furchung von Ciona (Ascidie) und Strongylocentrotus (Seeigel) können annähernd im Durchschnitt zu einer Stunde angenommen werden — denn soviel Zeit verstreicht von Teilung zu Teilung — die Produktion lebendiger Substanz pro Kilogrammstunde würde hiernach 1000 g betragen, oder anders ausgedrückt, 1000 g Furchungszellenplasmas dieser Eier würden nach einer Stunde weitere 1000 g neuen Plasmas (auf Kosten der leblosen Dottermaterialien und unter Beihilfe von aus dem Außenmedium aufgenommenen Stoffen, vorwiegend von Wasser) erzeugt haben (Pütter).

Die Bedeutung der Wasseraufnahme für das Wachstum der lebenden Substanz ist in vielen Fällen namentlich in den Entwickelungsphasen schnellen Wachstums eine sehr beträchtliche.

Der Frosch z. B., der als Embryo im Ei keine wesentliche Größenzunahme zeigt, wächst nach dem Verlassen der Eischale sehr rasch durch Wasseraufnahme. Die Trockensubstanz nimmt sogar in dieser Zeit ab. Froscheier ergaben 56% Wasser, die ausgeschlüpften Kaulquappen dagegen 7 Tage nach dem Ausschlüpfen 89%, 14 Tage nachher sogar 96%, die aldsann am 41. und 84. Tage nach dem Ausschlüpfen wieder absanken auf 90% bezw. 88%. Vgl. hierzu die später genannte S-Wachstumskurve. Der Rückgang des Prozentgehaltes an Wasser stellt

sich in einer Periode ein, während der die Trockensubstanz ganz enorm zunimmt (von 1,16 auf 9,90 bezw. 247,9 mg), doch wird demungeachtet eine große Menge Wasser fortwährend aufgenommen und bleibt hauptsächlich für die Größenzunahme verantwortlich. Ein ähnliches Verhalten hat sich in vielen Fällen für die Entwicklungsphasen von Tieren sehr verschiedener systematischer Stellung und auch für Pflanzen nachweisen lassen: auf irgendeiner Stufe der Entwickelung rasches Wachstum unter rapider Zunahme des Wassergehaltes und schließlich mit dem Eintreten und Fortschreiten der histologischen Differenzierung eine mäßige Abnahme des Wassergehaltes. Der Säugetierorganismus verarmt mit zunehmendem Alter ganz allgemein an Wassergehalt, zugleich nimmt auch seine Wachstumsquote immer mehr ab.

Das Wasser scheint hiernach vor allen Dingen bei dem Anwachsen jugendlicher protoplasmatischer Zellen eine besondere Rolle zu spielen und dann in seiner Bedeutung durch das Auftreten der von dem Protoplasma erzeugten sogenannten Protoplasmaprodukte (Hatscheks apoplasmatische Strukturen), z. B. von Fetten, Kohlenhydrate, Interzellularsubstanzen, Cuticulae, Drüsensekrete usw. oder auch durch Skelettbildungen aus anorganischen Materialien (Kalksalze, Kieselsäure) prozentarisch zurückgedrückt zu werden.

Die Entstehung derartiger Protoplasmaprodukte ist jedenfalls für die Sonderfälle eine außerordentlich verschiedenartige und im einzelnen noch ebenso unaufgeklärt wie die Vermehrungsvorgänge des Protoplasmas selbst. Es liegt die Möglichkeit vor, daß sie zum Teil wenigstens durch Umwandlung aus Protoplasma hervorgehen; anderenteils aber mögen sie vielleicht auch aus aufgenommenen Nahrungssubstanzen direkt synthetisch unter einem gewissen indirekten leitenden Einfluß des Protoplasmas (formative Tätigkeit des Protoplasmas) als „Abscheidungsprodukte des Protoplasmas" entstanden zu denken sein.

Das Wachstum des Gesamtkörpers geht meist mit einer fortgesetzten Vermehrung der Zellen durch Teilung einher, so daß in der Regel die Zellen des erwachsenen Tieres nicht größer sind als diejenigen des aus dem Ei ausgekommenen Jugendstadiums[1]). Sofern dieses Wachstum unter Zellteilungen ein Formwachstum (s. oben) ist, sind die aufeinander folgenden Zellteilungen mit dem Auftreten neuartiger Zellen oder neuer Plasmaarten verbunden, welche den Differenzierungsprozeß vermitteln und die Körperform in einer für die einzelnen Altersstufen charakteristischen Weise umformen. Handelt es sich dagegen um einfaches Massenwachstum (s. oben), so findet während der Zellteilungen nur eine Vermehrung bereits vorhandener Zellarten und Plasmaarten statt.

Abseits des Wachstums, das unter direkter Beihilfe der lebenden Substanz innerhalb der Zellen zuwege kommt, können auch durch Vorgänge, die nur mehr indirekt mit der Zelltätigkeit verbunden sind, Körpervergrößerungen vermittelt werden. Durch verschieden rasches Wachstum von bestimmten Zellagen können Gewebsspannungen entstehen, welche ein Auseinanderweichen bestimmter Gewebepartien, also die Entstehung von Hohlräumen im Tierkörper zur Folge haben, welche dann mit Flüssigkeiten, z. B. Leibeshöhle, Blutgefäßsystem usw. oder mit Luft gefüllt werden.

So wird die Schädelvergrößerung bei vielen Säugern und Vögeln durch Lufträume in den Knochen gesteigert. Die Lunge der Säuger vergrößert sich dauernd mit ihrem ersten Atemzug; die aus dem Ei ausschlüpfende Wasserkäferlarve (Hydrophilus) vergrößert sich auf mehr als das Doppelte ihres Volumens in wenigen Minuten durch Aufnahme von Wasser und Füllung ihres Tracheensystems mit Luft. Luftaufnahme streckt auch die Flügel des eben ausgeschlüpften Schmetterlings in kürzester Zeit zu erheblicher Länge; und auch andere Tatsachen würden sich gewiß noch für ein derartiges, der Zellstruktur gegenüber passives Wachstum (s. oben) anführen lassen.

4. Wachstum und Formbildung (Formwachstum). Nur in einem einzigen Falle, bei der Kammerbildung polythalamer Foraminiferen, ist es seither geglückt, die Formbildung und das Wachstum auf Grund rein mechanischer Faktoren zu erklären.

Die polythalamen Foraminiferen, schalentragende Protozoen mit amöboidflüssigem heteromorphem Plasma vergrößern ihre Schalen dadurch, daß sie ihr durch Nahrungsaufnahme vergrößertes Protoplasma von Zeit zu Zeit unter vorübergehender Wasseraufnahme vor die Mündung der Schale herausfließen lassen und daß sie alsdann auf der Oberfläche des vorgeflossenen, an den beim Vorfließen an den alten Schalenteilen adhärierenden, Protoplasmas neue Schalensubstanz abscheiden, welche sich nach dem Festwerden als Wand einer neuen Kammer an die Ausgangsschale (Embryonalkammer) bezw. bei späterem Wachstum an die bereits vorher existierenden Kammern anschließt. Dabei hält sie ein physikalisch-mathematisch bestimmbares Verhalten ein (Rhumbler, van Iterson, Przibram). Es hat sich nämlich theoretisch zeigen lassen, daß dieser Kammerbildungsprozeß genau so abläuft, als ob man an Stelle des Plasmas eine heteromorphe kolloidale Flüssigkeit irgendwelcher anderer Provenienz unter gleichen Um-

[1]) Nur in ganz seltenen Fällen kommt während des Wachstums die Zellteilung frühzeitig zum Stehen und die Körpervergrößerung wird unter Anwachsen der Zellen, ohne Zunahme ihrer Zahlen also, vermittelt; z. B. bei Fadenwürmern, die zum Teil auf ganz verschiedenen Alters- und Größenstadien bestimmte Organe aus ganz bestimmten Zellzahlen zusammengesetzt zeigen, ohne daß im übrigen sich dieses Verhalten in den betreffenden Fällen auf alle Organsysteme zu erstrecken brauchte. Oxyuris z. B. besitzt zeitlebens, ob klein ob groß, 65 Muskelzellen, das Epithel des Mitteldarms vermehrt aber mit dem Alter und mit der Körpergröße des Wurms seine Zellzahlen.

ständen aus einer ähnlichen Hülle ausfließen dächte; vorausgesetzt, daß die ausfließende Flüssigkeit ebenso wie das Foraminiferenplasma an den beim Ausfließen berührten alten Wandteilen adhäriert. Unter solchen Umständen muß nämlich der aus der Schalenmündung vorfließende, an verschiedenen Stellen verschieden strukturierte, flüssige Plasmateil nach dem Randwinkelsatz der Physik mit der berührten alten Schalenwand jedesmal da gleiche Randwinkel bilden, wo ein bestimmt gearteter Plasmaanteil mit der alten Schalenwand in Berührung kommt. Die heteromorph flüssige Sarkode wird also mit ganz verschiedenen Randwinkeln, die den lokalen Verschiedenheiten ihres Aufbaues entsprechen, auf den berührten alten Schalenteilen, der sogenannten Flußfläche, hinfließen. Da aber das gesamte ausfließende Flüssigkeitssystem infolge seines flüssigen Zustandes den Oberflächenspannungsgesetzen unterworfen ist, kann das Vorrücken des Sarkoderandes auf den berührten alten Schalenteilen (infolge der allen Flüssigkeiten zukommenden kontraktiven Oberflächenspannung) nur derart vor sich gehen, daß die Oberfläche in jedem Augenblick so klein, wie irgend denkbar, bleibt. Daraus ergibt sich, daß die verschiedenartigen Randwinkel, welche der vorfließende Rand der kammerbauenden Sarkode mit den überflossenen alten Wandteilen bildet, stets mit minimalen Oberflächen verbunden bleiben und daß sie auf den verschieden gekrümmten Flußflächen der alten Schalenteile je nach ihrer Größe mit einer verschiedenen Geschwindigkeit hinüberlaufen müssen. Ein spitzer Randwinkel läuft z. B. auf einer konvex gekrümmten Wandfläche, weil er dazu weniger Oberfläche gebraucht, bei gleichem Austrittsdruck der Sarkode erheblich rascher hin als ein Randwinkel von 90° oder gar als ein stumpfer Randwinkel; auf einer konkaven Wandfläche läuft ein stumpfer Randwinkel wegen geringeren Oberflächenbedarfs rascher als ein spitzer u. dgl. m. Auf dieser Grundlage läßt sich im voraus angeben, nach welchen Richtungen hin sich die Sarkode während des Kammerbaues mit ihren verschiedenen Randwinkeln auf der „Flußfläche“ der berührten älteren Schalenwände wenden wird, an welchen Stellen die verschiedenen Randwinkel haltmachen werden; so daß sich die Form der zu erwartenden Kammer, deren Wand ja sozusagen nur die erstarrte minimale Oberfläche der nach Maßgabe ihrer verschiedenen Randwinkel verschieden rasch vorgeflossenen Sarkodeteile darstellt, im voraus angeben läßt, wenn man die Form der Embryonalkammer (oder später die Gestalt der Flußfläche bei älteren Schalen) ferner die verschiedenen Randwinkel der heteromorphen Sarkode, die sich an jeder leeren Schale an homologen Stellen als Kammerwandansatzwinkel (Kammerrandwinkel) messen lassen, und schließlich das bei der Kammerbildung vorfließende Sarkodequantum kennt. Das letztere wird aber dadurch bestimmbar, daß jede folgende Kammer um einen für die Species bestimmten Koeffizienten (Koeffizienten der Kammerprogression) größer wird als ihre vorausgehende Kammer. Zieht man aus einer großen Zahl von Fällen den Durchschnitt, so zeigt es sich, daß der Koeffizient der Kammerprogression um 1,26 schwankt. Da dies gleich der dritten Wurzel aus 2 ist, so geht daraus hervor, daß von dem Baue einer Kammer zur nächsten das Volumen der gesamten vorhandenen Plasmamasse auf das Doppelte angestiegen sein muß. Die von Kammerbildung zu Kammerbildung verstreichende Zeit ist also eine Doppelwertzeit; ihre Dauer aber wahrscheinlich je nach Nahrungsmenge und Außenbedingungen sehr variabel. Die Konstruierbarkeit der Kammer und Schalenform, die aus dem Gesagten erhellt, hält auch bei der Regeneration verletzter Schalen stand, bei der von der Norm stark abweichende Gestalten entstehen können.

In allen anderen Fällen, zumal bei den komplizierteren Formbildungsarbeiten mehrzelliger Organismen, ist man aber von einer mathematischen Berechenbarkeit der bei dem Formwachstum sich betätigenden formbildenden Faktoren noch recht weit entfernt. Es lassen sich hier nur einige gemeinsame Züge angeben, unter deren Auftreten sich das ungleiche Wachstum vollzieht, das zur Umwandlung einer Gestaltungsform in eine andere, wie sie im Formwachstum vorliegt, notwendig erscheint.

In erster Linie wäre hier das Prinzip des differentiellen Wachstums zu nennen, das während der Embryogenese und Organogenese eine wichtige Rolle spielt, indem es durch lokal ungleiche Wachstumsgeschwindigkeiten in verschiedenen Bezirken einer ursprünglich einheitlich erscheinenden Zellfläche, die schneller wachsenden Bezirke, die im Rahmen der ursprünglichen Ausgangsfläche keinen Platz mehr finden, zu Faltungen veranlaßt, die entweder als Einstülpungen bezeichnet werden, wenn das Vorrücken der Faltung in der Richtung nach der medianen Hauptachse des Körpers hin geschieht, oder die Ausstülpungen heißen, wenn der Faltenscheitel sich von der Körperhauptachse fortbewegt.

So entstehen z. B. in den meisten Fällen der Urdarm der Gastrula, ferner das Zentralnervensystem, Teile von Sinnesorganen, die Drüsen usw. als Einstülpungen; die Extremitäten dagegen, Kiemenanhänge, Papillen der Zungenschleimhaut, Darmzotten usw. sind Ausstülpungen. Es gibt kaum ein Organ, an dessen Bildung sich nicht irgendwelche Aus- oder Einstülpungsvorgänge beteiligt hätten. Nach dem Eintreten solcher Faltungen können die durch sie veranlaßten Formgestaltungen noch durch zwei Vorgänge von weniger allgemeiner Bedeutung modifiziert werden, nämlich durch Verschmelzungen und durch Trennungen. Die Ränder einer Einstülpung können sich zusammenlegen und in ihren äquivalenten Bestandteilen miteinander verschmelzen, wie dies beispielsweise bei der Entwickelung des Nervenrohres, des Hörbläschens, des Darmschlauches usw. geschieht, oder es erhalten blasenförmige oder schlauchförmige Hohlräume durch lokale Trennungen der Gewebe nach außen führende Oeffnungen, wie bei der Mund-, After-, Kiemenspaltenbildung usw.

Die an der Formbildung beteiligten Faltenbildungen sind keineswegs, wie man anfänglich glaubte, rein passive Biegungen, die allein durch den Druck einer rascher wachsenden Zellpartie im Rahmen einer langsamer wachsenden Zellfläche (wie in einem starren Rahmen eingezwängte, aufquellende, biegbare Platten) ein- oder ausgestülpt würden, sondern es hat sich nachweisen lassen, daß die Zellgefüge der Faltungen bereits mehr oder weniger komplizierte dynamische Systeme sind, deren Komplikation dadurch entsteht, daß jede Zelle für sich schon einen in sich mehr oder weniger selbständigen, d. h. zu bestimmten Spezialleistungen befähigten Mechanismus darstellt.

Eine Zellplatte ist, um einen Vergleich zu gebrauchen, kein bloßes Mauerwerk aus biegbarem Baumaterial, wie noch His und seine Nachfolger glaubten, sondern ein Konsortium von miteinander verkoppelten Automobilen, von denen jedes seine eigene Triebkraft besitzt. Die Arbeit der Automobile und die passiven Druckverhältnisse arbeiten zusammen, um die Faltungen unter einem Minimum von Kraftaufwand und unter erhöhter Sicherheit zu vollziehen (Rhumbler). Die im seitlichen Verband stehenden Zellen wandern selbsttätig und werden durch den Druck der Umgebung nur noch sicherer geleitet.

So wird die Zellwanderung zu einem wichtigen Formbildungsprinzip, das sich übrigens nicht nur in Zellflächen und ganzen Zellverbänden zu äußern vermag, sondern deutlicher noch, aber kaum wichtiger, sich häufig im Wandern von Einzelzellen in bestimmter Richtung, wohl einem Reizmittel entgegen, Ausdruck verschafft, wie bei der Bildung und dem Wachstum des Mesenchyms oder noch spezieller beim Wachstum des knorpelig vorgebildeten Knochens, u. dgl., bei denen in äußerst klarer Weise die eigene lokomotorische Aktivität im selbständigen Wandern von Zellen zum Vorschein kommt.

Diese lokomotorische Automobilität wohnt schon den jüngsten Furchungszellen bei und äußert sich hier in den von Roux entdeckten „cytotaktischen", die Selbstordnung der Furchungszellen vermittelnden, Erscheinungen des Cytotropismus, d. h. der Selbstnäherung künstlich auseinander getrennter Blastomeren, der Cytarme, d. h. der aktiven flächenhaften Selbstzusammenfügung gewaltsam getrennter Embryonalzellen, der Cytolisthesis, d. h. dem Zellengleiten oder gegeneinander Verschieben (durch in den Zellen liegende Faktoren) und schließlich auch des Cytochorismus, d. h. der gelegentlich vorkommenden Selbsttrennung flächenhaft vereinigter Zellen bis zur vollkommenen Lösung. Von den Zeiten der Furchung aus behält die Automobilität der Embryonalzellen dann über die ganze Zeit der Organogenese hin eine für die Formbildung der Organe und des Tierganzen wichtige Bedeutung.

Wenn die Automobilität der Zellen auch sicher ein ungemein weit verbreiteter Faktor organogenetisch tätiger Zellen oder Zellkomplexe ist, so ist dieselbe doch nicht über alle Zellenkonstellationen hin in gleichem Grade verteilt. Resultate, die Tornier bei der Regeneration abgeschnittener Molchschwänze erhielt, stellen vielmehr außer Zweifel, daß bestimmte Gewebe das Wachstum bestimmter Körperteile initiativ einleiten, andere Gewebe sich dann aber, allerdings immer wieder automobilistisch, sekundär dem initiativ wachsenden Gewebe anschließen. Man kann in dieser Hinsicht führende oder „dukatorische" Organanlagen und Gewebekomplexe von den durch die führenden geleiteten „assektatorischen" Organanlagen und Gewebekomplexen unterscheiden.[1]) Im allgemeinen scheinen die Gewebe der Skelettelemente eine dukatorische, die übrigen Gewebe aber meist eine assektatorische Rolle bei dem Formwachstum übernommen zu haben; an dem Skelettgerüst können die weicheren übrigen Organe am leichtesten Halt gewinnen. So regeneriert z. B. ein kurzgeschnittener Tritonschwanz sein verloren gegangenes Ende dadurch, daß sein Schwanzskelett nach der Schnittwunde hin vorwächst und dabei alle übrigen Gewebe mitnimmt; wird auf irgendeine Weise das Vorwachsen des Skelettregenerates verhindert, so versagen auch alle übrigen Gewebekomplexe, z. B. der Hautüberzug des Schwanzes bei der Regeneration, obgleich, wie Experimente zeigen, jede Partie einer die Schnittwunde überziehenden Hautneubildung an sich die Fähigkeit hat, zu einer Schwanzspitzendeckung auszuwachsen, wenn das zugehörige Skelettgenerat sie zwingt, es zu tun (Tornier).

Oder: die Entstehung der Pluteusarme wird nach Herbst durch den Druck ausgelöst, welchen die sich vergrößernden und vorwärtsschiebenden Armstützen auf die betreffenden Stellen der Wimperringgegend der Seeigellarven ausüben. Oder: unter der Stütze der Schalenwand vermehrt der lebendige Protoplasmaleib der Foraminiferen seine lebendige Substanz, nachdem er zuvor die Schalenwand während des Kammerbildungsprozesses unter vorübergehender Wasseraufnahme in sein Inneres in der früher angegebenen Weise aufgestellt hat. Oder: klinische Beobachtung und experimentelle Studien scheinen dafür zu sprechen, daß stets das Skelettwachstum dem des übrigen Körpers vorangeht (Aron).

[1]) Die Abhängigkeit der assektatorischen von den dukatorischen Gewebeanlagen wird den Determinationsmechanismus der Keimzellen ganz enorm entlasten, indem nur einzelne bestimmte Gewebe in ihrer Wachstumsform und Wachstumsdauer determiniert zu sein brauchen, um durch diese ihre Determination gleichzeitig eine ganze Reihe anderer Gewebe auf dem Wege plastischer automobilistischer Modellierung der Form nach und auch der Quantität nach fest zu bestimmen.

Die vorgenannten Erscheinungen führen zu der „gestaltlichen Beeinflussung der Organe und Organteile untereinander“ über, deren Erforschung die Hauptaufgabe der Entwickelungsmechanik darstellt, so daß hier auf den Artikel „Entwickelungsmechanik“ in Bd. III S. 627 bis 633 verwiesen werden muß.

Es mag hier nur erwähnt werden, daß die Abhängigkeit der Organe während des Wachstums von anderen Organen, mit anderen Worten die Korrelation zwischen den Organen (vgl. den Artikel „Correlation“ Bd. II S. 733 bis 737) keineswegs nur auf mechanischem Gebiete zu liegen braucht, sondern daß sie auch durch gelöste chemische Agenzien, „Hormone“, vermittelt werden kann, die durch irgendeines der flüssigen Medien des Körpers, meistens des Blutes, von einem Organ, von dem sie durch „innere Sekretion“ abgeschieden worden sind, zu einem anderen, dessen Funktion und Wachstum sie beeinflussen, überführt werden.

Hierzu treten als gestaltbestimmend dann unter Umständen auch noch eventuelle äußere Reizeinwirkungen, wie der Einfluß des Lichtes (so wachsen die Stolonen mancher Hydroiden von dem Lichte weg, während die Hydranten dem Lichte entgegenwachsen), oder wie der Kontaktreiz, unter welchem sich die Stolonen von Hydroiden, Bryozoen und einigen zusammengesetzten Ascidien an eine Unterlage, allen Unregelmäßigkeiten derselben folgend, fest anpressen (= Thigmotropismus), oder wie der Einfluß der Erdschwere, der die positiv geotropischen Stolonen von Antennularia nach unten, ihren negativ geotropischen Hauptstamm aber lotrecht nach oben treibt u. dgl. m.

Je mehr durch derartige Faltungen, Zellbewegungen und sonstige gegenseitige oder äußere Beeinflussungen sich die Gewebe des vom Ei aus anwachsenden Organismus differenzieren, desto mehr wird dann eine „physiologische Arbeitsteilung“ zwischen den entstehenden Organen ermöglichst, so daß jedes Organ eine bestimmte Aufgabe für den Erhaltungsdienst des Individuums versehen kann. Entsprechend dem Grad ihrer Differenzierung wird die einzelne Zelle und später die Organanlage zu einem unselbständigen und abhängigen Teil einer übergeordneten Lebenseinheit des schließlich erwachsenen Individuums (Gesetz der physiologischen Integration, O. Hertwig). Auf dem Wege zu diesem Ziele wird die keimesgeschichtliche Entwickelung, d. i. die Ontogenie der Organe bezw. der Körperteile deutlich von den beiden Faktorenkomplexen der Vererbung und der Anpassung beherrscht, die auch in der stammesgeschichtlichen Entwickelung der Tierwelt, d. i. in der Phylogenie, die Tiergestaltung bestimmen; jedoch mit der Einschränkung, daß bei der ontogenetischen Ausbildung, dem Formwachstum, eines Organs die Anpassung an die Außenwelt, welche auf selektionistischem Wege in der Phylogenie eine vorwiegende Rolle spielt, meist nur in geringem Grade, dagegen eine andere Anpassungsart, die man als „funktionelle Anpassung“ bezeichnet, um so wirksamer hervortritt.

Funktionelle Anpassung ist die Steigerung einer Anpassung an eine Tätigkeit durch die Ausübung der Tätigkeit selbst, z. B. das Stärkerwerden eines Muskels durch den Gebrauch desselben. Natürlich kann diese funktionelle Anpassung erst dann in Wirksamkeit treten, wenn die Organanlage vorhanden ist; letztere muß also auf dem Wege der Vererbung erst aufgestellt sein, bevor sie in funktionellem Wachstum (s. oben) weiter ausgearbeitet wird. Man unterscheidet demzufolge nach Roux drei zeitlich aufeinanderfolgende Perioden der Organentwickelung, nämlich erstens: die Periode der ererbten selbständigen Anlage; zweitens die Zwischenperiode doppelten ursächlichen Bestimmtseins, a) durch vererbte selbständige Anlage und b) durch funktionelle Weiterentwickelung und schließlich drittens: die Periode der endgültigen Ausbildung unter dem Einfluß des funktionellen Reizlebens und der durch dieses vermittelten funktionellen Anpassung.

Wenn die Organe im Verlaufe der Ontogenie volle Funktionsfähigkeit erlangt haben, sind sie als „ausgebildet“ zu bezeichnen; „erwachsen“ sind sie aber erst, wenn sie ihre definitive Größe erlangt haben. Entsprechend ist ein Individuum ausgebildet, wenn seine sämtlichen Organe ausgebildet sind, ausgewachsen ist es aber erst dann, wenn seine Organe ihre Maximalgröße erreicht haben. Die Endgröße kann durch länger andauerndes Wachstum oder durch rascheres Wachstum in kürzerer Zeit erreicht werden. Der Mensch wird größer als ein Kaninchen, weil er eine längere Zeit wächst; obgleich lange Zeit hindurch bei beiden die tägliche Zunahme annähernd dieselbe ist. Andererseits erreichen Kaninchen eine bedeutendere Größe als Meerschweinchen, nicht weil sie längere Zeit, sondern weil sie rascher wachsen, also sich in gleichen Zeiten mehr Körpersubstanz zulegen.

Die definitive Form des Individuums, die die Art im ausgebildeten bezw. erwachsenen Zustande repräsentiert und die als solche später stirbt, wird nicht immer vom Ei aus auf kürzestem Wege erzielt, es können vielmehr sehr abweichende Tierformen, die sogenannten Larvenstadien, dem ausgebildeten Zustand vorangehen. Jedes dieser Larvenstadien ist in einem gewissen Sinne physiologisch erwachsen und geht denn auch erst, nachdem es seine definitive Größe erreicht hat, in das folgende Stadium über. Jedes dieser Larvenstadien ist funktionsfähig in bezug auf dasjenige, was von ihm gefordert wird (vgl. den Artikel „Ontogenie“ Bd. VII S. 272 bis 296).

5. Geschwindigkeit des Wachstums. Die Geschwindigkeit des Wachstums ist bei einzelnen Organismen und beim gleichen

Organismus zu verschiedenen Zeiten verschieden; fast immer[1]) ist sie im Anfang sehr bedeutend und nimmt später relativ und absolut immer mehr ab.

Wie rasch es bei genügender Nahrung vorangehen kann, zeigt die Schmeißfliegenlarve, die in 5 warmen Sommertagen das 700fache ihres Anfangsgewichtes erreichen kann; die Seidenraupe überholt ihr ursprüngliches Gewicht im Ei innerhalb 30 Tagen sogar um das 5400fache.

Bei Fütterung mit Rindfleisch wachsen die Kaulquappen des Frosches fast dreimal so schnell wie bei Pflanzennahrung. Nicht nur die Menge, sondern auch die Qualität der Nahrung kann also bei der Wachstumsgeschwindigkeit mitwirken.

Der osmotische Druck des ja zum Wachstum benötigten Wassers, bestimmt z. B. bei Hydroidenstöckchen die Wachstumsgeschwindigkeit. Sie wachsen rascher in Seewasser, welches durch Zusatz von Süßwasser verdünnt ist, langsamer in solchem Seewasser, das durch Verdunstung konzentriert worden ist (J. Loeb).

Allgemeiner tritt noch die Bedeutung der Temperatur für die Wachstumsgeschwindigkeit hervor. Es zeigt sich hier bemerkenswerterweise vielfach, allerdings nicht allgemein eine gewisse Uebereinstimmung zwischen der Beschleunigung der Wachstumsgeschwindigkeit und dem Beschleunigungsgrad, den die meisten chemischen Reaktionen durch Temperatursteigerung erfahren; bei letzteren wird bekanntlich die Reaktionsgeschwindigkeit bei einer Temperaturerhöhung um 10° jedesmal verdoppelt bis verdreifacht. Man bezeichnet den Faktor, welcher angibt, um das Wievielfache eine Reaktion durch 10° Temperaturerhöhung beschleunigt wird, als Q_{10}; und man hat auch bei dem Formwachstum der tierischen Entwickelung dieses Q_{10} als in der Regel zwischen 2 und 3 liegend feststellen können (Genaueres im Art. „Entwickelungsmechanik" Bd. III S. 598).

Man darf daraus schließen, daß die chemischen Vorgänge in großem Betrage die Energiequelle für die Formbildung abgeben. Einen Weg hierzu scheint die Oberflächenspannung der plasmatischen Bestandteile des wachsenden Körpers zu bieten.[2])

Auch Substanzen, die sich in dem Außenwasser finden, scheinen einen Einfluß auf die Wachstumsschnelligkeit wasserlebiger Tierformen ausüben zu können. Kaulquappen, die in einer Lösung von 1 Teil Lecithin auf 15000 Teile Wasser aufgezogen wurden, waren dreimal so schwer und fast zweimal so lang wie Kontrolltiere aus gewöhnlichem Wasser. In Arsenwasser von 1:10000000 (!) soll sich die Fortpflanzung des Infusors Stylonichia erheblich beschleunigt haben; ½-bis 1 %iger Schilddrüsenextrakt scheint die Vermehrungsgeschwindigkeit von Paramaecium zu befördern, in geringerem Grade auch 5 %ige Eiweißlösungen oder Lösungen von Hypophysis oder Nebennierenextrakt. Auch hat Herbst das Vorhandensein einer ganzen Reihe anorganischer Stoffe (der Kationen Na, K, Mg, Ca und der Anionen Cl, SO_4, HCO_3 sowie einen ganz geringfügigen Ueberschuß von OH-Ionen über die H-Ionen) im Außenwasser als notwendig für das normale Formwachstum der Seeigelentwicklung erkannt (vgl. Bd. III S. 604 bis 613). Eine besonders kräftige Entwickelung der Knochenbildung, also eine einseitige Förderung des Wachstums eines Organsystems konnte durch Verfütterung bestimmter nicht giftiger Phosphordosen erreicht werden; bei erwachsenen Hühnern konnte auf diese Weise die Knochenbildung so gesteigert werden, daß die Markhöhlen vollständig von Knochensubstanz erfüllt wurden. In ähnlicher Weise scheinen in bestimmten Organen von dem Tier selbst abgeschiedene chemische Substanzen, die Hormone, auf die Wachstumsquote sekundärer Geschlechtsorgane oder der ganzen Tierleiber fördernd einzuwirken, so hat die vollständige Exstirpation der Schilddrüse, die Jodothyrin als Hormon an den Organismus liefert, schwerwiegende Beeinträchtigungen des Wachstums zur Folge (Bd. II S. 735).

6. Periodizität des Wachstums. Das Wachstum der Organismen und ihrer Organteile spielt sich fast nie kontinuierlich, sondern in der Regel in verschiedenen Perioden mit verschiedener Schnelligkeit ab. Schon ungewöhnliche Umstände können die Wachstumsquoten verschieben, ohne ihren endgültigen Gesamtbetrag beim Erwachsensein wesentlich abzuändern.

Wächst ein Individuum während einer Periode ungewöhnlich schnell, so folgt dann eine Periode langsameren Wachstums, und umgekehrt. Ein junges Meerschweinchen kann ein Drittel seines Gewichts durch Darmkatarrh verlieren und den Verlust später ersetzen. Kinderkrankheiten, die dem Wachstum hinderlich sind, scheinen die endgültige Größe der Erwachsenen nicht wesentlich zu beeinflussen. Im Wachstum unter armseligen Verhältnissen zurückgebliebene Kinder scheinen, unter günstige Bedingungen versetzt, das Versäumte wieder rasch einholen zu können (Pagliani). Planarien können bei Futtermangel ihre gesamte bereits erreichte Körperlänge auf ein Zwölftel reduzieren, um sie in günstigeren Zeiten wieder anwachsen zu lassen, jedoch zehren namentlich die höheren Tiere (Hunde z. B.) bei Hunger ihre Reservesubstanzen auf, ohne das Längenwachstum zu sistieren, solange dies irgend angeht.

Neben derartigen von der Art und Fülle der Nahrung abhängigen Schwankungen

[1]) Umsomehr verdient aber hervorgehoben zu werden, daß Pilzmycelien unter gleichbleibenden Außenbedingungen über ihr ganzes Leben hin ein gleichbleibendes Wachstum zu besitzen scheinen, das Falck näher physikalisch dahin spezialisiert, daß innerhalb der Lebensgrenze das Zellvolumen 1 bei dem Druck einer Atmosphäre mit jedem Celsiusgrad um $^1/_{273}$ in einer Minute anwächst.

[2]) Die Oberflächenspannung der plasmatischen Körperbestandteile, welche Zellform und Zellage ordnet, wird direkt von der chemischen Komposition der Zelloberfläche bestimmt. Die Temperatur bestimmt die Raschheit des Chemismus der Zelloberfläche und hierdurch die Geschwindigkeit der mit diesem verbundenen Zelloberflächenspannungsänderungen, die auf direktem Wege Zellform, Zellteilung und Zellage vermitteln.

im Wachstum können auch offenbar in irgendwelchem, wenn auch oft sehr fernliegendem Zusammenhang mit den äußeren Verhältnissen fest normierte Wachstumsperiodizitäten als Normalerscheinungen auftreten.

Sie können jahreszeitlicher Art sein. So lassen sich z. B. an den Schuppen, Otolithen, namentlich aber an den Knochen von Knochenfischen für die Altersbestimmung der Individuen verwertbare Schichten und Ringbildungen erkennen, die aus einer verschiedenen Wachstumsintensität in verschieden nahrungsreichen Jahreszeiten entstanden sind (Jahresringe); der Haarwechsel (Herbsthärung) der Säugetiere die Mauserung der Vögel stellen weitere Beispiele eines periodisch raschen Wachstums und schließlichen Wachstumsstillstandes von einzelnen Körperbestandteilen, Haare, Federn dar.

Häufiger aber sind innere Faktoren die Veranlassung zu periodischem Wachstum.

Bei der Häutung der Arthropoden ist es der Wachstumsdruck des Innenkörpers, der periodisch den nicht wachstumsfähigen Chitinpanzer sprengt, um dem aus seiner früheren Haut ausgeschlüpften Tier unter einem neuen größeren Hautpanzer eine Periode erneuten Wachstums zu gewähren. Für Mantis konnte Przibram nachweisen, daß wie bei der Kammerbildung der Foraminiferen die Periode von Häutung zu Häutung eine Doppelwertzeit ist, daß sich also die lebendige Masse und auch die Chitinmasse als Abscheidungsprodukt von Häutung zu Häutung um das Doppelte vermehrt. Organe mit periodischer Funktion zeigen in der Regel zur Zeit ihrer Funktionierung rege Wachstumserscheinungen. Die Milchdrüsen wachsen mit der Trächtigkeit, ihr Wachstum schwindet mit dem Ende des Säugegeschäftes; auch manche sekundäre Geschlechtsorgane, Brunstdrüsen, Hirschgeweihe wachsen in Abhängigkeit von der Brunstperiode. Die Spinndrüse der Raupe wächst erheblich in der Zeit vor der Einspinnung in einen Kokon usw.

7. Verlauf und Dauer des individuellen Wachstums. Der zeitliche Verlauf des individuellen Wachstums ist bereits bei einer ganzen Reihe von Protozoen, Wirbellosen und Wirbeltieren, auch Pflanzen untersucht, wobei bald die Wachstumsquote für das Gesamtwachstum, bald das Wachstum einzelner Organe nach Maß oder Gewicht in Rücksicht gezogen wurde. Bei der graphischen Darstellung der betreffenden Untersuchungsresultate, bei welchen die Abszisse die Zeiteinheiten, die Ordinate, die Gewichts- oder Längenbefunde enthält, hat sich gezeigt, daß die Wachstumszeitkurve fast ausnahmslos[1]) eine S-Kurve darstellt, d. h. die Geschwindigkeit des untersuchten Teilvorganges des Wachstums beginnt mit einem niedrigen Werte, wächst mit dem Fortschreiten des Vorganges und nimmt gegen Ende desselben wieder ab (Wo. Ostwald).

Die S-Kurve ist in der physikalischen Chemie eine typische Kurvenform für die meisten autokatalytischen Reaktionen. Diese treten ein, wenn im Verlauf des betreffenden Prozesses ein den Prozeß selbst beschleunigendes Produkt gebildet wird. Das beschleunigende Produkt treibt den S-Schenkel in die Höhe, der an Geschwindigkeit wieder abnehmende sinkende Schenkel des S entspricht der Erschöpfung der zur Verfügung stehenden Stoffmenge. Man hat darum die Wachstumsvorgänge als autokatalytische oder, da auch nicht chemische Vorgänge an dem Zustandekommen der S-Kurven beteiligt sein können, mit dem besonderen, mehr neutralen Ausdruck „autokatakinetische“ (Wo. Ostwald) bezeichnet. Durch Superposition von verschiedenen S-Kurven können kompliziertere Kurvenformen entstehen.

In noch weitgehenderem Grade glaubt Brailsford Robertson den Wachstumsverlauf mathematisch analysieren zu können. „In jedem besonderen Wachstumszyklus eines Organismus oder eines speziellen Gewebes findet die maximale Zunahme nach Volumen oder Maßen per Zeiteinheit dann statt, wenn der Zyklus halb vollendet ist. Jeder besondere Wachstumszyklus folgt der Formel $\log \frac{x}{A-x} = K(t-t_1)$, worin x den Betrag des Wachstums bezeichnet (nach Gewicht oder Volumen) der zur Zeit (t) erreicht ist. A den Gesamtbetrag des Wachstums während des Zyklus, wo K eine Konstante ist und t_1 die Zeit, zu der das Wachstum halb vollendet ist.“ Auch diese Formel spricht dafür, daß Wachstum das Resultat einer autokatalytischen Reaktion ist.

Auf anderer Grundlage hat Rubner ein Grundgesetz des Wachstums, als Gesetz des konstanten Energieaufwandes, aufgestellt. Nach ihm ist die zur Verdoppelung des Lebendgewichtes eines Säugers aufgewendete Kräftesumme mit Ausnahme des Menschen dieselbe, gleichgültig, ob die Tiere rasch oder langsam wachsen. Zur Bildung von einem Kilogramm Säugergewicht werden rund 4808 kg Kalorien an Nahrungsmaterial aufgewendet, bei der Entwickelung des Menschen gerade sechsmal soviel.

Diese metrischen Fassungen des Wachstums haben jedoch durch Friedenthal und Enriques ablehnende oder einschränkende Kritik erfahren. Friedenthal kommt zu dem Schlusse, daß wir beim Wachstum kein auf alle Fälle passendes Gesetz erwarten dürfen, weil die Vermehrung der Menge der lebendigen Substanz eine Resultante darstellt von Wachstumsvermögen (dem artspezifischen Rhythmus der Zellteilungen) und den Wachstumsmöglichkeiten, unter welchen die zur Verfügung stehende Nährmaterialmenge den hervorragendsten Platz einnimmt. Enriques gelangt zu der Auffassung, daß das Wachstum des Cytoplasmas nur in den ersten Stadien sehr rasch (in einer geometrischen Progression) zunimmt, ehe die Differenzierung, welche organische Substanz dem Vermehrungsgetriebe entzieht, angefangen hat; nachher wird notwendigerweise das Wachstum langsamer. Das

[1]) Die entgegenstehenden Angaben Falcks über das Wachstum von Pilzfäden, die eine gerade Linie ergeben würden, wurden oben schon in einer Fußnote genannt; vielleicht ließe sich diese Gerade als aus einem ungewöhnlich flach gezogenen S entstanden vorstellen.

differenzierende Wachstum des Stoffes wird zum einschränkenden Faktor des Wachstums selbst; so entstehen zwar ähnliche Bedingungen wie bei autokatalytischen Reaktionen; der Mechanismus dieser Wirkung ist aber gründlich verschieden und komplizierter, da sich ein Teil des gebildeten Stoffes in einen anderen Stoff umgestaltet, der minder aktionsfähig ist, was bei reiner Autokatalyse nicht der Fall ist.

Unter allen Umständen bleibt aber die Tatsache bestehen, daß von unbedeutenden sekundären Schwankungen abgesehen, das Wachstum im allgemeinen zuerst rascher, dann langsamer, d. h. in S-Kurvenform vor sich geht, wenn auch die Faktoren der S-Kurve noch nicht ermittelt und wahrscheinlich in verschiedenen Fällen auch ganz verschiedene sind.

Der Wachstumsstillstand beim Ausgewachsensein ist kein schroffer, der Wachstumszusatz wird nur immer geringer und schließlich so klein, daß er den 0-Wert erreicht, bei der Senilität kann er sogar negative Werte annehmen; auch besitzen verschiedene Organe eines Individuums eine sehr verschiedene Wachstumsdauer.

Die Ganglienzellen vermehren sich nicht; die unteren Lagen der Epidermis bei Wirbeltieren behalten dagegen zeitlebens ihre Wachstums- und Vermehrungsfähigkeiten, um den Verlust der abgestoßenen Oberlagen zu ersetzen u. dgl. m. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß verschiedene Crustaceen, manche Fische und Schildkröten zeitlebens — aber auch immer im Alter schwächer als in der Jugend — ihren Gesamtkörper vergrößern.

An Momenten, die das Wachstum erstmalig steigern, dann verlangsamen und in den meisten Fällen schließlich zum Stehen bringen, sind von verschiedenen Autoren mancherlei genannt worden, die sich aber niemals als allein ausschlaggebend erweisen ließen und in verschiedenen Fällen sicher in ganz ungleichem Umfange gelten.

Da sich bei einem anwachsenden Tierkörper aus mathematischen Gründen die resorbierende Darmoberfläche als mathematische Oberfläche nur im Verhältnis der Quadrate, der Inhalt und somit auch die Masse des übrigen Körpers aber im Verhältnis der Kuben der sich entsprechenden Längenmaße vermehren wird, so ist die nahrungaufsaugende Fläche bei den kleineren Jugendzuständen der Tiere im Verhältnis zur Gesamtkörpermasse größer als bei den ausgewachsenen älteren Tieren. Junge Tiere sind daher bezüglich der Ernährungsmöglichkeiten günstiger gestellt als die erwachsenen. Auf die Masseneinheit des Körpers kommt bei ihnen mehr Nahrung; sie nehmen mehr auf als sie verbrauchen und haben darum Stoffüberschuß zum Wachstum zur Verfügung. Mit dem Größerwerden der Tiere wird dieser Stoffüberschuß immer geringer, so daß schließlich im Stadium des Ausgewachsenseins die aufnehmbare Nahrungsmenge nur noch zur Bestreitung für Reizvorgänge und Bewegung ausreicht. Die Resorptionsflächen können nur noch Assimilationsersatz für die Dissimilation der Lebensfunktionen leisten; der Biotonus A:D ist gleich 1 geworden, und hiermit in den Zustand des Stoffwechselgleichgewichts übergetreten, in welchem die Summe der ausgeschiedenen Stoffe jeder Art in der Zeiteinheit gleich der Summe der aufgenommenen Stoffe ist, so daß keine Zuwachsstoffe im Körper zurückbehalten werden. So einleuchtend dieses Prinzip auch erscheint, so wenig läßt sich annehmen, daß es allein ausschlaggebend ist, denn schwerlich ist die Darmoberfläche einer ausgewachsenen Katze so viel kleiner, als bei einem gleichgroßen jungen Löwen, der trotzdem weiter wächst (Hesse).

Ein weiteres helfendes Moment für das Aufhören des Wachstums mag in vielen Fällen auch darin gegeben sein, daß mit dem Eintreten der Geschlechtsreife die Geschlechtsprodukte Baustoffe aufbrauchen und solche darum dem Körperwachstum entzogen werden. Junge trächtige Meerschweinchen wachsen aber ebenso rasch als gleichaltrige nichtträchtige; und viele niedere Wirbeltiere bis zu den Reptilien hinauf wachsen vielfach ganz unabhängig von ihren Eiablagen durch mehrere Propagationsperioden hindurch, so daß auch diesem Moment keine generelle Bedeutung zukommt.

Auch in der Mechanik des Formwachstums selbst können möglicherweise Faktoren für den schließlichen Wachstumsstillstand gegeben sein. Die Gewebespannungen, die zwischen dukatorisch und assektatorisch wachsenden Geweben entstehen müssen, können schließlich so groß werden, daß die dukatorischen nicht mehr weiterwachsen können und darum auch die assektatorischen stehen bleiben. Wie schon einmal erwähnt, können auch die von dem Protoplasma während des Wachstums aufgestellten Plasmadifferenzierungen zur Verminderung des Wachstums und seinem schließlichen Stillstande beitragen. Endlich ist es nicht unmöglich, daß die Zellteilungsquoten schon vom Ei her bei gewissen Geweben wenigstens für den Normalfall normiert sind, und daß die Korrelation der Organe untereinander dann auch alle anderen Körperteile zum Wachstumsstillstande zwingt.

Man kann kaum annehmen, daß für die Gesetzmäßigkeit des schließlichen Aufhörens des Wachstums nicht ein gemeinsamer physiologischer Faktor vorhanden sei; sicher aufgedeckt ist dieser Faktor aber noch nicht; ebensowenig als es bis jetzt gelungen ist, für den endgültigen Stillstand des gesamten individuellen Lebensgetriebes, für den „natürlichen" Tod, dem kein Individuum entgeht, obgleich seine Geschlechtszellen neue Generationen ausbauend weiterleben können, eine überzeugende physiologische Erklärung zu finden.

Literatur. ***H. Aron***, *Biochemie des Wachstums. Jena 1913.* — ***J. Berninger***, *Ueber die Einwirkung des Hungers auf Planarien, Zool. Jahrb. Abt. allgem. Zool., Bd.* **30**, *S. 181.* — ***C. B. Davenport***, *The role of water in growth, Proceed. Boston Soc. Natur. Hist., V.* **28**, *1897.* — ***P. Enriques***, *Wachstum und seine analytische Darstellung, Biol. Centralbl., Bd.* **29**, *1909, S. 337.* — ***Rh. Erdmann***, *Quantitative Analyse der Zellbestandteile bei normalem, experimentell verändertem und pathologischem*

Wachstum, Ergebn. Anat. Entwicklungsgesch. Merkel u. Bonnet, Bd. **20**, *1912, 2. Hälfte, S. 471.* — **R. Falck,** *Wachstumsgesetze, Wachstumsfaktoren und Temperaturwerte der holzzerstörenden Mycelien. Hausschwammforschungen. Herausgegeb. von A. Möller, Heft 1. Jena 1907, S. 53.* — **H. Friedenthal,** *Das Wachstum des Körpergewichtes des Menschen und anderer Säugetiere in verschiedenen Lebensaltern, Zeitschr. allgem. Physiol., Bd.* **9**, *1909, S. 487.* — **Derselbe,** *Experimentelle Prüfung der bisher aufgestellten Wachstumsgesetze, Medizin. Klinik, Jahrg. 1909, Nr. 33, 34.* — **Derselbe,** *Das Wachstum menschlicher Säuglinge in den ersten Monaten nach der Geburt, ebenda, Jahrg. 1910, Nr. 49.* — **C. Herbst,** *Formative Reize in der tierischen Ontogenese. Leipzig 1901.* — **R. Hesse,** *Der Tierkörper als selbständiger Organismus. Hesse und Doflein, Tierbau und Tierleben,* **1**. *Bd. Leipzig 1910, S. 5, 46, 585 ff.* — **G. van Iterson,** *Mathematische und mikroskopisch-anatom. Studien über Blattstellungen nebst Betrachtungen über den Schalenbau der Miliolinen (Foraminiferen). Jena 1907.* — **E. Korschelt und K. Heider,** *Lehrb. vergl. Entwicklungsgesch. der wirbellosen Tiere. Allgemeiner Teil, 1. Lieferung. Jena 1902, S. 161.* — **S. Morgulis,** *Studien über Inanition in ihrer Bedeutung für das Wachstumsproblem, Arch. Entwicklungsmech., Bd.* **34**, *1912, S. 618.* — **M. Nussbaum, G. Karsten und M. Weber,** *Lehrb. der Biologie. Leipzig 1911, S. 330.* — **Wo. Ostwald,** *Ueber die zeitlichen Eigenschaften der Entwicklungsvorgänge. Roux, Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmech., Heft 5. Leipzig 1908.* — **Th. H. Morgan,** *Experimentelle Zoologie. Uebersetzt von H. Rhumbler. Leipzig und Berlin 1909; S. 293 bis 341.* — **H. Przibram,** *Experimental-Zoologie, Bd.* **4**, *Vitalität. Leipzig u. Wien 1913, S. 78 bis 90.* — **Derselbe,** *Die Kammerprogression der Foraminiferen als Parallele zur Häutungsprogression der Mantiden, Arch. Entwicklungsmech., Bd.* **36**, *1913, S. 194.* — **A. Pütter,** *Vergleichende Physiologie. Jena 1911, S. 441 u. ff.* — **L. Rhumbler,** *Die Foraminiferen der Plankton-Expedition. Kiel u. Leipzig 1909 bis 1911, S. 54 bis 63, 175 bis 180.* — **Derselbe,** *Ueber das Verhältnis der Zellmechanik zur Entwicklungsmechanik. Die Naturwissenschaften, Bd.* **1**, *1913, S. 210.* — **Derselbe,** *Das Protoplasma als physikalisches System, Ergebnisse d. Physiologie (Asher-Spiro), Jahrg. 14, 1914, S. 569.* — **T. Br. Robertson,** *On the normal rate of growth of an individual and its chemical significance, Arch. Entwicklungsmech., Bd.* **25**, *1908, S. 581.* — **W. Roux, C. Correns, A. Fischel und E. Küster,** *Terminologie der Entwicklungsmechanik. Leipzig 1912.* — **M. Rubner,** *Kraft und Stoff im Haushalte der Natur. Leipzig 1909, S. 97 bis 147.* — **A. Schaper,** *Beiträge zur Analyse des tierischen Wachstums, Arch. Entwicklungsmech., Bd.* **14**, *S. 307.* — **G. Tornier,** *Kampf der Gewebe im Regenerat, Arch. Entwicklungsmech., Bd.* **22**, *1906, S. 348.* — **H. Triepel,** *Das Bindegewebe im Schwanz von Anurenlarven, Arch. Entwicklungsmech., Bd.* **32**, *1911, S. 477.* — **M. Verworn,** *Allgemeine Physiologie, 5. Aufl. Jena 1909, S. 649 u. ff.* — *Außerdem vergleiche man die Artikel „Stoffwechsel" in Bd. IX, S. 680 ff., sowie das Stichwort „Wachstum" im: Generalregister zum Arch. für Entwicklungsmech., Bd* **1** *bis* **25**. *Leipzig 1911, S. 349 bis 351.*

L. Rhumbler.

Wachstum.

Wachstum der Pflanzen.

1. Allgemeines. 1 a) Begriff des Wachstums. Wenn man vielfach die Pflanzen als Gewächse bezeichnet, so liegt dieser Benennung eine der auffälligsten Erscheinungen des pflanzlichen Lebens zugrunde. In der Tat unterscheidet sich ja die höhere Pflanze vom höheren Tier durch ihr rasches, leicht zu beobachtendes Wachstum. Besonders deutlich wird dieser Unterschied, wenn im Frühling aus den Knospen der Bäume in sehr kurzer Zeit, manchmal in wenigen Tagen, blätter- oder blütentragende neue Sprosse herauswachsen.

Wie kommt nun dieses Wachstum zustande? Es handelt sich dabei nicht nur um eine Vergrößerung der Länge, sondern auch der Dicke, wie an unseren Bäumen leicht festzustellen ist, deren Stämme und Aeste jedes Jahr einen neuen Jahresring anlegen. Betrachten wir eine einzellige Pflanze, z. B. eine einzellige Alge, oder Bakterien, so reduziert sich unsere Frage darauf, wie die einzelne Zelle wächst. Das gilt im Prinzip auch für alle übrigen Pflanzen; da sie nichts anderes sind als Zellstaaten, so ist ihr Gesamtwachstum das Ergebnis des Wachstums ihrer einzelnen Zellen.

Das Wachstum der einzelnen Zelle gibt sich äußerlich zu erkennen als eine Vergrößerung. Es nimmt der Protoplast an Volumen zu, indem neue lebende Substanz der vorhandenen hinzugefügt wird. Da das lebende Protoplasma sehr reichlich mit Wasser imbibiert ist, so geht damit Hand in Hand eine Wasseraufnahme. Das ist besonders deutlich zu sehen in den Fällen, wo der Protoplast eine große zentrale Vakuole enthält, die während des Wachsens wesentlich vergrößert wird auf Kosten einer beträchtlichen Menge aufgenommenen Wassers. Aber nicht nur der Protoplast vergrößert sich, sondern auch die leblose Zellhaut, die ja für die überwiegende Mehrzahl der pflanzlichen Zellen typisch ist, nimmt an Größe zu, wobei es sich lediglich um

eine Vergrößerung der Fläche, in anderen Fällen aber auch zugleich um eine Zunahme der Dicke handeln kann. Das Wachsen der Zellhaut wird hervorgerufen dadurch, daß der vorhandenen neue Zellhautsubstanz hinzugefügt wird. Vergrößerung irgendeines Körpers durch Hinzufügung neuer Substanz derselben Art, aus der er besteht, ist aber an und für sich nicht etwas, das für die Organismen charakteristisch wäre. Wir wissen ja, daß tote Gebilde, wie Kristalle, nach ganz bestimmten Gesetzmäßigkeiten sich vergrößern durch Hinzufügung neuer Substanz, wenn im umgebenden Medium die Substanz, aus der sie bestehen, enthalten ist. So einfach liegen aber die Verhältnisse bei der Zelle nicht, ihr Wachstum ist viel komplizierter. Wohl wächst zwar das Protoplasma durch Hinzufügen von neuem Protoplasma und die Haut durch Hinzufügen neuer Zellsubstanz zu der vorhandenen, aber weder das neue Plasma, noch die neue Zellhautsubstanz sind als solche schon im umgebenden Medium vorhanden. Erst durch das Protoplasma werden sie geschaffen, und zwar nur durch die Tätigkeit des lebenden Protoplasmas, denn die tote Zelle weist, wie allbekannt, keine Wachstumserscheinungen mehr auf. Das Protoplasma erzeugt aus einfachen Stoffen, die von außen aufgenommen werden und die man als Nährstoffe bezeichnet, die viel komplizierteren Stoffe, aus denen die einzelnen Zellbestandteile aufgebaut sind. Da die chemische Zusammensetzung dieser Teile eine sehr verschiedene und meist auch sehr komplizierte ist, so sieht man leicht ein, daß die Tätigkeit des Protoplasmas, die zum Ziele hat, diese Substanzen zu produzieren, eine sehr mannigfaltige und verwickelte sein muß. Halten wir uns z. B. an die Substanzen des Protoplasmas, so wissen wir, daß es, wohl seiner Hauptmasse nach, aus festen, halbfesten und gelösten Eiweißkörpern verschiedenster Art besteht, so daß es, wenigstens dem äußeren Aussehen nach, den Charakter einer Emulsion zeigt. Nehmen wir ein bestimmtes Organ des Protoplasten, z. B. den Zellkern, so ist bekannt, daß er eine bestimmte Gruppe von Eiweißkörpern (Nukleoproteide) in reichem Maße enthält, während sie dem Plasma ganz fehlen oder in ihm doch nur in ganz geringer Menge enthalten sind. Die Grundsubstanz der Zellhaut, die Zellulose, gehört wieder einer ganz anderen chemischen Gruppe an, den Kohlehydraten. Es ist hier nicht der Ort, alle die Stoffe aufzuzählen, die wesentliche Bestandteile der Zelle sind, die angeführten Beispiele mögen genügen um die verwickelte Tätigkeit des Protoplasten während des Wachstums zu illustrieren. Mit der Bildung der Stoffe ist aber die Sache nicht abgetan. Es müssen vielmehr die neuen Stoffe den vorhandenen irgendwie hinzugefügt werden. Fragen wir nun, wie das neugebildete Protoplasma dem schon vorhandenen hinzugefügt wird, so hängt das eng zusammen mit der Frage nach der Struktur des Protoplasmas. Darüber liegen wohl verschiedene Theorien vor, aber keine konnte bis jetzt so gestützt werden, daß sie sich allgemeiner Geltung erfreute. Es erübrigt sich deshalb, hier die verschiedenen Möglichkeiten für die Angliederung des neuen Plasmas, die sich aus den verschiedenen theoretischen Standpunkten ergeben, zu diskutieren. Wir kennen eben die Struktur des Plasmas noch nicht. Auf eine andere Schwierigkeit ist ebenfalls noch hinzuweisen. Wenn nämlich auch der Protoplast die Eiweißkörper, aus denen er besteht, synthetisch herzustellen vermag, so ist damit doch noch nicht gesagt, daß diese Stoffe auch lebend seien. Wo nun dieses Ueberführen in den lebenden Zustand, diese Assimilation im eigensten Sinne, stattfindet, ob schon vor der Angliederung oder erst bei der Einfügung und ob sie in dem Fall zusammenhängt mit der Aufprägung einer bestimmten Struktur in morphologischem, nicht chemischem Sinne, das alles entzieht sich völlig unserer Kenntnis. Aus alledem ersieht man, daß das Wachstum des lebenden Protoplasmas eine sehr verwickelte und schwer zu ergründende Erscheinung ist, die letzten Endes aufs innigste verknüpft ist mit dem tiefsten Problem der Physiologie überhaupt, mit der Erforschung des Wesens des Lebens.

Etwas einfacher liegen die Verhältnisse bei der Zellhaut. Handelt es sich doch hier um eine tote Haut, die vom Protoplasma in der Regel an seiner freien Außenfläche ausgeschieden wird. Die Frage nach dem Wachstum der Zellhaut wurde in früheren Jahren in der Botanik eifrig diskutiert. Nach der einen Ansicht sollte das Flächenwachstum der Zellhaut durch Einlagerung neuer Zelluloseteilchen zwischen die schon vorhandenen zustande kommen, eine Anschauung, die von Nägeli entwickelt und als Intussuszeptionstheorie bekannt wurde. Dem steht gegenüber die Appositionstheorie, die ein eigentliches Flächenwachstum verneint. Es soll nämlich die Zellhaut durch den osmotischen Druck über die Elastizitätsgrenze hinaus gedehnt werden. Dabei müßte sie zugleich an Dicke abnehmen. Da aber eine solche Abnahme nicht zu konstatieren ist, so wäre anzunehmen, daß sukzessive neue Lamellen angelagert wurden. In Wirklichkeit kommen zweifelsohne sowohl Intussuszeption, wie Apposition vor. Die Rolle des osmotischen Druckes beim Flächenwachstum der Zellhaut ist allerdings sehr

schwer zu umgrenzen. Auf jeden Fall dürfte es sich dabei aber nicht um eine rein mechanische Wirkung handeln, sondern wir dürfen eher annehmen, daß der Turgor, wenigstens in vielen Fällen, Bedingung für das Flächenwachstum der Zellhaut ist, in dem Sinne, wie eine bestimmte Temperatur Bedingung für das Wachstum überhaupt ist. Die Ein- oder Anlagerung der neuen vom Protoplasten gebildeten Zelluloseteilchen geschieht unter seiner regulierenden und dirigierenden Leitung. Das geht schon daraus hervor, daß in manchen Zellen nicht nur lokales Dicken-, sondern auch lokales Flächenwachstum vorkommt. Um das an einem Beispiel zu zeigen, sei auf die Figur 1 hin-

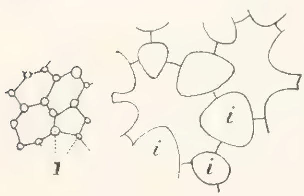


Fig. 1. Sternförmige Parenchymzellen von Thalia dealbata. I junger, II älterer Zustand. Nach Zimmermann. Aus Jost.

gewiesen, aus der die Entstehung sternförmiger Parenchymzellen zu ersehen ist. Rechts (II) ist der erwachsene Zustand dargestellt. Aus dem Vergleich von II mit I ist zu entnehmen, daß die Sternform dadurch entstanden ist, daß nur die Zellwandpartien, die an die Interzellularen i grenzen, sich wesentlich vergrößert haben, während die übrigen Teile gar nicht oder nur unbedeutend gewachsen sind. Dieser dirigierenden und regulierenden Tätigkeit des Protoplasten, die zum Teil durch innere, zum Teil durch äußere Umstände beeinflußt wird, werden wir auch weiterhin wieder begegnen.

Wenn wir nun das organische Wachstum definieren wollen, so können wir sagen, daß es besteht in einer Vergrößerung durch Substanzen, die vom lebenden Protoplasma aus einfachen Stoffen hergestellt, und in gesetzmäßiger Weise unter seiner regulierenden und dirigierenden Tätigkeit den schon vorhandenen Stoffen angegliedert werden.

1b) Arten des Wachstums. Vermehrung des Protoplasmas und Flächenwachstum der Zellhaut können einander mehr oder weniger parallel gehen. Doch liegen die Verhältnisse in den meisten Fällen so, daß intensivstes Plasma- und intensivstes Zellhautwachstum nicht zusammenfallen, sondern zeitlich aufeinanderfolgen. Das ist der Fall bei der großen Mehrzahl der mehrzelligen Pflanzen. Hier erfolgt erst eine lebhafte Vermehrung des Plasmas und erst später setzt ein starkes Flächenwachstum der Zellhaut ein. Scharf sind die beiden Stadien allerdings nicht voneinander geschieden. Auch in der 1. Phase, der Plasmavermehrung, wächst die Zellhaut, aber ihr Wachstum ist gering im Vergleich zum Protoplasma. Umgekehrt verhält es sich mit der 2. Phase, wo das Plasmawachstum, wenn es überhaupt vorkommt, nur ganz minim ist. Die Periode des vorzugsweisen Plasmawachstums können wir mit Sachs als embryonales Wachstum, die Periode des intensiven Wachstums der Zellhaut als Streckungswachstum bezeichnen.

Während des Ueberganges der Zellen vom embryonalen Wachstum zur Streckung verändert sich ihr Aussehen in sehr charakteristischer Weise. Im embryonalen Zustand ist das Lumen der Zelle dicht mit Plasma angefüllt und die Größe des Zellkerns ist im Verhältnis zur Gesamtgröße der Zelle sehr beträchtlich (Fig. 2 A). Fängt die

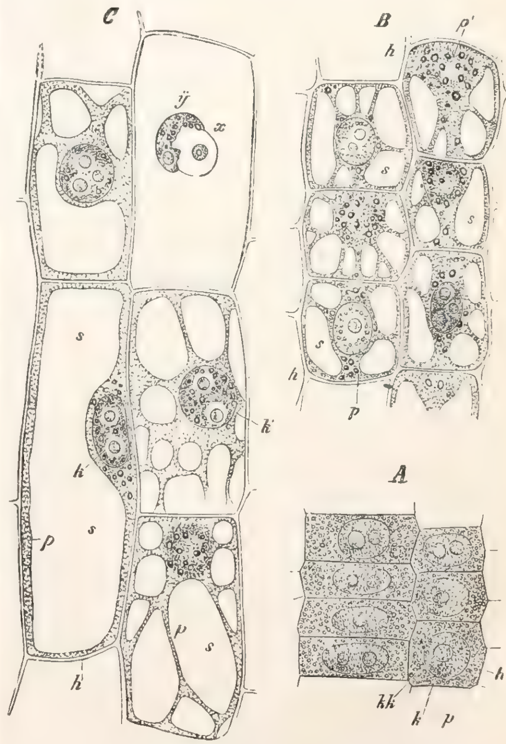


Fig. 2. Parenchymzellen aus der mittleren Schicht der Wurzelrinde von Fritillaria imperialis. A dicht über der Wurzelspitze liegend, B die gleichnamigen Zellen etwa 2 mm über der Wurzelspitze und C dieselben etwa 7 bis 8 mm über der Wurzelspitze. s = Vakuolen, p = Protoplasma, K = Zellkern. Vergrößerung 550. Nach Sachs.

Zelle an sich zu strecken, wenn das starke Flächenwachstum der Membran beginnt, so treten im Protoplasma nach und nach immer zahlreichere kleine Vakuolen auf (Fig. 2 Bs). Nach und nach werden sie,

mit zunehmender Streckung der Zelle größer (Fig. 2 C, die zwei unteren Zellen rechts) und verschmelzen schließlich zu einer einzigen zentralen Vakuole. Damit ist die Streckung vollendet. Von Bedeutung ist dabei, daß die Vergrößerung des Zellinhaltes fast ausschließlich durch die Vergrößerung der Vakuole, also durch Einlagerung von Wasser bestritten wird, ein Material, dessen Beschaffung keine so große Arbeit erfordert, wie sie eine entsprechende Vermehrung des Plasmas notwendigerweise zur Voraussetzung hätte.

Zwischen den beiden Wachstumsarten besteht noch ein anderer, allerdings auch nicht scharfer Unterschied. Das embryonale Wachstum ist durch lebhafte Zellteilung ausgezeichnet, während in der Periode der Streckung die Zellen anfänglich sich noch vereinzelt, später aber in der Regel nicht mehr teilen.

In ganz jungen Embryonen finden wir nur embryonales Wachstum. Aber schon in älteren Embryonen ändert sich das gewöhnlich, da bereits die Streckung beginnt. Dabei ist aber wohl zu beachten, daß nicht sämtliche Zellen zum Streckungswachstum übergehen, sondern daß das bloß in gewissen Teilen des Embryos geschieht, während in anderen Teilen die Zellen ihren Charakter beibehalten. Solche Zonen embryonalen Wachstums bleiben in allen, etwas höher organisierten Pflanzen zeitlebens erhalten. Infolge der intensiven Zellvermehrung, die sie auszeichnet, müßten sie sich eigentlich sogar beträchtlich vergrößern. Das geschieht nun aber in Wirklichkeit nicht und zwar deshalb, weil die ältesten Partien der embryonalen Zonen sukzessive in Streckung übergehen, wodurch eine entsprechende Gesamtverlängerung des betreffenden Organs zustande kommt.

Mit embryonalem Wachstum und Streckung sind nun aber die Wachstumsprozesse aller der Pflanzen, die eine Gewebedifferenzierung aufweisen, die für alle Pflanzen von den Moosen an aufwärts mit geringen Ausnahmen typisch ist, nicht erschöpft. Von der Gewebedifferenzierung bei komplizierter gebauten Algen und Pilzen wollen wir hier absehen. Wir können mit Sachs hier noch eine 3. Phase oder Periode unterscheiden, die der Differenzierung. Zwar finden sich die ersten Anzeichen der Gewebedifferenzierung vielfach schon im embryonalen Wachstumszustand, und werden während des Streckungswachstums klarer, aber die Fertigstellung der charakteristischen Verschiedenheiten der einzelnen Gewebe beginnt erst nach der Streckung.

Eine sogenannte erwachsene höhere Pflanze ist das nie in dem Sinne wie ein höheres Tier. Bei ihm sind alle Teile bereits im Embryo vorhanden und bei der weiteren Entwickelung handelt es sich lediglich um ihre Entfaltung, Vergrößerung und innere Differenzierung, so daß am erwachsenen Tier sämtliche Teile in ausgebildetem Zustande vorhanden sind. Anders die Pflanze. Neben ausgewachsenen, völlig fertiggestellten Teilen besitzt sie immer noch unfertige, im Wachsen begriffene Teile, so daß sie, streng genommen, nie auswächst.

Die wachsenden Teile können wir nach dem Gesagten gliedern in Zonen mit embryonalem, solche mit Streckungs- und solche mit Differenzierungswachstum. Die Regel ist, daß die älteren Partien der embryonalen Zonen sukzessive in Streckung und die gestreckten sukzessive in den fertig differenzierten Zustand übergehen; wobei die Zellvermehrung unter normalen Umständen vorzugsweise auf die embryonalen Zonen beschränkt ist. Die embryonalen Wachstumszonen werden bezeichnet als Vegetationspunkte oder Meristeme.

1c) Lage der Wachstumszonen. Die Lage der Streckungs- und Differenzierungszone der einzelnen Organe richtet sich nach der Lage der embryonalen Zone. Wir können unterscheiden terminale, interkalare und basale Vegetationspunkte. Durch einen terminalen Vegetationspunkt sind allgemein Sprosse und Wurzeln ausgezeichnet. Daneben besitzen manche Sprosse, wie bei den Gräsern, noch interkalare Vegetationspunkte, während die rein basale Lage seltener zu sein scheint.

Für die Blütenpflanzen im besonderen mögen die in Betracht kommenden Verhältnisse an Hand der folgenden schematischen Darstellung etwas näher ausgeführt werden.

Im Schema sind die embryonalen Zonen schwarz, die Streckungszonen schraffiert und die Differenzierungszonen, sowie die ausgewachsenen Partien weiß dargestellt. Die Knospen sind mit k, die Blätter mit b bezeichnet. Bei monokotylen Pflanzen kommen dazu noch interkalare Vegetationspunkte, die an der Basis der einzelnen Sproßinternodien sitzen.

Im angeführten Schema der Dikotylen ist angenommen, daß die Basis des Vegetationspunktes kontinuierlich in Streckung übergeht. Das trifft vielfach zu, aber doch nicht immer. In manchen Fällen bleiben nämlich gewisse Querzonen, die in bestimmten Abständen aufeinanderfolgen, von der Streckung fast ganz ausgeschlossen. Diese Zonen sind am ausgewachsenen Stengel als Knoten erkennbar, wie das z. B. schön zu sehen ist bei den Nelkengewächsen.

Meistens folgt auf das embryonale Wachstum, wie wir es bis jetzt angenommen haben, die Streckung ohne scharfe zeitliche Trennung. Es gibt aber Fälle, wo eine

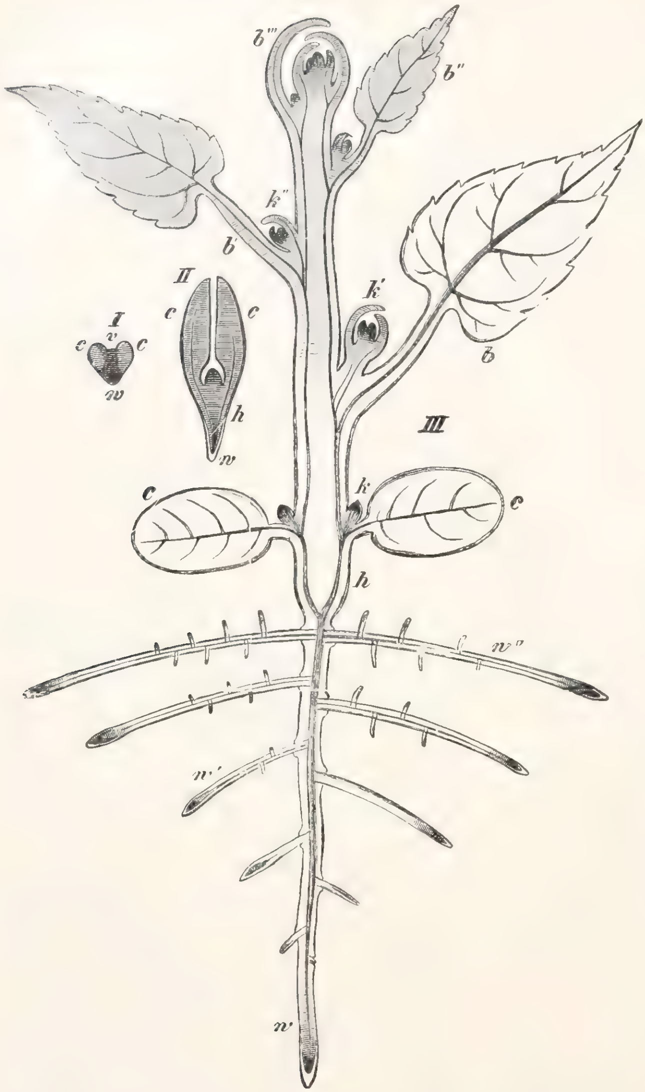


Fig. 3. Schema der Verteilung der verschiedenen Wachstumszustände an einer dikotylen Pflanze. Nach Sachs.

zone hinter dem Vegetationspunkt des Sprosses z. B. strecken sich die Zellen auch in die Dicke, allerdings wesentlich weniger als in die Länge. Von weit größerer Bedeutung aber ist ein Dickenwachstum, das diesem sogenannten primären als sekundäres Dickenwachstum gegenübergestellt wird und hervorgerufen wird durch ein interkalares Meristem, das Cambium. Auf die Tätigkeit des Cambiums haben wir hier nicht einzugehen, das ist Gegenstand der Anatomie und es sei deswegen auf den Artikel „Gewebelehre" verwiesen.

2. **Das embryonale Wachstum.** In der „erwachsenen" Pflanze ist es, wie bereits erläutert, normalerweise beschränkt auf die Vegetationspunkte. In direktem Zusammenhang damit steht, wenn wir den terminalen Sproßvegetationspunkt betrachten, die Anlage der Seitenorgane, der Blätter und Seitensprosse. Das Nähere darüber findet sich in den Artikeln „Sproß" und „Gewebelehre". Die Anordnung der Zellen im einzelnen ist ebenfalls im letztgenannten Artikel zu ersehen und die Ansetzung der neuen Zellwände als Flächen minimae areae an die schon vorhandenen ist im Artikel „Entwickelungsphysiologie der Pflanzen" zur Sprache gebracht. Wir können deshalb eine Auseinandersetzung dieser Verhältnisse hier unterlassen.

3. **Das Streckungswachstum.** Die embryonale Zone, z. B. der Vegetationspunkt der Wurzel oder des Sprosses, dürfte im allgemeinen wohl ihre Länge beibehalten, da ihre ältesten Partien gleichmäßig in Streckung übergehen. Wenn sich deshalb ein Sproß oder eine Wurzel verlängert, so geschieht das lediglich auf Kosten der Streckungszone.

Im Gegensatz zum embryonalen Wachstum ist das Streckungswachstum gut meßbar. Das ist auch der Grund, weshalb wir über die Streckung ziemlich gut unterrichtet sind. Die sogenannten Wachstumsgesetze beziehen sich auf sie. Gefunden wurden diese Gesetze durch Messung und es ist deshalb am Platze erst die Meßmethoden zu besprechen.

solche Trennung vorhanden ist. Bei unseren Bäumen z. B. werden in den Knospen im Laufe der Vegetationsperiode junge Sproßglieder mit kleinen Blattanlagen angelegt durch embryonales Wachstum. Die Streckung und Entfaltung aber findet, zum Teil sehr rasch, erst zu Beginn der nächsten Vegetationsperiode statt.

Bis jetzt haben wir im wesentlichen nur vom Längenwachstum gesprochen. Die Organe der Pflanzen wachsen aber auch in die Dicke und zwar nicht nur Knollen oder Früchte, sondern auch die, bei denen es vielfach weniger auffällig ist, wie bei manchen Sprossen und Wurzeln. In der Streckungs-

3a) Methoden zur Messung des Streckungswachstums. Wir wollen erst besprechen, wie man den Gesamtzuwachs eines Organes feststellt. Handelt es sich bloß darum, eine annähernde Vorstellung von der Größe und Schnelligkeit des Zuwachses, z. B. eines Sprosses zu bekommen, so genügt eine einfache Messung unter Anlegung eines Maßstabes, die in bestimmten Zeitabständen wiederholt wird. Dabei ist zu berücksichtigen, daß in all den Fällen, wo das Wachstum mit nicht gerade großer Schnelligkeit vor sich geht, der Zeitabstand zwischen zwei Messungen relativ groß sein muß; z. B. 12 bis 24 Stunden. In vielen Fällen ist es aber wichtig, auch bei langsamem Wachstum die Messungen rascher aufeinanderfolgen zu lassen. Das ist zu erreichen, wenn wir den Zuwachs vergrößern, entweder optisch oder mechanisch. Eine optische Vergrößerung erreichen wir leicht mit Hilfe des Horizontalmikroskopes. Wir stellen die Spitze eines wachsenden Pflanzenteils ins Gesichtsfeld ein und lesen an der Mikrometerskala in kurzen Abständen ihr Vorrücken an. Das hat zudem den Vorteil, daß während der relativ kurzen Dauer der Gesamtbeobachtung die äußeren Bedingungen, wie Temperatur oder Feuchtigkeit sich leichter annähernd konstant erhalten lassen, als bei längerer, oft mehrere Tage währender Beobachtung. Eine mechanische Vergrößerung des Zuwachses können wir erreichen mit Hilfe eines Instrumentes, das als Auxanometer bezeichnet wird. Eine einfache Form, den Zeiger am Bogen, stellt Figur 4 dar. Um das äußerste

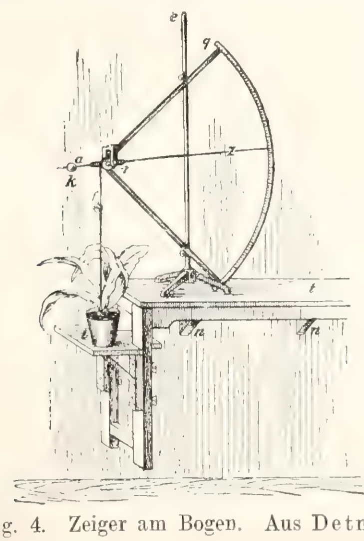


Fig. 4. Zeiger am Bogen. Aus Detmer.

Ende eines wachsenden Sprosses wird ein Faden gelegt und in einer Rinne über die bewegliche Rolle r geführt. Der Faden wird entweder durch ein kleines Gewicht, das an sein freies Ende angehängt ist, straff gehalten, oder das Ende wird in der Rinne der Rolle an einem kleinen Stift festgemacht und der Faden in dem Fall durch das Gewicht des Zeigers z, der mit der Rolle r fest verbunden ist, angezogen. Wächst der Sproß in die Höhe, so senkt sich der Zeiger und gibt an der Skala des Bogens den vergrößerten Zuwachs an. Für feinere Messungen benützt man ein selbstregistrierendes Auxanometer, wie ein solches in Figur 5 zu sehen ist.

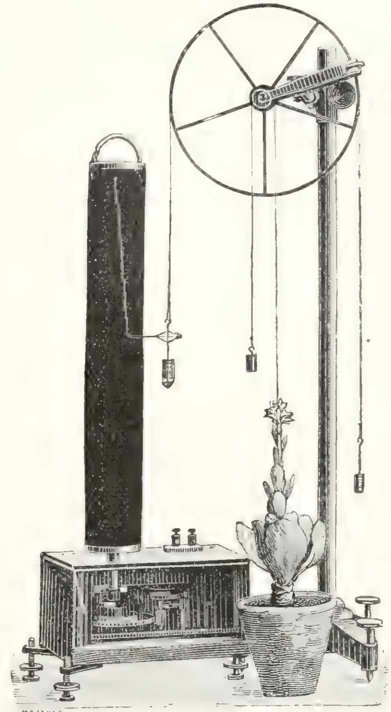


Fig. 5. Auxanometer nach Pfeffer. Aus Jost.

Um das Sproßende wird wieder ein Faden geschlungen, der über eine kleine Rolle geführt wird und an dessen freiem Ende ein kleines Gewicht hängt, um ihn straff zu halten. Die kleine Rolle ist fest verbunden mit einer großen Rolle. Auch über diese läuft ein Faden. Am einen (in der Figur rechten) Ende ist ein Gewicht befestigt, am anderen neben einem analogen Gewicht eine Schreibfeder.

Die Spitze dieser Feder berührt einen vertikal stehenden Zylinder, der mit einem glatt anliegenden, berußten Papier überzogen ist. Der Zylinder sitzt einem Uhrwerke auf, das ihn um seine vertikale Achse drehen kann. Das Uhrwerk läßt sich so stellen, daß der Zylinder in bestimmten Zeitabständen, z. B. jede Stunde, um einen kleinen Betrag gedreht wird, in der Zwischenzeit aber ruhig steht. Wächst der Sproß in die Höhe, so sinkt die Schreibfeder und zeichnet auf dem Papier eine weiße senkrechte Linie, solange der Zylinder ruhig steht und eine wagerechte, sobald er gedreht wird. Das Ergebnis ist eine treppenförmige Kurve, deren vertikale Teile, wenn z. B. die Drehung des Zylinders in einstündigem Abstand ausgelöst wird, den vergrößerten stündlichen Zuwachs darstellen. Fixiert man das berußte Papier nach Beendigung des Versuches mit Colophoniumlösung, so hat man ein Versuchsprotokoll, das aufbewahrt werden kann und in dem man die Zuwachse direkt messen und daraus die wirkliche Zuwachse unter Berücksichtigung der Vergrößerung durch

die Rolle berechnen kann. Mit Hilfe des selbstregistrierenden Auxanometers läßt sich sowohl die Größe wie die Schnelligkeit des Gesamtzuwachses messen, als auch vor allem feststellen, ob der Zuwachs während eines längeren Zeitraumes gleichmäßig, periodisch oder ganz unregelmäßig weiterschreitet.

Wenn wir nun aber auch den Gesamtzuwachs kennen, so wissen wir damit noch nichts darüber, ob in der ganzen Streckungszone das Wachstum gleichmäßig ist, oder ob es Stellen gibt, in denen die Streckung stärker ist, als in anderen. Ebenso können wir aus dem Gesamtzuwachs nicht ersehen, wie lange die Streckungszone ist. Zur Beantwortung solcher Fragen bedient man sich einer von Sachs eingeführten Methode. Man trägt mit einem feinen Pinsel, oder einem spitzen Hölzchen feine Tuschestriche in ein bis mehrere Millimeter Abstand auf das zu untersuchende Organ auf. Ueberall wo Streckung stattfindet, rücken die Marken auseinander und durch Messung ihres Abstandes in bestimmten Zeitabständen läßt sich ermitteln, ob eine Zone stärksten Wachstums vorhanden ist und wo sie liegt (s. Fig. 6). Die Messung des Markenabstandes kann durch Anlegen eines Maßstabes vorgenommen werden, oder aber, besonders bei kürzeren Ablesungsintervallen, mit Hilfe des Horizontalmikroskopes. Auch an Wurzeln läßt sich diese Methode gut anwenden. Die markierten Wurzeln beobachtet man zweckmäßig in feuchtem Sägemehl oder in Erde in einem Kasten, dessen eine Längswand eine etwas geneigte Glasplatte bildet, indem man die markierte Wurzelseite der Glasplatte anlegt, so daß die Wurzel infolge ihres positiven Geotropismus ihr folgen muß.



Fig. 6. Keimlinge von Vicia faba. Der Keimling rechts soeben mit Marken in 1 mm Abstand versehen, bei den anderen ist dies vor 24 Stunden geschehen. Nach Nathansohn.

3b) Länge der Streckungszone. Die Streckungszone der Wurzel ist sehr kurz und reicht gewöhnlich bloß etwa 10 mm weit von der Spitze nach rückwärts. Wie Sachs ausgeführt hat, ist das für die Wurzel von Vorteil. Die Wurzel muß im Boden vorwärts dringen, wobei sie oft ganz beträchtliche Widerstände zu überwinden hat. Sie verhält sich wie ein Nagel, der in ein Brett eingeschlagen wird. Je länger er ist, desto größer ist die Gefahr des Ausbiegens. Das Analoge gilt von der Wurzel. Hier ist die Gefahr des Ausbiegens um so größer, je länger die Streckungszone ist, die noch nicht die Festigkeit der ausgewachsenen Wurzelteile besitzt. Von diesem Gesichtspunkt aus ist es von Interesse zu sehen, daß Luftwurzeln, die nicht in den Boden eindringen müssen, eine viel größere Streckungszone haben, die z. B. bei Cissus 70 bis 100 cm lang ist.

Aehnlich wie die Luftwurzeln verhalten sich die Sprosse. Auch sie sind durch eine meist lange Streckungszone ausgezeichnet. Bei gegliederten Sprossen kann sie sich über mehrere Internodien erstrecken. Im einzelnen wechselt die Länge der Zone sehr, wie aus der nebenstehenden Tabelle (nach Sachs) zu sehen ist.

	Länge der wachsenden Region unter der Knospe	
Fritillaria imperialis	7—9 cm	innerhalb eines Internodiums
Allium Porrum	ca. 40 ,,	
Allium Cepa	30 ,,	
Allium atropurpureum	50 ,,	
Polygonum Sieboldi	15 ,,	4—5 Internodien
Valeriana Phu	25 ,,	4 ,,
Cephalaria procera	35 ,,	3 ,,
Dipsacus Fullonum	40 ,,	3—4 ,,

3c) Größe des Zuwachses. Sie ist äußerst verschieden, wie man aus der folgenden Tabelle nach Jost ersehen kann.

	maximaler Zuwachs in der Minute
Dictyophora (Pilz)	5 mm
Staubfäden von Gräsern	1,8 ,,
Blattscheiden der Bananen	1,1 ,,
Bambus	0,75 ,,
Coprinus (Pilz)	0,225 ,,
Botrytis (Pilz)	0,034 ,,
meiste Pflanzen	0,005 ,, und weniger

Diese Zahlen sagen nun aber nichts über die Schnelligkeit der Streckung aus; denn sie sind untereinander nicht direkt vergleichbar, da die Streckungszonen der einzelnen Objekte sehr verschieden lang sind. Um den Vergleich zu ermöglichen, müssen wir deshalb den Zuwachs in Prozenten der Länge der Streckungszonen angeben, wie das in der folgenden Tabelle (nach Jost) ausgeführt ist.

Zuwachs in Prozenten der Wachstumszone in der Minute	
Pollenschläuche von Impatiens Hawkeri	220 %
Pollenschläuche von Impatiens Balsamina	100 %
Mucor stolonifer, Hyphen	118 %
Botrytis	83 %
Staubfäden der Gräser	60 %
Bambus, Sproß	1,27%
Bryonia, Sproß	0,58%

3d) Periodizität der Streckung. Die Zuwachsgröße wird wesentlich beeinflußt von einer ganzen Reihe äußerer Faktoren, von denen wir bloß drei hervorheben wollen, die Feuchtigkeit, die Temperatur und das Licht. Da diese drei unter den natürlichen Vegetationsbedingungen nicht konstant sind, sondern sich täglich, oft schon stündlich, wesentlich ändern, sei es, daß diese Aenderungen ganz unregelmäßig, oder mehr oder weniger ausgesprochen rhythmisch erfolgen, so werden wir uns nicht sehr wundern, daß die Wachstumsschnelligkeit nicht konstant ist, sondern wechselt und daß dieser Wechsel ein Abbild des resultierenden Effektes der Außenbedingungen ergibt. Dürfen wir daraus schließen, daß das Wachstum bei konstanten Außenbedingungen ebenfalls konstant ist? Man könnte geneigt sein, so zu schließen, wenn nicht die Experimente gezeigt hätten, daß das nicht statthaft ist. Es existiert nämlich auch bei konstanten Außenbedingungen eine charakteristische Periodizität der Streckung, die also auf inneren Gründen beruhen muß und nichts zu tun hat mit der Periodizität, die durch den periodischen täglichen Wechsel der Außenfaktoren wie Licht, Wärme usw. unter gewissen Bedingungen hervorgerufen werden kann. Im folgenden wollen wir zuerst die Periodizität betrachten, die innere Ursachen hat und von Sachs als große Periode des Wachstums bezeichnet wurde, und daran die Besprechung der (mindestens zum Teil) auf äußeren Ursachen beruhenden täglichen Periodizität anschließen.

α) Die große Periode des Wachstums. Am besten sind wir über das Verhalten der Wurzeln orientiert, wo wenigstens bei den in Erde wachsenden, eine viel größere Gleichförmigkeit zu herrschen scheint als bei den Sprossen. Wir wollen deshalb unsere Betrachtung mit den Wurzeln beginnen. Denken wir uns, wir markierten dicht hinter dem Vegetationspunkt einer Wurzel, z. B. einer Keimwurzel von Vicia Faba durch zwei feine Tuschestriche eine Zone von 1 mm Länge. In Abständen von 24 zu 24 Stunden messen wir die Länge der Zone durch Anlegen eines Millimetermaßstabes. Aus den so gewonnenen Zahlen können wir hierauf direkt die Zuwachse ermitteln, die in den aufeinanderfolgenden Perioden von 24 Stunden gemacht wurden. Das Ergebnis eines solchen von Sachs ausgeführten Experimentes ist nebenstehend mitgeteilt.

Vicia Faba Keimwurzel

Tage:	1	2	3	4	5	6	7	8
Täglicher Zuwachs in Millimeter	1,8	3,7	17,5	16,5	17,0	14,5	7,0	0,0

Aus der Tabelle ist ersichtlich, daß der Zuwachs in gleichen Zeitperioden nicht konstant ist, sondern sich ändert und daß diese Aenderung einen ganz bestimmten Verlauf aufweist. Die Zuwachsgröße nimmt erst langsam, dann schneller zu. Sie hält sich dann einige Zeit auf einer maximalen Höhe, um schließlich wieder zu sinken und endlich 0 zu werden, womit die Streckung vollendet ist. Es geht daraus hervor, daß eine bestimmte Querscheibe der Wurzel, wenn sie vom embryonalen zum Streckungswachstum übergeht, erst ganz langsam sich streckt. Die Streckungsgeschwindigkeit nimmt nun aber immer mehr und mehr zu und erreicht schließlich einen maximalen Wert, worauf die Streckung wieder langsamer wird und immer mehr und mehr abnimmt, bis sie schließlich ganz aufhört. Wir wollen noch beifügen, daß in unserem Beispiel die anfänglich 1 mm lange Querscheibe nach ihrer völligen Streckung 78 mm lang geworden war. Dieses periodische An- und Abschwellen der Streckung ist die Erscheinung, die Sachs als die große Periode des Wachstums bezeichnet hat.

Da wir diese Erscheinung beobachten können, unabhängig von der Größe der Querzone, so dürfen wir schließen, daß nicht nur eine mehrzellige Querscheibe, sondern daß jede einzelne Zelle eine große Periode aufweist, wobei natürlich vorauszusetzen ist, daß die einzelnen Phasen der großen Perioden von Zellen, die nicht zu weit voneinander entfernt sind, annähernd zusammenfallen. Dieser Schluß findet seine Bestätigung darin, daß man bei gewissen einzelligen Organen die große Periode beobachtet hat. Das ist z. B. der Fall beim Sporangienträger von Phycomyces nitens. Die Sporangienträger dieses Pilzes sind aufrecht stehende Teile des einzelligen Mycels und schnüren an ihrer Spitze das Sporangium ab. Diese Träger, die also Teile einer einzelnen Zelle sind, weisen zwei typische große Perioden auf, wie Figur 7 zeigt. Die kleinere liegt vor der Ausbildung des Sporangiums, während die zweite größere erst nach dieser Ausbildung beginnt. In der ersten Periode streckt sich der Träger nur wenig, dann folgt ein Wachstumsstillstand und hierauf in der zweiten Periode eine beträchtlich intensivere Streckung. Wesentlich für unsere Betrachtung ist aber nur, daß in beiden Fällen die Streckung des einzelligen Organs derselben Gesetz-

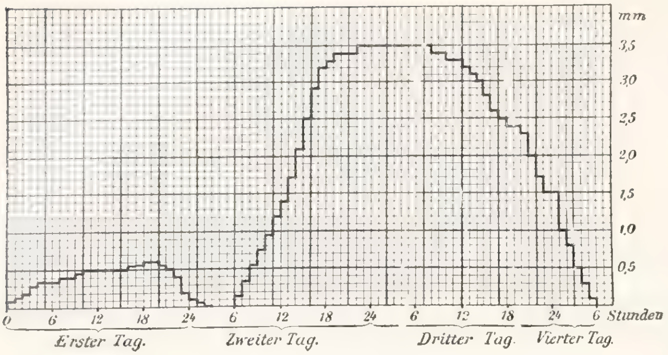


Fig. 7. Wachstumskurve der großen Periode des Sporangienträgers von Phycomyces nitens für eine Entwickelung unter konstanten und günstigen Verhältnissen. Die Ordinaten geben den stündlichen Zuwachs in Millimetern an. Nach Pfeffer.

die gleiche Verlängerung erfahren haben. Es haben im Gegenteil die einzelnen Zonen sehr verschieden stark zugenommen. Neben solchen, die 9, 12, 17mal so lang geworden sind als sie anfänglich waren, fallen andere auf, die sich entweder gar nicht oder nur um ganz wenig gestreckt haben. Zwischen diesen beiden Extremen finden sich alle Uebergänge. Zwischen der Größe des Zuwachses der Zonen und ihrer Lage in der Wurzel besteht aber, wie die Tabelle lehrt, ein bestimmter und zwar, wie wir gleich hinzufügen wollen, bei allen Erdwurzeln im Prinzip immer gleicher Zusammenhang. Vergleichen wir die einzelnen Zonen, indem wir an der Spitze der Wurzel beginnen, so finden wir in der ersten Millimeterzone nach 24 Stunden eine ziemlich geringe Streckung. In der zweiten Zone ist die Zunahme größer, beträchtlich größer aber und zugleich maximal ist sie in der Regel in der dritten Zone geworden. Von hier an wird der Zuwachs langsam geringer und in der zehnten oder elften Zone ist in der Regel nichts mehr davon zu bemerken, das heißt von hier weiter rückwärts sind die Zonen schon fertig gestreckt.

mäßigkeit folgt, wie die Streckung einer vielzelligen Querscheibe der Wurzel.

Wir können nun die Markierung der Wurzel auch anders ausführen, indem wir die ganze Wurzel von der Spitze an mit feinen Tuschestrichen in Zonen von 1 mm Länge zerlegen und in bestimmten Abständen, z. B. von 24 zu 24 Stunden die Zuwachse der einzelnen Zonen messen. Auf diese Weise können wir ermitteln, ob die einzelnen Phasen der großen Periode der einzelnen Querscheiben zeitlich zusammenfallen oder nicht. Das Ergebnis solcher Untersuchungen wollen wir besprechen an Hand einer Tabelle, die wir Jost entnehmen. Die ersten Untersuchungen dieser Art, wie auch die Methode rühren von Sachs her, es ist aber durch spätere Untersuchungen, wie die Tabelle zeigt, nichts wesentlich Neues hinzugekommen.

Zone	Vicia Faba (Sachs 1873)	Vicia Faba (Popovici 1900)	Bohne (Popovici 1900)	Erbse (Sachs 1873)
XII	0	0,25	0	0
XI	0	0,35	0,25	0
X	0,2	0,50	0,25	0
IX	0,6	1,0	0,35	0
VIII	0,7	1,25	0,6	0
VII	0,8	1,5	1,0	0,3
VI	2,0	2,5	1,5	0,5
V	3,5	4,0	3,0	1,5
IV	6,5	6,0	5,0	3,0
III	**8,0**	**12,0**	7,0	**5,5**
II	2,5	7,0	**16,0**	4,5
I	1,0	1,0	1,0	0,5
Gesamtzuwachs	25,8	37,35	35,95	15,8

Die Zonen sind von der Spitze an mit I, II, III usw. bezeichnet. Der verzeichnete Zuwachs der einzelnen Zonen wurde nach 22 bis 24 Stunden bestimmt und ist in Millimetern angegeben (Mittelwerte aus mehreren Messungen). In den angeführten Beispielen zeigt sich, daß die Phasen der großen Periode in den einzelnen Zonen nicht zusammenfallen, denn in dem Fall müßten ja alle Querscheiben

Wie kommt nun dieses An- und Abschwellen der Zuwachse der Querscheiben in der Längsrichtung der Wurzel zustande? Jede Querscheibe macht, wie wir gesehen haben, eine große Periode durch. Jede dieser Querscheiben war einmal der innerste Teil (gegen die übrige Wurzel zu) des Vegetationspunktes. Damals befand sie sich im embryonalen Zustand und ging hierauf in Streckung über. Unterdessen hat sich der Vegetationspunkt an der Spitze weiter verlängert infolge Neubildung von Zellen, und nun geht sein jetziger innerster Teil als folgende Querscheibe zur Streckung über. Die Neubildung von embryonalen Zellen geht im Vegetationspunkt ununterbrochen weiter, so daß seine jeweiligen basalen Querscheiben in der Reihenfolge ihrer Entstehung, also zeitlich nacheinander, beginnen sich zu strecken. Infolgedessen treffen wir die erste Querscheibe unmittelbar hinter dem Vegetationspunkt im Beginn der großen Periode. Ihre Streckungsgeschwindigkeit ist noch gering und dementsprechend fällt der 24stündige Zuwachs klein aus. Die zweite Zone befand sich zu Beginn der Markierung bereits in einer etwas weiter vorgeschrittenen Phase der großen Periode. Sie hat ihre Streckung, da sie älter ist als die erste Zone, bereits früher begonnen, zu einer Zeit, wo die erste Zone

vielleicht noch rein embryonal war. Die Folge davon ist, daß sie in der Versuchszeit schneller wuchs als die erste Zone. Ganz dasselbe gilt nun auch für alle übrigen Zonen. Jede Querscheibe befindet sich in einer späteren Phase der großen Periode als die unmittelbar vorhergehende Zone. Die dritte Zone befand sich in unseren Beispielen in maximaler Wachstumsgeschwindigkeit, während die weiter rückwärts liegenden das Maximum bereits überschr tten haben und zwar um so mehr, je weiter rückwärts sie liegen. Die zehnte oder elfte Zone sind dabei bereits am Ende der großen Periode angekommen.

Aus dem bis jetzt Auseinandergesetzten ist zu folgern, daß der maximale Zuwachs, der sich nach 24 Stunden in der dritten Zone findet, bei weiterer Beobachtung in die zweite und schließlich in die erste Zone wandern muß. Da nämlich die dritte Zone sich im Maximum der Wachstumsgeschwindigkeit befand, so wird diese Geschwindigkeit nun weiterhin immer mehr und mehr abnehmen. Ganz anders hingegen die zweite und die erste Zone. In beiden nimmt die Wachstumsgeschwindigkeit immer noch zu. Sie wird auch hier, und zwar in der zweiten Zone, die sich ja in einem schon vorgerückteren Stadium befindet, früher als in der ersten das Maximum erreichen, um hierauf in der für die große Periode charakteristischen Weise wieder abzunehmen.

Daß das wirklich so ist, daß also der maximale Zuwachs von der Zone aus, in der er nach der ersten Ablesung gefunden wurde, spitzenwärts wandert, geht aus der folgenden Tabelle hervor (Sachs).

Zone	Vicia Faba nach 24 Std.	Zuwachs nach 2 × 24 Std.	in mm nach 3 × 24 Std.
X	0	0	0
IX	0	0	0
VIII	0	0	0
VII	0,4	0,4	0,4
VI	0,5	0,5	0,5
V	1,5	1,5	1,5
IV	3,0	3,0	3,0
III	**5,6**	6,6	6,6
II	4,5	**15,0**	17,0
I	1,8	5,0	**23,0**

Nach 2 Tagen haben sich die Zonen IV bis VII nicht mehr verlängert, sie waren schon in den ersten 24 Stunden ausgewachsen. Die dritte Zone, die nach 24 Stunden das Maximum aufwies, hat nur wenig zugenommen. Ganz beträchtlich ist hingegen die Verlängerung der II. Zone, die nun das Maximum enthält. Nach 3 Tagen hat sich das Bild wieder geändert. Zone III ist nicht mehr länger geworden, wuchs also innerhalb der zweiten 24 Stunden aus, Zone II hat den Gipfel ihrer großen Periode überschritten und sich nur noch wenig verlängert. In Zone I hat hingegen seit der letzten Ablesung die Wachstumsgeschwindigkeit beträchtlich zugenommen, so daß ihr Zuwachs nun maximal ist, im Vergleich zu dem der übrigen Zonen.

Dieses Wandern des maximalen Zuwachses von einer Zone in die andere spitzenwärts ist nun aber nicht so aufzufassen als ob das maximale Wachstum schließlich unmittelbar hinter der Spitze lokalisiert wäre. Wenn auch der maximale Zuwachs von Querscheibe zu Querscheibe wandert, so haben doch alle die Querscheiben, die ihn nach und nach enthalten, jeweilen immer dieselbe absolute Entfernung von der Spitze. Das hängt damit zusammen, daß am Vegetationspunkt beständig neue Querscheiben gebildet werden, die sukzessive in Streckung übergehen. Die Bildung neuer Querscheiben am Vegetationspunkt ist natürlich nicht so aufzufassen, als ob das ruckweise geschähe, sondern die Streckung der Basis des Vegetationspunktes erfolgt allmählich und fortlaufend.

Wir können uns den Vorgang des Wanderns des maximalen Zuwachses auch so klar machen. Der maximale Zuwachs ändert seine Lage in bezug auf die Entfernung vom Vegetationspunkt nicht. Durch diese Lage hindurch wandern nun sukzessive alle neugebildeten Querscheiben nach rückwärts. Es ist somit das Wandern des maximalen Zuwachses bloß scheinbar, weil es in Wirklichkeit die Querscheiben selbst sind, die wandern.

Betrachten wir die Wurzel als Ganzes, so können wir sagen, daß ihr Wachstum nicht gleichmäßig ist, sondern daß sich in einer bestimmten Entfernung von der Spitze eine Lage maximalen Wachstums befindet. An Hand der obigen Betrachtungen haben wir gesehen, warum das so ist.

Damit sind wir mit der Besprechung der großen Periode der Wurzel zu Ende gekommen und können uns nun dem Sproß zuwenden. Da ist gleich zu bemerken, daß wir hier nicht so genau unterrichtet sind, wie bei den Wurzeln, was wohl mit seinen Grund darin hat, daß die Erscheinungen des Streckungswachstums bei den Sprossen mannigfaltiger sind als bei den Wurzeln. Wir dürfen aber wohl annehmen, daß auch hier die Querscheiben allgemein dieselbe große Periode aufweisen, wie die Wurzeln. Das ist in gewissen Fällen direkt festgestellt und wir geben im folgenden ein Beispiel nach Sachs. Es handelt sich dabei um das erste Internodium einer Keimpflanze der Bohne. Auf diesem Internodium wurde durch feine Tuschestriche eine Querzone von 3,5 mm Länge abgetragen und ihre Länge bei annähernd konstanter Temperatur von Tag zu Tag gemessen. Aus diesen Messungen sind die täglichen Zuwachse berechnet, die in der folgenden Tabelle stehen.

	Zuwachs
nach 1 Tag	1,2 mm
„ 2 Tagen	1,5 „
„ 3 „	2,5 „
„ 4 „	5,5 „
„ 5 „	7,0 „
„ 6 „	9,0 „
„ 7 „	14,0 „
„ 8 „	10,0 „
„ 9 „	7,0 „
„ 10 „	2,0 „

Es nimmt somit hier, wie bei der Wurzel der Zuwachs einer bestimmten Querscheibe erst langsam, dann schneller zu, erreicht ein Maximum und nimmt schließlich wieder ab. Jede Querscheibe streckt sich, wie bei der Wurzel erst langsam, dann immer schneller. Schließlich erreicht die Streckungsgeschwindigkeit ein Maximum, nimmt hierauf wieder mehr und mehr ab. Wenn sie gleich Null geworden ist, so ist die Querscheibe ausgestreckt.

Markieren wir einen ungegliederten Sproß, oder ein Internodium eines gegliederten der ganzen Länge nach mit Tuschemarken in gleichem Abstand, analog wie wir das mit der Wurzel taten, so können wir ähnliche Erscheinungen beobachten wie dort. Es ist dabei zweckmäßig, die Zonen länger als 1 mm zu nehmen, da die wachsende Region, wie schon auseinandergesetzt wurde, beim Sproß beträchtlich länger ist als bei der Wurzel. Zur Verdeutlichung sei ein Beispiel nach Sachs angeführt. Es wurde das erste Internodium einer Keimpflanze der Bohne von der Spitze her durch Tuschemarken in Querzonen von 3,5 mm eingeteilt. Nach 40 Stunden wurden sämtliche Zonen gemessen. Der daraus berechnete Zuwachs der einzelnen Zonen ist im folgenden angegeben.

Nr. der Querzone unter der Knospe		Zuwachs
	I	2,0 mm
	II	2,5 „
	III	4,5 „
	IV	6,5 „
	V	5,5 „
	VI	3,0 „
	VII	1,8 „
	VIII	1,0 „
	IX	1,0 „
	X	0,5 „
	XI	0,5 „
	XII	0,5 „
Gesamtzuwachs des Internod.		29,3 mm

Wie bei der Wurzel befindet sich die der Spitze zunächst liegende Zone im Beginn der Streckungsperiode. Die Zone II ist schon weiter vorgeschritten, da sie ihrerseits früher gebildet war als die Zone I und deshalb die Streckung entsprechend früher begonnen hat. Noch weiter fortgeschritten ist Zone III und in Zone IV ist das Maximum erreicht. Alle weiteren Zonen haben das Maximum der großen Periode bereits überschritten und zwar um so mehr, je weiter basalwärts sie liegen. Auch hier wären wieder die gleichen Bemerkungen über das scheinbare Wandern des maximalen Zuwachses spitzenwärts zu machen.

Wie steht es nun mit der Periodizität der Streckung, wenn wir nicht einzelne Querscheiben, sondern den Gesamtzuwachs in Betracht ziehen, der gleich ist der Summe der Zuwachse der einzelnen Querscheiben? Wie sich die Längenzunahme des gesamten Organes gestaltet, ist nicht ohne weiteres zu sagen. Es ließen sich a priori verschiedene Möglichkeiten denken und zwar werden dabei hauptsächlich zwei Dinge in Betracht zu ziehen sein. Einmal die Tätigkeit des Vegetationspunktes selbst, der die Querscheiben schafft, die nachher gestreckt werden und zweitens die große Periode der einzelnen Querscheiben selbst. Was die Tätigkeit des Vegetationspunktes anbetrifft, so wäre nötig zu wissen, welchen Gesetzen sein Längenwachstum folgt, ob es gleichmäßig oder ungleichmäßig ist und ob es sich im letzten Fall unregelmäßig oder rhythmisch ändert. Darüber wissen wir aber bis jetzt so gut wie nichts, denn es ist praktisch nicht so einfach, das Längenwachstum des Vegetationspunktes zu messen, wie das bei der Streckungszone der Fall ist.

Nehmen wir nun einmal an, der Vegetationspunkt wachse gleichmäßig, und die embryonalen Querzonen gehen ebenfalls gleichmäßig nacheinander in Streckung über. Dazu soll ferner noch vorausgesetzt sein, daß während der großen Periode in jeder Zone die gleichen absoluten Werte der Wachstumsgeschwindigkeit durchlaufen werden; dann müßte das Gesamtwachstum konstant sein.

Wir kennen nun wirklich Fälle, in denen das Gesamtwachstum konstant erscheint, während die einzelnen Querscheiben die große Periode durchlaufen. Das ist der Fall bei Wurzeln, wie die folgende Tabelle zeigt. Askenasy hat diese Erscheinung bei Maiswurzeln festgestellt.

Zuwachse in Mikrometerteilen

Stunden	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Wurzel 1	34,0	27,0	30,0	29,5	36,0	35,0	38,0	31,0	33,5
Wurzel 2	32,5	34,5	37,9	34,5	33,0	33,6	33,0	—	—

Ein Mikrometerteil ist in diesem Experiment = $^1/_{21}$ mm. Es sind zwar kleine Schwankungen vorhanden, aber sie sind völlig richtungslos, so daß wir den gesamten Zuwachs als annähernd gleichförmig bezeichnen können.

Ein solches Verhalten ist nun aber nicht etwa allgemein. Wir kennen nämlich Sprosse, deren Gesamtzuwachs nicht gleichmäßig ist, sondern eine charakteristische große Periode durchmacht. Zur Illustration diene die folgende graphische Darstellung.

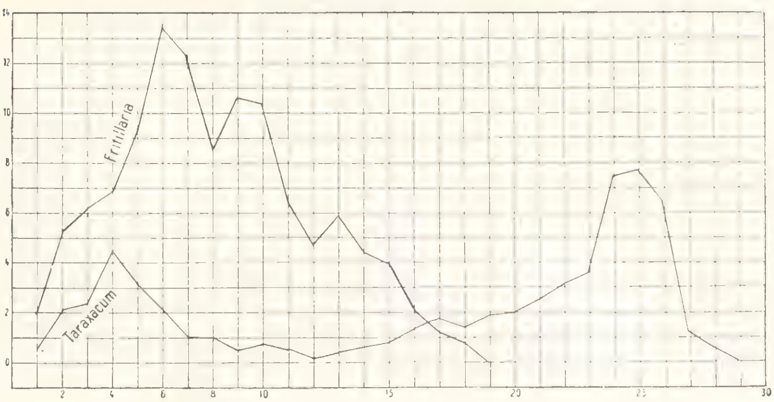


Fig. 8. Graphische Darstellung des Gesamtwachstums des Sprosses von Fritillaria (nach Sachs) und des Blütenschaftes von Taraxacum (nach Miyake). Auf der Abszisse sind die Tage, auf den Ordinaten das tägliche Wachstum in Millimetern angegeben. Aus Jost.

Bei Fritillaria steigt der tägliche Zuwachs bis zu einem Maximum an und nimmt hierauf wieder ab. Der Blütenschaft von Taraxacum weist, wie der Sporangienträger von Phycomyces, den wir bereits besprochen haben, zwei große Perioden auf. Die erste läuft vor der Blütezeit ab. Nach der Blütezeit, zu Beginn der Fruchtbildung, setzt dann die zweite große Periode ein. Also auch hier ein völliges Analogon zu Phycomyces.

Worauf es beruht, daß ganze Sprosse ebenfalls, wie die Querscheiben, eine große Periode haben können, ist bis jetzt nicht bekannt. Man könnte sich vorstellen, daß die aufeinanderfolgenden Querscheiben nicht in gleichmäßigem Abstand, sondern erst immer schneller, dann wieder immer langsamer aufeinanderfolgend in Streckung übergingen.

Haben wir es mit Sprossen zu tun, die in Knoten und Internodien gegliedert sind, so kommt zu den zwei schon genannten Momenten, die mutmaßlich das Gesamtwachstum beeinflussen, noch ein drittes hinzu. Der Gesamtzuwachs wird hier bedingt durch die Streckung der einzelnen Internodien, von denen, wie wir bereits bei der Besprechung der Länge der Streckungszone sahen, eines bis mehrere zugleich in Streckung sein können.

Solche Internodien können als ganzes eine große Periode haben. Das ist z. B. der Fall bei den Internodien der Roßkastanie und mit Jost dürfen wir dasselbe annehmen für die Internodien der Characeen. Da nun vielfach drei bis vier Internodien zugleich in Streckung sind, so kann das auf den Ablauf des Gesamtwachstums von wesentlichem Einfluß sein. Es kann z. B. vorkommen, daß das jüngere Internodium mit seiner Streckung erst dann anfängt, wenn das nächstältere schon ganz oder fast ganz damit fertig geworden ist. Das Ergebnis ist dann ein stoßweises Gesamtwachstum und die Wachstumskurve steigt mehr oder weniger periodisch an und ab. Solche stoßweisen Aenderungen sind aber wohl vielfach auch durch andere Faktoren ganz oder teilweise bedingt.

Fragen wir nun zum Schluß dieses Abschnittes noch nach den Ursachen der so auffälligen und merkwürdigen großen Periode. Wie bereits betont wurde, tritt die große Periode auf bei Konstanz der Außenbedingungen und es wurde auch bereits gesagt, daß ihre Ursachen deshalb in der Pflanze selbst gesucht werden müssen. Wir haben es also zu tun mit einer autonomen Periodizität. Damit haben wir aber auch bereits alles gesagt, was wir bis jetzt wissen, denn die inneren Ursachen dieser Periodizität entziehen sich vorläufig völlig unserer Kenntnis.

β) Tägliche Periodizität des Wachstums. Das Wachstum hängt, wie bereits erwähnt, von einer ganzen Anzahl äußerer Umstände ab. Unterhalb einer bestimmten, niederen Temperatur ist es ebenso unmöglich, wie oberhalb einer bestimmten maximalen. Innerhalb dieses Spielraumes sind nicht alle Temperaturen gleich günstig, sondern eine gibt sich als die optimale zu erkennen. Ebenso ist von Bedeutung die Feuchtigkeit, und zwar sowohl die Bodenwie die Luftfeuchtigkeit. Von großem Einfluß ist auch das Licht. Das Licht hat die merkwürdige Eigenschaft, das Längenwachstum, wenigstens in sehr vielen Fällen, zu hemmen. Das läßt sich leicht demonstrieren, wenn wir Pflanzen im Dunkeln wachsen lassen. Haben wir es dabei mit dikotylen Pflanzen zu tun, so ist sehr auffällig der ganz andere Habitus, den sie aufweisen. Das rührt, abgesehen von der bleichen Farbe, zum Teil davon her, daß die Blätter klein bleiben und zum Teil von einer anderen Erscheinung, die uns hauptsächlich hier interessiert. Es sind nämlich die Sproßinternodien wesentlich länger geworden, als bei belichteten gleichalten Exemplaren. Daraus müssen wir schließen, daß das Licht das Längenwachstum hemmt. Man bezeichnet diese ganze Erscheinung als Etiolement. Wir haben aber keine Veranlassung, hier näher darauf einzugehen, da das bereits im Artikel „Entwickelungsphysiologie der Pflanzen" geschehen ist, auf den hier hingewiesen sei.

Unter den natürlichen Bedingungen ist nun

die Pflanze einem ungefähr 12stündigen periodischen Wechsel von Licht und Dunkelheit ausgesetzt. Ebenso bewirkt die nächtliche Abkühlung im großen und ganzen eine periodische Aenderung der Temperatur, während die Feuchtigkeit viel ungleichmäßiger wechselt. Man wird nun erwarten können, daß der periodische Wechsel von Licht und Wärme sich auch im Wachstum der Sprosse andeuten wird. In vielen Fällen steigt die Wachstumskurve vom Abend bis zum Morgen und erreicht in den frühen Morgenstunden ein Maximum. Hierauf sinkt sie wieder bis gegen Abend, wo sie das Minimum erreicht. Der Einfluß der einzelnen Faktoren auf das Zustandekommen dieser periodischen Kurve ist sehr schwierig zu präzisieren. In den eben angeführten Fällen scheint es, als ob das Licht die Hauptrolle gespielt hätte, da die Kurve nachts, trotz sinkender Temperatur steigt. Man müßte dann allerdings annehmen, daß bei längerer Einwirkung der Einfluß des Lichtes sowohl wie der Dunkelheit sich verstärken würde. Das ist eine Annahme, die sehr plausibel klingt, wir wollen aber doch nicht unterlassen zu bemerken, daß bis jetzt keine Experimente vorliegen, die sie wirklich beweisen.

Bei der Beurteilung des Anteils der Außenfaktoren an der täglichen Periodizität des Wachstums ist auch nicht außer acht zu lassen, daß für diese Faktoren die drei Kardinalpunkte des Minimums, Optimums und Maximums existieren. Damit dürfte es z. B. zusammenhängen, daß der tägliche Verlauf der Wachstumskurve sich nicht immer so gestaltet, wie in dem angeführten Beispiel. Man kennt z. B. Fälle, in denen das Wachstum am Tage intensiver war als in der Nacht, und wo das Maximum am Abend, das Minimum hingegen frühmorgens erreicht wurde.

Die angeführten Beispiele zeigen nun auf jeden Fall, daß eine tägliche Periodizität vorhanden, daß aber das Wachstumsmaximum sowohl am Tage als in der Nacht liegen kann, was aber durchaus nicht unverständlich ist. Findet z. B. eine starke nächtliche Abkühlung statt, so kann das Wachstum dadurch so verlangsamt werden, daß das Maximum auf den Tag fällt, trotzdem hier das Licht hemmend wirkt. Ist hingegen die nächtliche Abkühlung nicht so intensiv, so kann die fördernde Wirkung der Dunkelheit das Maximum in die Nacht oder auf den frühen Morgen verschieben.

Die ganze Frage nach der Einwirkung der äußeren Faktoren auf die tägliche Periode des Wachstums wird nun aber noch weiter kompliziert dadurch, daß sehr wahrscheinlich auch eine autonome tägliche Periode vorkommen kann.

Aus dem allen geht hervor, daß wir es in der täglichen periodischen Schwankung des Wachstums mit einer sehr verwickelten Erscheinung zu tun haben, in die durch die bisherigen Untersuchungen nur ein ungenügender Einblick gewährt wird.

4. **Die Differenzierung.** Es handelt sich in diesem Stadium um die definitive Ausgestaltung der Zellen der verschiedenen Gewebe, um ihre Umbildung zu Dauergewebszellen. Dabei wird die definitive Form der Zellen durch entsprechendes Flächenwachstum der Membran hergestellt. Es werden auch die vielfach so auffälligen ganzen oder partiellen Wandverdickungen angelegt und fertiggestellt. Durch entsprechende Spaltungen in den Mittellamellen wird das Interzellularsystem angelegt. Auch der Protoplast ändert sich in gewissen Zellen und stirbt ab oder verliert doch wesentliche Bestandteile. Auf all das haben wir hier nicht näher einzugehen. Die Anlage, weitere Differenzierung und endliche Ausbildung der einzelnen Gewebe ist Gegenstand der Pflanzenanatomie. Es sei deshalb hier auf den Artikel „Gewebelehre" verwiesen.

Literatur. ***L. Jost***, *Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, III. Aufl. Jena 1913.* — ***W. Pfeffer***, *Pflanzenphysiologie, Bd. 2, II. Aufl. Leipzig 1904.* — ***J. Sachs***, *Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, II. Aufl. Leipzig 1887.*

A. Tröndle.

Wagner

Moritz.

Geboren am 3. Oktober 1813 in Bayreuth, gestorben am 31. Mai 1887 in München, war der Bruder des Physiologen Rudolf Wagner. Er besuchte die Universität Erlangen und München von 1833 bis 1836 und machte dann eine Reihe von wissenschaftlichen Reisen, die seinen Ruhm als Naturforscher begründet haben. 1836 bereiste er mit Cottas Unterstützung Nordafrika, wo er besonders Algier genauer durchforschte. Die französische Regierung machte ihn dort zum Mitgliede einer wissenschaftlichen Kommission, die die Armee nach Konstantine begleitete. Das Resultat seiner Arbeit war das Werk: Reisen in der Regentschaft Algier in den Jahren 1836, 1837, 1838 (3 Bde., Leipzig 1841). Nachdem er sich nach seiner Rückkehr einige Zeit in Göttingen geologischen Studien gewidmet hatte, machte er mit Unterstützung der Berliner Akademie eine neue dreijährige Reise in die Küstenlande des Schwarzen Meeres, den Kaukasus, Armenien, Kurdistan und Persien. Er brachte von dort bedeutende Sammlungen zurück, die den Museen von München, Wien und Paris einverleibt wurden. Seine Werke über diese Reise waren: Der Kaukasus und das Land der Kosaken (2 Bde., Leipzig 1847). Reise nach Kolchis (Leipzig 1850). Reise nach Persien und dem Lande der Kurden (Leipzig 1852). Seine letzte größere Reise machte er mit Scherzer nach Canada, Vereinigte Staaten, Zentralamerika und Westindien 1852 bis 1855, worauf er sich in München dauernd niederließ. Im Auftrage von König Max II. machte er dann noch eine Reise in die neue Welt 1857 bis 1859 und durchforschte hauptsächlich Panama und Ecuador. Seine reichhaltigen Sammlungen verleibte er dem Münchener Museum ein. 1860 wurde er in München zum Ehrenprofessor der Länder- und Völkerkunde und zum Konservator des neuen ethnologischen Museums dortselbst ernannt. Von seinen Reisewerken ist besonders noch: Naturwissenschaftliche Reisen im tropischen Amerika (Stuttgart 1870) zu erwähnen.

Nach Abschluß dieses Werkes beschäftigte er sich hauptsächlich mit der Darwinschen Theorie. Er suchte letztere zu ergänzen durch seine Migrationstheorie; er begründete die These, daß in dem Prozeß der Artbildung die Natur

weit mehr durch das einfache Mittel der „Isolierung und Inzucht“ als durch die „Auslese im Kampfe ums Dasein“ operiere.

Schriften darwinistischen Inhalts sind: Die Darwinsche Theorie und das Migrationsgesetz der Organismen. München 1871. Ueber den Einfluß der geographischen Isolierung und Kolonienbildung auf die morphologischen Veränderungen des Organismus. München 1871

Literatur. *Fr. Ratzel in Allgemeine Deutsche Biographie Bd.* 40 *1896.*

W. Harms.

Walch

Johann Ernst Immanuel.

Als Sohn des Theologieprofessors J. G. Walch am 29. August 1725 zu Jena geboren, erhielt J. E. I. Walch im väterlichen Hause Unterricht, begann mit 17 Jahren das Studium der Theologie und Philologie, erwarb sich 1745 die Magisterwürde und habilitierte sich 1746. Nachdem er ein Jahr lang exegetische Vorlesungen über die Evangelien gehalten hatte, unternahm er 1747 bis 1748 eine große Studienreise, die ihn durch Deutschland, Frankreich und Italien führte. Nach seiner Rückkehr wurde er 1750 Extraordinarius und 1755 Ordinarius für Logik und Metaphysik; 1759 trat er an die Stelle seines Vaters, der bis dahin die Professur für Eloquenz inne gehabt hatte. Er starb am 1. Dezember 1778 in Jena.

Neben seinen eigentlichen Fachstudien, die besonders in das Gebiet der klassischen Philologie fallen, beschäftigte sich J. E. I. Walch hauptsächlich seit 1760 mit naturwissenschaftlichen Problemen. Eine besondere Vorliebe besaß er für Mineralien und Versteinerungen, von denen er sich infolge seiner ausgedehnten Verbindungen eine berühmte Sammlung zugelegt hatte, die den Grundstock der jetzigen Jenenser Universitätssammlung bildet. 1762 erschien von ihm eine vortreffliche Uebersicht der damals bekannten Versteinerungen in dem Werke: das Steinreich, systematisch entworfen (Halle). Für die damalige Zeit unübertroffen sind seine Erläuterungen zu den auf 275 kolorierten Foliotafeln abgebildeten Fossilien der „Sammlung von Merkwürdigkeiten der Natur und Alterthümer des Erdbodens“, einem Werk, das von dem Nürnberger Künstler und Sammler W. Knorr begonnen und von Walch beendet wurde (4 Bd. 1763 bis 73). Zahlreiche naturhistorische und Versteinerungen betreffende Aufsätze befinden sich in der von ihm 1774 bis 1778 in Halle herausgegebenen Zeitschrift „Der Naturforscher“. Die Bezeichnung Trilobiten für die altpaläozoischen Krebsformen ist von ihm vorgeschlagen und bald allgemein angewandt worden.

Literatur. *Allgemeine Deutsche Biographie, Bd.* 40, *S. 652 bis 655.* — ***J. C. Henning,*** *Lebensgeschichte des wohlseligen Herrn Hofrats Joh. Ernst Immanuel Walch zu dessen ruhmvollen Andenken entworfen. Jena 1780.*

O. Marschall.

Wallace

Alfred Russel.

Wallace wurde 1823 in Usk in Monmouthshire (England) geboren und ist am 7. November 1913 gestorben. Er verließ schon mit 14 Jahren die Schule, der er wenig verdankte, wurde dann Landvermesser und später Hilfslehrer in Leicester. Hier trat er zu dem Entomologen H. W. Bates in Beziehung, mit dem er seine erste große Reise nach Pará machte (1848). Seine Sammlungen verlor er auf der Heimreise, da sein Schiff auf hoher See verbrannte. 1854 bis 1862 durchforschte er die Malaiische Inselwelt und brachte reiches zoologisches Material mit nach England. Anfang des Sommers 1858 übersandte er Darwin seinen Essay „On the Tendency of Varieties to depart indefinitely from the Original Type“, der am 1. Juli 1858 zugleich mit einem Auszug aus Darwins schon 1844 niedergeschriebenen (zweiten) Darstellung der Theorie von der Entstehung der Arten in der Linnean Society zu London zur Vorlesung kam. In diesem Essay ist der Gedanke von dem Ursprung der Arten durch Ueberleben des im Kampf ums Dasein Bestgeeigneten zu klarem Ausdruck gebracht. Wallace schloß sich nach seiner Rückkehr nach England (1862) eng an Darwin an, den er neidlos als seinen Freund und Lehrer anerkannte und dessen Priorität er nie bestritt. Wie bei Darwin hat auch bei ihm das Werk Malthus „Principles of Population“ die Konzeption der Theorie von der Artenentstehung entscheidend beeinflußt. Die Ergebnisse seiner Forschungen auf den Malaiischen Inseln hat er in dem großen Reisewerk „The Malay Archipelago“ niedergelegt. Seine Arbeiten bewegen sich zum großen Teil auf dem Gebiet der Tiergeographie. In späteren Jahren hat er sich unter dem Einfluß Richard Owens und Herbert Spencers sozialpolitischen Bestrebungen, insbesondere der Bodenreformbewegung zugewandt; er wurde Präsident der „Land Nationalisation Society“ und trat zu John Stuart Mill in Beziehung, dessen „Land Tenure Reform Association“ er als Mitglied des Komitees angehörte. Auch der „Society for Psychical Research“ trat er bei und machte für die Ideen des Mesmerismus und Spiritismus eifrig Propaganda. Schließlich muß erwähnt werden, daß er ein entschiedener Gegner des Impfzwanges war. Im Jahre 1905 veröffentlichte er als 82jähriger seine Memoiren, die wichtiges Material für die Geschichte des Darwinismus enthalten.

Literatur. ***Alfred R. Wallace,*** *My Life. A record of events and opinions.* 2 *Bde. London 1905.* — ***Charles Darwin,*** *His Life in an autobiographical Chapter, and in a selected series of his published Letters. Edited by Francis Darwin. London 1902.* — *The Life and Letters of Charles Darwin. Edited by Francis Darwin.* 3 *Bde. 3. Aufl. London 1887.* — *More Letters of Charles Darwin. Edited by Francis Darwin and A. C. Seward.* 2 *Bde. London 1903.*

Ernst Teichmann.

Wärmeausdehnung.

1. Allgemeines. 2. Definitionen und theoretische Beziehungen. 3. Meßmethoden. a) Meßmethoden bei festen Körpern. b) Meßmethoden bei Flüssigkeiten. c) Meßmethoden bei Gasen. 4. Messungsergebnisse. 5. Anwendungen.

1. Allgemeines. Alle Substanzen, feste, flüssige oder gasförmige, erfahren in der Regel bei einer Aenderung der Temperatur (vgl. den Artikel „Thermometrie“) eine Aenderung ihrer Größe, und zwar tritt bei Erwärmung im allgemeinen eine Volumvergrößerung ein, sofern dieselbe nicht durch Erhöhung des von außen auf die Substanzen ausgeübten Druckes aufgehoben wird; bei Abkühlung tritt umgekehrt im allgemeinen eine Volumverkleinerung ein: Die Körper dehnen sich im allgemeinen bei Erwärmung aus und ziehen sich bei Abkühlung zusammen. Bei gasförmigen und bei flüssigen Substanzen, bei denen keine starre Kohäsion der einzelnen Partikel vorhanden ist, wird die Wärmeausdehnung durch Angabe der Volumänderung und des bei der Erwärmung ausgeübten Druckes völlig gekennzeichnet. Bei festen Körpern kann die Wärmeausdehnung in verschiedenen Richtungen verschiedene Werte haben; auch kommt es darauf an, ob die in den verschiedenen Richtungen von außen ausgeübten Drucke gleich groß sind; bei festen Körpern kann man also nicht immer aus der Volumänderung auf die Längenänderung in den verschiedenen Richtungen schließen. Ein mit einem Gewicht gespannter Kautschukfaden verkürzt sich z. B. bei Erwärmung, obwohl sein gesamtes Volumen sich dabei vergrößert, und anisotrope Kristalle dehnen sich, auch wenn sie unter allseitig gleichem äußeren Druck gehalten werden, in verschiedenen Richtungen verschieden stark aus.

Der Einfluß des äußeren Druckes auf die Wärmeausdehnung ist bei festen Körpern im allgemeinen gering, so daß z. B. der gewöhnliche Luftdruck in der Regel zu vernachlässigen ist. Die Wärmeausdehnung eines festen Körpers ist deshalb im wesentlichen durch die Temperturänderung allein völlig bestimmt. Dies ist auch bei Flüssigkeiten noch in weitem Umfang der Fall, während bei Gasen die Größe des äußeren Druckes zu berücksichtigen ist.

Solange eine Substanz keine chemischen Veränderungen und keine Aenderung ihres Aggregatzustandes oder ihrer molekularen Struktur erleidet, erfolgt die Wärmeausdehnung im allgemeinen stetig, d. h. bei einer sehr kleinen Temperaturänderung tritt stets auch nur eine sehr kleine Volumänderung ein. Der Sinn der Volumänderung kann, obwohl im allgemeinen, wie eingangs gesagt, beim Erwärmen eine Volumvergrößerung auftritt, innerhalb des Gebiets stetiger Volumänderung seine Richtung ändern: Wasser z. B. verkleinert bei Erwärmung von 0° auf 4° C in stetiger Weise sein Volumen und beginnt erst bei weiterer Erwärmung sein Volumen wieder zu vergrößern, also den normalen Richtungssinn der Volumänderung anzunehmen.

Aendert sich die chemische Beschaffenheit, der Aggregatzustand oder die molekulare Struktur einer Substanz, so tritt meistens eine sprunghafte Aenderung des Volumens ein: beim Uebergang aus dem festen in den flüssigen oder aus dem flüssigen in den gasförmigen Aggregatzustand bleibt auch bei andauernder Wärmezufuhr die Temperatur der Substanz so lange konstant, bis die ganze Substanz unter dauernder Aenderung des Volumens in den neuen Aggregatzustand übergegangen ist, vorausgesetzt, daß der äußere Druck konstant gehalten wird.

Im folgenden soll nur auf die als Wärmeausdehnung im engeren Sinne zu bezeichnende, im Gebiet stetiger Volumänderung erfolgende Ausdehnung eingegangen werden.

Auch innerhalb des Gebietes stetiger Wärmeausdehnung erleiden sehr viele Substanzen, insbesondere viele feste Körper, gewisse innere Veränderungen, die zum Teil rein physikalischer Natur sind, die aber zur Folge haben, daß die Substanz beim Abkühlen auf ihre ursprüngliche Temperatur ihr ursprüngliches Volumen überhaupt nicht oder doch nur sehr langsam wieder annimmt: die Wärmeausdehnung ist nicht immer vollkommen reversibel. Auf einem derartigen Verhalten des Glases beruhen z. B. die Nachwirkungserscheinungen der Quecksilberthermometer (vgl. den Artikel „Thermometrie“). Die dauernden Nachwirkungserscheinungen lassen sich im allgemeinen fast völlig beseitigen, wenn der Körper zunächst „gealtert“ wird, d. h. längere Zeit auf eine Temperatur erhitzt wird, die etwas höher ist als die Temperatur, bis zu der die Wärmeausdehnung gemessen werden soll. Bei chemisch einheitlichen Substanzen, z. B. bei reinen Metallen, sind auch die allmählich verschwindenden Nachwirkungserscheinungen bei der Wärmeausdehnung im allgemeinen zu vernachlässigen.

Die Temperaturangaben beziehen sich im folgenden auf die thermodynamische Temperaturskale und erfolgen in Celsiusgraden (° C, t) oder in der absoluten Temperaturskale (° abs. T. Vgl. den Artikel „Thermometrie“).

2. Definitionen und theoretische Beziehungen. Zwischen Volumen V, Druck (Kraft pro Flächeneinheit) p und abs. Temperatur T besteht bei Gasen in erster Annäherung (bei „idealen“ Gasen genau) die

einfache Beziehung $pV = RT$, aus der bei konstant gehaltenem Druck p oder konstant gehaltenem Volumen V folgt (vgl. den Artikel „Thermometrie" S. 1131):

$$V = V_0 \left[1 + (T - T_0) \cdot \frac{1}{T_0}\right] = V_0 (1 + \beta t)$$

bei konstantem Druck und

$$p = p_0 \left[1 + (T - T_0) \cdot \frac{1}{T_0}\right] = V_0 (1 + \alpha t)$$

bei konstantem Volumen. Hierbei bezieht sich der Index 0 auf die absolute Temperatur bei 0^0 C. Der Koeffizient

$$\beta = \frac{V - V_0}{T - T_0} \cdot \frac{1}{V_0} = \frac{1}{T_0},$$

der angibt, um den wievielten Teil des Volumens bei 0^0 C sich das Gas bei Erwärmung um 1^0 C ausdehnt, wird als **Wärmeausdehnungskoeffizient** bezeichnet, der entsprechende Koeffizient

$$\alpha = \frac{p - p_0}{T - T_0} \cdot \frac{1}{V_0} = \frac{1}{T_0}$$

als **Spannungskoeffizient**. Für Gase ist nach Vorstehendem in erster Annäherung der Wärmeausdehnungskoeffizient gleich dem reziproken Wert der absoluten Temperatur des schmelzenden Eises $\left(= \frac{1}{273,1}\right)$, also unabhängig vom Druck p und dem Temperaturintervall 0 bis t, in welchem die Ausdehnung ermittelt ist. Er ist ferner in erster Annäherung gleich dem Spannungskoeffizienten.

In Analogie zu der oben stehenden Gleichung für den Wärmeausdehnungskoeffizienten des idealen Gases bezeichnet man, falls das Volumen einer Substanz bei konstantem Druck sich nicht der Temperatur proportional ändert, als **mittleren Volumausdehnungskoeffizienten** oder **mittleren kubischen Ausdehnungskoeffizienten** zwischen den Temperaturen t_2 und t_1 die Größe

$$\beta_{1,2} = \left(\frac{V_2 - V_1}{t_2 - t_1}\right)_p \cdot \frac{1}{V_0}$$

und als **wahren Ausdehnungskoeffizienten bei der Temperatur** t die Größe

$$\beta_t = \left(\frac{\partial V}{\partial t}\right)_p \cdot \frac{1}{V_0},$$

wobei der Index p andeutet, daß der Druck als konstant gedacht ist, und wobei die Indices 2, 1 und 0 von V sich auf die Temperaturen t_2, t_1 und 0^0 C beziehen.

Bisweilen bezeichnet man als **Ausdehnungskoeffizienten an einer bestimmten Stelle** die Größe

$$\gamma_t = \left(\frac{\partial V}{\partial t}\right)_p \frac{1}{V},$$

die aber insbesondere bei Gasen von der Größe β_t streng zu unterscheiden ist.

Bei festen Körpern bezeichnet man als **Längenausdehnungskoeffizienten** die entsprechenden Größen, die die Verlängerung in einer bestimmten Richtung charakterisieren. Es sind also, wenn mit L die Länge bezeichnet wird, die mittleren und wahren Längenausdehnungskoeffizienten bestimmt durch:

$$\beta'_{1,2} = \left(\frac{L_2 - L_1}{t_2 - t_1}\right)_p \cdot \frac{1}{L_0}$$

$$\beta'_t = \left(\frac{\partial L}{\partial t}\right)_p \cdot \frac{1}{L_0}.$$

Aus den Ausdrücken für β_t und β'_t folgen durch Integration die Beziehungen zwischen V und t und zwischen L und t:

$$V = V_0 \left(1 + \int_0^t \beta_t \, . \, dt\right)$$

$$L = L_0 \left(1 + \int_0^t \beta'_t \, dt\right).$$

Für einen Körper, der in 3 zueinander senkrechten Richtungen die Längenausdehnungskoeffizienten β'_a, β'_b und β'_c hat, ergibt sich aus den vorstehenden Gleichungen, wenn man die gegenseitigen Produkte der an und für sich schon sehr kleinen Ausdehnungskoeffizienten gegenüber den ersten Potenzen derselben vernachlässigt:

$$\beta = \beta'_a + \beta'_b + \beta'_c,$$

also für einen homogenen Körper, bei dem $\beta'_a = \beta'_b = \beta'_c$ ist,

$$\beta = 3\,\beta'.$$

Wird der äußere Druck nicht konstant gehalten, so ist noch die Aenderung des Volumens mit dem Druck zu berücksichtigen, um die gesamte Wärmeausdehnung zu erhalten. Sieht man allgemein V als Funktion von p und T an, so wird die auf das Volumen 1 bei 0^0 C bezogene Volumänderung pro ^{0} C:

$$\frac{1}{V_0}\frac{dV}{dT} = \left[\left(\frac{\partial V}{\partial T}\right)_p + \left(\frac{\partial V}{\partial p}\right)_T \cdot \frac{dp}{dT}\right] \cdot \frac{1}{V_0} = \beta - \varkappa \frac{dp}{dT}.$$

Der Index T bedeutet dabei in Analogie zum Index p, daß bei der Differentation $\frac{\partial V}{\partial p}$ die Temperatur als konstant gedacht ist; $\frac{1}{V_0} \cdot \left(\frac{\partial V}{\partial p}\right)_T = -\varkappa$ ist also die auf das Volumen 1 bei 0^0 C bezogene Volumänderung bei einer Druckänderung um die Einheit des Druckes; $\varkappa$ wird als Kompressibilitätskoeffizient bezeichnet.

Aus der Bedingung, daß V nur eine

Funktion von p und T ist, folgt noch ein allgemeiner Zusammenhang zwischen Ausdehnungskoeffizient, Spannungskoeffizient und Kompressibilitätskoeffizient. Es ist

$$\left(\frac{\partial V}{\partial T}\right)_p = -\left(\frac{\partial V}{\partial p}\right)_T \cdot \left(\frac{\partial p}{\partial T}\right)_V \quad \text{oder}$$

$$\beta = \alpha \varkappa p_0$$

wobei p_0 der Druck bei ^{0} C und $V = V_0$ ist. Für ideale Gase, bei denen $\alpha = \beta$ ist, erhält man bei $p_0 = 1$ für $\varkappa$ den Wert 1. Bei Quecksilber ist $\varkappa$ experimentell bei $p_0 = 1$ Atm. zu 0,000003 bestimmt worden und β zu 0,00018, woraus sich der Spannungskoeffizient für Quecksilber zu 60 Atm. ergibt, d. h. um Quecksilber bei der Erwärmung von 0° auf 1° auf konstantem Volumen zu erhalten, bedarf es der Druckzunahme von 60 Atm.

Durch die beiden Hauptsätze der Thermodynamik werden weitere Beziehungen zwischen der Wärmeausdehnung und anderen physikalischen Größen bedingt. Bezeichnet man das Volumen des Grammoleküls (Molekulargewicht mit g versehen) oder Grammatoms (für einatomige Körper) mit v, die Molekularwärme (spezifische Wärme für das Grammolekül) oder die Atomwärme bei konstantem Druck mit c_p und bei konstantem Volumen mit c_v so ist:

$$c_p - c_v = -T \left(\frac{\partial p}{\partial v}\right)_T \cdot \left(\frac{\partial v}{\partial T}\right)_p^2$$

und

$$\left(\frac{\partial c_p}{\partial p}\right)_T = -T\left(\frac{\partial^2 v}{\partial T^2}\right)_p$$

Die letzte Gleichung bringt die Aenderung des Ausdehnungskoeffizienten in Zusammenhang mit der Abhängigkeit der spezifischen Wärme vom Druck.

Ein noch engerer Zusammenhang des Ausdehnungskoeffizienten mit der spezifischen Wärme ist neuerdings von Grüneisen bei einatomigen festen Körpern aufgedeckt worden. Derselbe fand die Beziehung

$$\frac{\partial v}{\partial T} = a\, c_p,$$

wobei a eine nur vom Druck abhängige Größe ist. Diese Beziehung läßt sich auch theroretisch aus dem Nernstschen Wärmetheorem herleiten unter der Voraussetzung, daß c_p sich als eine Funktion von ΠT^{ε} darstellen läßt, wo Π nur vom Druck abhängig, ε für die betreffende Substanz absolut konstant ist.

3. Meßmethoden. 3a) **Meßmethoden bei festen Körpern.** Dieselben beruhen entweder auf Längenmessung oder auf Volummessung.

Als die direkteste Methode kann die Längenmessung mit dem Komparator bezeichnet werden, der die genaue Vergleichung von verschiedenen Längen gestattet (vgl. den Artikel „Längenmessung"). Will man die absolute Ausdehnung ermitteln, also nicht nur die Ausdehnung relativ zu einem miterwärmten Körper, so wird bei Benutzung eines Transversalkomparators in folgender Weise verfahren: Ein Maßstab wird auf dem einen Tisch des Komparators befestigt, der zu untersuchende Körper auf den anderen Tisch so gelegt, daß die Richtung, in der die Wärmeausdehnung bestimmt werden soll, parallel der Längsrichtung des Maßstabes ist. Der Maßstab wird auf konstanter Temperatur gehalten, z. B. auf Zimmertemperatur oder auf 0° C, der zu untersuchende Körper wird nacheinander auf die verschiedenen Temperaturen gebracht, zwischen denen die Wärmeausdehnung gemessen werden soll. Bei jeder Temperatur wird die Länge zwischen zwei am Versuchskörper angebrachten Strichmarken mit einem möglichst gleich großen Teil des mit einer Teilung (z. B. in mm) versehenen Maßstabes mit Hilfe der Mikroskope des Komparators verglichen, deren Okularmikrometer eine Interpolation zwischen den Teilstrichen des Maßstabes gestatten. Die verschiedenen Temperaturen des Maßstabes werden dadurch erzielt, daß derselbe in geeignete Bäder konstanter Temperatur (vgl. den Artikel „Thermometrie") gebracht wird, deren Temperatur man mißt. Wird ein Flüssigkeitsbad verwendet, so kann man den Versuchskörper, falls er mit der Badflüssigkeit nicht in Berührung kommen soll, zunächst mit einem Luftmantel umgeben, dessen Hülle natürlich ebenso wie die Badflüssigkeit durchsichtig sein muß. Bei hohen Genauigkeitsansprüchen muß auch der Vergleichsmaßstab in ein Bad konstanter Temperatur gelegt werden oder er muß aus einem Material von sehr geringer Wärmeausdehnung (Invar-Nickelstahl, Quarzglas) bestehen. Ist t_0 die Temperatur des Maßstabes, und sind $t_0, t_1, t_2, t_3 \ldots t_n$ die verschiedenen Temperaturen des Versuchskörpers und $L_0, L_1, L_2, L_3 \ldots L_n$ seine bei diesen Temperaturen gefundenen Längen, so erhält man für die mittleren Ausdehnungskoeffizienten zwischen je zwei Bobachtungstemperaturen die Werte:

$$\beta_{0,1} = \frac{L_1 - L_0}{t_1 - t_0} \cdot \frac{1}{L_0};\quad \beta_{0,2} = \frac{L_2 - L_0}{t_2 - t_0} \cdot \frac{1}{L_0} \quad \text{usw.}$$

$$\beta_{1,2} = \frac{L_2 - L_1}{t_2 - t_1} \cdot \frac{1}{L_0};\quad \beta_{1,3} = \frac{L_3 - L_1}{t_3 - t_1} \cdot \frac{1}{L_0} \quad \text{usw.}$$

$$\text{usw.} \qquad \text{usw.}$$

Will man die Länge des Versuchskörpers als Funktion der Temperatur darstellen, um seine Länge an Zwischentemperaturen mit möglichster Genauigkeit bestimmen zu können, so kann man entweder ein graphisches Verfahren benutzen, indem man die gefun-

denen Längen L_0, L_1 usw. oder $L_1 - L_0$, $L_2 - L_0$ usw. als Ordinaten über den als Abszissen verwendeten Temperaturen t_0, t_1 oder t_1, t_2 usw. aufträgt und die so erhaltenen Punkte durch eine Kurve verbindet, oder man kann rechnerisch eine geeignete Funktion bestimmen, z. B. indem man

$$L = L_0(1 + a_1 t + a_2 t^2 + a_3 t^3 + \ldots a_n t^n)$$

ansetzt und die Konstanten $a_1, a_2, a_3 \ldots a_n$ aus den Gleichungen

$$\begin{aligned} L_1 &= L_0(1 + a_1 t_1 + \ldots) \\ L_2 &= L_0(1 + a_1 t_2 + \ldots) \\ &\vdots \\ L_n &= L_0(1 + a_1 t_n + \ldots) \end{aligned}$$

berechnet. Ist die Zahl n der Beobachtungen eine große, so kann man die oben für L angesetzte Funktion schon bei einer niedrigeren Potenz als n abbrechen und die überschüssigen Beobachtungen benutzen, um die unvermeidlichen Beobachtungsfehler nach der Methode der kleinsten Quadrate auszugleichen. Sehr viele Glieder in dem Ausdruck für L anzusetzen hat nur dann einen Sinn, wenn die Wärmeausdehnung sehr unregelmäßig verläuft. Läßt sich in anderen Fällen mit einer mäßigen Anzahl von Gliedern nicht auskommen, so wird man versuchen müssen, andere Funktionsarten, z. B. Exponentialfunktionen zur Darstellung der Beobachtungen anzuwenden. Aus der oben angesetzten Funktion erhält man für den wahren Ausdehnungskoeffizienten bei der Temperatur t den Wert:

$$\frac{1}{L_0} \cdot \frac{\partial L}{\partial t} = a_1 + 2a_2 t + 3a_3 t^2 + \ldots n a_n t^{n-1}.$$

Eine einfache Form der Komparatormethode wurde von Holborn und Day u. a. bei Bestimmung der Wärmeausdehnung von Metallen in hohen Temperaturen benutzt. Die zu untersuchenden Stäbe befanden sich dabei in einem elektrisch geheizten Röhrenofen (vgl. den Artikel „Thermometrie" unter 9), der an den Stellen, wo die Stabenden lagen, seitliche Oeffnungen besaß. Auf den flachgefeilten Stabenden waren seitlich einige Striche angebracht (bei einigen Materialien, z. B. bei Eisen, auf in den Stab eingefügten Platinplättchen). Parallel zur Stabachse war außerhalb des Ofens eine Nickelstahlschiene angeordnet, die gegenüber den Stabenden zwei Mikroskope trug, mit dem die Striche auf den Stabenden beobachtet wurden. Ihre Verschiebung beim Erhitzen des Stabes wurde mit dem Okularmikrometer gemessen und so die Wärmeausdehnung bestimmt.

Kennt man die Wärmeausdehnung des zum Vergleich benutzten Maßstabes, handelt es sich also nur um die Bestimmung der relativen Ausdehnung des Versuchskörpers gegenüber einem anderen, so kann man den Maßstab zusammen mit dem zu untersuchenden Stab in das Temperaturbad bringen und die relative Längenänderung messen.

Ein hierzu geeigneter Apparat, wie er von Henning für Beobachtungen in tiefen Temperaturen bis —190° C verwendet wurde, ist in Figur 1 abgebildet: In einem Glasrohr von bekannter Wärmeausdehnung ist unten eine Spitze angeschmolzen, auf welche der Versuchsstab aufgesetzt wird. Auf dem ebenen Ende des Versuchsstabes ruht wieder ein zugespitzter Glasstab aus demselben Material, aus dem das äußere Glasrohr besteht. Dieser Glasstab und das Glasrohr sind am oberen Ende bis zur Mittelachse abgeschliffen und mit je einer Strichteilung versehen; der Abstand zweier Striche der beiden Teilungen wird bei verschiedenen Temperaturen des Versuchsstabes mit dem Okularmikrometer bestimmt, dessen Eichung mit Hilfe der Teilung auf dem Glasrohr erfolgen kann, sofern die Größe des Teilungsintervalls bekannt ist. Die verschiedenen Versuchstemperaturen werden erzielt, indem das Glasrohr in geeignete Bäder konstanter Temperatur bis nahe zum oberen Ende eingetaucht wird. Untersucht man zunächst einen Stab von bekannter Wärmeausdehnung und berechnet danach die Ausdehnung des äußeren Glasrohrs, so wird man bei der Benutzung der so erhaltenen Daten von der Voraussetzung frei, daß der oben aufgesetzte Glasstab dieselbe Ausdehnung wie das Glasrohr besitzt.

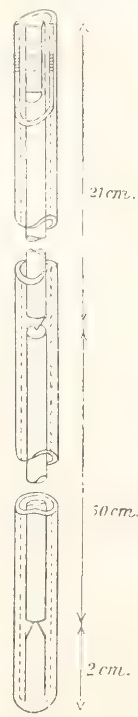


Fig. 1.

Man kann bei der vorstehenden Meßanordnung statt des gewöhnlichen Glases auch Quarzglas verwenden, dessen an und für sich geringe Ausdehnung bekannt ist. Der Apparat wird dadurch auch für Messungen bis zu sehr hohen Temperaturen brauchbar, für welche Zwecke er von Holborn und Henning in Vorschlag gebracht wurde.

Eine gänzlich andere Methode der Längenmessung, bei der die Wellenlänge von monochromatischem Licht als Längeneinheit benutzt wird, kommt in dem Fizeauschen Apparat zur Anwendung, dessen Wirkungsweise und geeignetste Ausführungsform im Artikel „Längenmessung" beschrieben ist.

Die Fizeausche Methode ermöglicht, obwohl bei ihrer Anwendung die Versuchskörper nur etwa 1 cm lang gewählt werden, eine Genauigkeit, die der der besten Komparatormessungen gleich kommt. Erwähnt werden mag hier noch, daß beim Arbeiten mit evakuiertem Apparat, wie es bei Beobachtungen bei weit voneinander entfernten Temperaturen erforderlich ist, sich nach Scheel folgendes Verfahren empfiehlt: der Apparat wird, um einen schnellen Wärmeausgleich herzustellen, zunächst mit Wasserstoffgas gefüllt und erst evakuiert, nachdem das miteingebaute Platinthermometer keinen Temperaturgang mehr aufweist.

Eine dritte Methode der Längenmessung, die zur Messung der Wärmeausdehnung bisweilen Verwendung findet, ist die Fühlhebelmethode. Bei derselben wird das eine Ende des Versuchsstabes fest gelagert; das andere Ende drückt gegen einen kleinen Hebel, an dem ein Spiegel befestigt ist, dessen durch die Wärmeausdehnung des Stabes hervorgerufene Drehung mit Hilfe von Fernrohr und Skala bestimmt wird. Aus der Länge des Hebels und dem Drehungswinkel ist die Wärmeausdehnung des Versuchsstabes berechenbar.

Eine große Genauigkeit ermöglichende Abänderung dieser Methode, bei der die Ausdehnung des Versuchskörpers relativ zu Quarzglas mit Hilfe von Reflexionsprismen mit Fernrohr und Skale gemessen wird, ist von Leman und Werner angegeben worden. Bezüglich der Einzelheiten wird auf die Originalarbeit (Ztschr. f. Instrumentenkunde, **33**, 65—75, 1913) verwiesen.

Die Bestimmung der Volumausdehnung fester Körper durch Wägung findet besonders dann Anwendung, wenn die Ausdehnung eines Gefäßes bestimmt werden soll. Dasselbe wird mit einer feinen Ausflußöffnung versehen und bei einer bestimmten Temperatur t_1 mit Quecksilber oder Wasser gefüllt. Die Masse M der Füllung wird durch Wägung des Gefäßes vor und nach der Füllung bestimmt. Sodann wird das Gefäß gleichmäßig erwärmt und die Flüssigkeitsmenge ΔM, die bis zu einer bestimmten Temperatur t_2 ausgeflossen ist, gewogen. Sind ε_1 und ε_2 die als bekannt angesehenen Dichten der benutzten Flüssigkeit bei den Temperaturen t_1 und t_2 und V_0 das Innenvolumen des Gefäßes bei 0° C, so ist dann der mittlere Ausdehnungskoeffizient $3\beta_{1,2}$ des Hohlkörpers zwischen t_1 und t_2 gegeben durch die Beziehung

$$\frac{M-\Delta M}{\varepsilon_2} - \frac{M}{\varepsilon_1} = 3\beta_{1,2} V_0 (t_2 - t_1),$$

da $\frac{M}{\varepsilon_1}$ und $\frac{M-\Delta M}{\varepsilon_2}$ die Volumina des Hohlkörpers bei den Temperaturen t_1 und t_2 sind.

In der Regel erhält man 3β genau genug, wenn man $V_0 = \frac{M}{\varepsilon_1}$ setzt, da der Unterschied zwischen V_0 und $\frac{M}{\varepsilon_1}$ meist prozentual geringer ist, als die erforderliche Genauigkeit von 3β. Eventuell ist V_0 aus der Masse M_0 der Füllung bei 0° C und der Dichte ε_0 derselben bei 0° C nach der Formel $V_0 = \frac{M_0}{\varepsilon_0}$ zu berechnen.

Um die Volumenausdehnung eines Vollkörpers durch Wägung zu ermitteln, kann man die hydrostatische Wägung benutzen. Hat der Gewichtsverlust, den der Versuchskörper von dem Volumen V_0 bei 0° C beim Wägen in einer Flüssigkeit erleidet, bei der Temperatur t_1 den Wert ΔM_1 und bei der Temperatur t_2 den Wert ΔM_2, und sind ε_1 und ε_2 wieder die Dichten der Flüssigkeit bei den beiden Temperaturen, so ist

$$\frac{\Delta M_2}{\varepsilon_2} - \frac{\Delta M_1}{\varepsilon_1} = 3\beta_{1,2} V_0 (t_2 - t_1),$$

wobei eventuell $V_0 = \frac{\Delta M_1}{\varepsilon_1}$ gesetzt werden kann oder z. B. aus dem Gewichtsverlust ΔM_0 bei 0° C und der Dichte ε_0 der Flüssigkeit bei 0° C nach der Formel $V_0 = \frac{\Delta M_0}{\varepsilon_0}$ zu ermitteln ist.

Zur Bestimmung der Ausdehnung von anisotropen Körpern, insbesondere von Kristallen, die nicht dem regulären System angehören, kommt vor allem die Fizeausche Methode zur Verwendung.

3b) Meßmethoden bei Flüssigkeiten. Zur absoluten Messung der Ausdehnung von Flüssigkeiten dient die Methode der kommunizierenden Röhren, die darauf beruht, daß die Längen zweier verschieden temperierter, miteinander kommunizierender Flüssigkeitssäulen sich zueinander wie die Dichten der Flüssigkeiten bei den beiden Temperaturen verhalten, da die beiderseitigen Drucke im Verbindungsrohr gleich groß sein müssen. Bei der praktischen Anwendung dieses Prinzips, das z. B. von Regnault bei seiner Bestimmung der Quecksilberausdehnung benutzt wurde, empfiehlt es sich, die Längen der zu vergleichenden Flüssigkeitssäulen nahezu gleich zu machen, indem man sie am oberen Ende kommunizieren läßt, und dafür die an den unteren, nicht kommunizierenden Enden auftretende Druckdifferenz durch ein Differentialmanometer zu messen, dessen beide Schenkel auf möglichst gleicher Temperatur gehalten werden. Ein von Thiesen, Scheel und Diesselhorst benutzter Apparat ist in

Figur 2 links im Querschnitt, rechts in Ansicht dargestellt. Er besteht aus zwei einander gleichen 3 m hohen Bädern konstanter Temperatur, denen durch seitliche Ansätze,

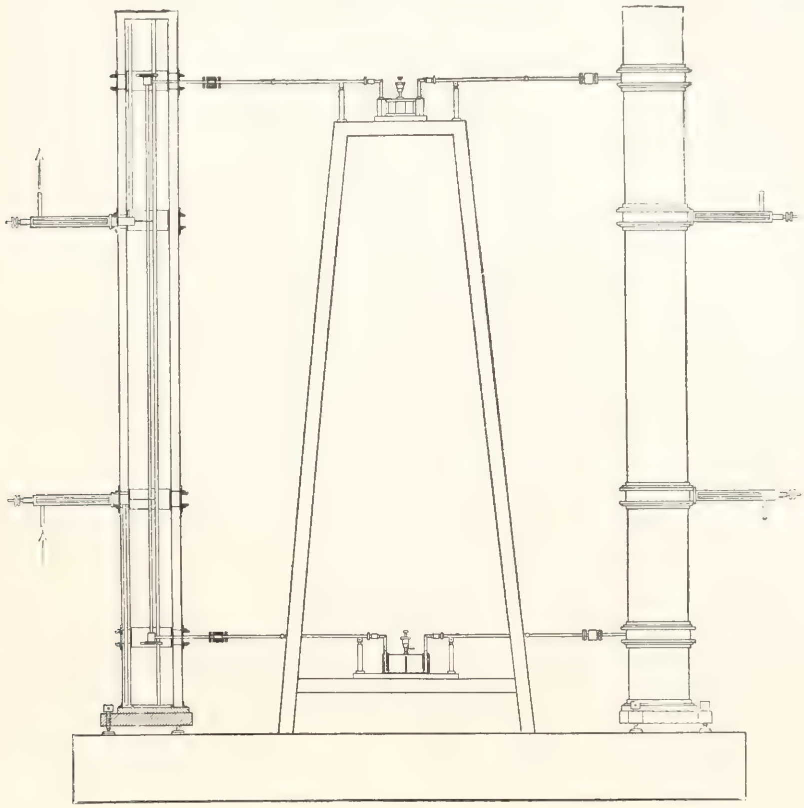


Fig. 2.

durch die auch Quecksilberthermometer eingeführt werden, gleichmäßig temperiertes Wasser oder der Dampf einer siedenden Flüssigkeit zugeführt wird. In den Bädern befinden sich 2 m lange vertikale Röhren, die oben durch horizontale, zu einem in der Mitte befindlichen Verbindungskästchen führende Rohre verbunden sind und unten in horizontale Rohre münden; diese führen zu einem in der Mitte befindlichen Thiesenschen Differentialmanometer (vgl. den Artikel „Manometer").

Eine zweite Methode, um die Ausdehnung von Flüssigkeiten zu bestimmen, ist die sogenannte dilatometrische Methode. Die bei derselben benutzten Dilatometer sind thermometerrähnliche, meist aus Glas hergestellte Gefäße. Die Volumänderung der Flüssigkeit wird entweder in einer an das Dilatometergefäß angesetzten Kapillare verfolgt oder dadurch bestimmt, daß das Gefäß mit einer kapillaren Oeffnung versehen und völlig gefüllt und die Masse $\varDelta M$ der beim Erwärmen austretenden Flüssigkeit durch Wägung ermittelt wird. In beiden Fällen muß die Wärmeausdehnung des Gefäßes berücksichtigt werden. Die Gleichung, aus welcher das Verhältnis der Dichten ε_2 und ε_1 bei den Temperaturen t_2 und t_1 ermittelt werden kann, ist dieselbe, welche in 3a zur Berechnung der Gefäßausdehnung aus der als bekannt vorausgesetzten Dichtigkeitsänderung der Flüssigkeit benutzt wurde:

$$\frac{M - \varDelta M}{\varepsilon_2} - \frac{M}{\varepsilon_1} = 3\beta_{1,2}\, V_0\, (t_2 - t_1).$$

In dem Fall des Gefäßes mit langer Kapillare ist dabei unter $\varDelta M$ die der Standänderung in der Kapillare entsprechende Flüssigkeitsmasse zu verstehen.

Setzt man in der vorstehenden Gleichung das Flüssigkeitsvolumen $\frac{M}{\varepsilon_2}$ bei t_2 gleich V_2 und nimmt $t_1 = 0^0$ C an, so wird das Flüssigkeitsvolumen $\frac{M}{\varepsilon_1}$ bei t_1 gleich dem Gefäßvolumen V_0 bei 0^0 C und man erhält

$$V_2 - V_0 = \varDelta V + 3\, \beta_{0,2}\, V_0\, t_2,$$

wobei $\varDelta V = \frac{\varDelta M}{\varepsilon_2}$ die Volumenveränderung der Flüssigkeit relativ zum Gefäß ist.

Bezeichnet man mit $3\beta'_{0,2}$ den mittleren Ausdehnungskoeffizienten der Flüssigkeit, so wird

$$3\beta'_{0,2} = 3\beta_{0,2} + \frac{\varDelta V}{V_0} \frac{1}{t_2},$$

da $V_2 - V_0 = V_0\, 3\beta'_{0,2}\, t_2$ ist.

Auch die hydrostatische Wägung, aus der die am Schluß von 3a angeführte Gleichung folgt, ist, wie aus dieser Gleichung folgt, zur Bestimmung der Dichtigkeitsänderung von Flüssigkeiten anwendbar.

Sowohl die dilatometrische Methode wie die hydrostatische Wägung ist sogar geeigneter zur Bestimmung der Ausdehnung von Flüssigkeiten als zur Bestimmung der Ausdehnung von festen Körpern, da die letztere in der Regel bedeutend kleiner ist als die der Flüssigkeiten und bei den Dichtebestimmungen an Flüssigkeiten daher nur als Korrektionsgröße auftritt, während umgekehrt bei den entsprechenden Ausdehnungsbestimmungen an festen Körpern die Dichten der Flüssigkeiten sehr genau bekannt sein und die Temperaturen sehr genau bestimmt werden müssen, damit man genaue Werte für die Ausdehnung der festen Körper erhält.

Will man bei der dilatometrischen Methode von der Unsicherheit befreit sein, die darin liegt, daß die Ausdehnung des Gefäßmaterials nur an anderen Stücken bestimmt ist, so kann man nach dem Vorgange von Chappuis ein langes Gefäß anwenden, dessen Längenausdehnung direkt nach der Komparatormethode bestimmt wird.

Im vorhergehenden wurde angenommen, daß die Dilatometer offen sind, so daß auf das Gefäß stets nahezu derselbe Druck wirkt. Man kann nach der dilatometrischen Methode aber auch die Ausdehnung von Flüssigkeiten bei höheren Drucken bestimmen, wenn man die Dilatometer oben schließt und den Raum oberhalb des kapillaren Fadens mit einem indifferenten Gas von hohem Druck füllt. Jedoch muß dann die elastische Dehnung des Gefäßes unter dem Einfluß des bei der Ausdehnung der Flüssigkeit steigenden Druckes ermittelt werden. Hoffmann und Meißner konnten, indem sie dies taten, die Ausdehnung des Quecksilbers bis 550° C bestimmen, während dasselbe bei gewöhnlichem Atmosphärendruck schon bei etwa 357° C siedet.

3c) Meßmethoden bei Gasen. Will man die Wärmeausdehnung der Gase bei Atmosphärendruck oder Drucken ähnlicher Größenordnung bestimmen, so ist dazu das Gasthermometer konstanten Druckes sehr geeignet, bei dem direkt die Volumausdehnung des Gases gemessen wird. Die Temperatur des Bades, in welches das Gasthermometergefäß eingetaucht wird, muß dabei natürlich mit einem anderen Thermometer, dessen Anzeige in der thermodynamischen Skale bekannt ist, bestimmt werden. Ohne weiteres meßbar ist durch Beobachtung an den Fundamentalpunkten der mittlere Ausdehnungskoeffizient zwischen 0 und 100°. Mit dem Gasthermometer konstanten Volumens (vgl. den Artikel „Thermometrie") erhält man nicht den Ausdehnungskoeffizienten, sondern den Spannungskoeffizienten, der nach früherem nur bei einem völlig idealen Gas mit ersterem übereinstimmt. Man kann aber, wie es z. B. Chappuis tat, das Gasthermometer konstanten Volumens in ein Gasthermometer konstanten Druckes umwandeln, indem man an die Kapillare, welche Gasthermometergefäß und Manometer verbindet, seitlich ein Rohr ansetzt, das zu einem Glasgefäß von bekanntem Volumen führt. Dies Hilfsgefäß, das auf konstanter Temperatur, z. B. Zimmertemperatur, gehalten wird, kommuniziert andererseits so mit einem Quecksilberreservoir, daß es durch Heben des letzteren mit Quecksilber gefüllt werden kann. Durch geeignete Größe des Hilfsgefäßes kann man es erreichen, daß der Manometerdruck bei der Temperatur 0° des Gasthermometergefäßes und bei mit Quecksilber gefülltem Hilfsgefäß ebenso groß ist wie bei 100° und geleertem Hilfsgefäß. Aus dem Volumen des Hilfsgefäßes und dem des Thermometergefäßes ist die Wärmeausdehnung des Gases berechenbar, wobei natürlich noch Korrektionen für die Volumina der Verbindungskapillaren und die Volumänderungen der Gefäße anzubringen sind und die Temperatur des Hilfsvolumens zu berücksichtigen ist.

Um die Wärmeausdehnung der Gase bei höheren Drucken zu bestimmen, kann man folgendes Verfahren anwenden: Ein in einem Bad konstanter Temperatur befindliches Gefäß von bekanntem Volumen wird mit dem zu untersuchenden Gas bis zur Erreichung des gewünschten Druckes vollgepreßt. Darauf wird durch allmähliches Ablassen von Gasmengen, deren Volumina bei bestimmter Temperatur und bestimmtem Druck (z. B. bei 0° C und 760 mm Quecksilberdruck) gemessen werden, die Menge des Gases, das sich jedesmal im Druckgefäß befand, festgestellt. Macht man derartige Messungen bei einer Reihe verschiedener Temperaturen des Druckgefäßes und bei konstantem Druck, so kann man aus den Unterschieden der bei den verschiedenen Temperaturen im Druckgefäß befindlichen Gasmengen die Wärmeausdehnung ohne weiteres berechnen. Indirekt erhält man dieselbe auch dann, wenn man bei konstant gehaltener Temperatur die Gasmenge im

Druckgefäß bei verschiedenen Drucken ermittelt und derartige Beobachtungsreihen bei verschiedenen Temperaturen des Druckgefäßes ausführt.

Durch solche Beobachtungsreihen erhält man überhaupt alle Daten, die nötig sind, um die Zustandsgleichung des Gases für das Gebiet des gasförmigen Zustandes aufzustellen, d. h. die allgemeine Beziehung zwischen Volumen, Druck und Temperatur.

Über eine dem Vorstehenden entsprechende, zu sehr genauen Messungen geeignete Apparatur, die von Holborn und H. Schulze zur Bestimmung der Zustandsgleichung von Argon verwendet wurde, vgl. Ztschr. für Instrumentenkunde **31**, 116, 1910 und **32**, 123, 1911.

4. Messungsergebnisse. Die Wärmeausdehnung der meisten festen Körper, insbesondere die der Metalle, läßt sich oberhalb 0° C in genügender Annäherung durch eine quadratische Formel

$$L_t = L_0 (1 + at + bt^2)$$

darstellen. Der Wert von a liegt bei den Metallen zwischen + 0,000006 (Iridium) und + 0,00003 (Zink, Blei, Cadmium), der Wert von b zwischen + 0,000000001 (Platin) und + 0,00000003 (Zinn); der wahre Ausdehnungskoeffizient a + 2 bt ist bei allen Temperaturen bis hinauf zum Schmelzpunkt von der Größenordnung von a. Der Ausdehnungskoeffizient von Glas ist annähernd so groß wie der von Platin (0,000009); die Jenaer Gläser 16^{III} und 59^{III} besitzen geringere Wärmeausdehnung als die gewöhnlichen Gläser. Der Längenausdehnungskoeffizient des Quarzglases (geschmolzener Bergkristall) ist zwischen 0 und 1000° C annähernd konstant und hat den sehr kleinen Wert 0,0000005. Die als Invar bezeichnete Eisen-Nickellegierung mit 36,1% Nickelgehalt hat zwischen 0 und 38° C eine fast eben so kleine Ausdehnung wie Quarzglas; die Werte von a und b sind in diesem Gebiet + 0,00000088 und + 0,0000000013. Auch unterhalb 0° bis — 190° C reicht bei den festen Körpern im allgemeinen eine quadratische Formel zur Darstellung der Wärmeausdehnung aus. Die Koeffizienten a und b haben in diesem Gebiet dieselbe Größenordnung wie oberhalb 0° C. Bei Quarzglas verläuft die Ausdehnung unterhalb 0° unregelmäßig, so daß eine Formel dritten Grades notwendig ist; das Quarzglas besitzt bei etwa — 80° ein Dichtigkeitsmaximum. In noch tieferen Temperaturen als —190° C ist zur Darstellung der Wärmeausdehnung auch bei den Metallen die quadratische Formel nicht mehr brauchbar. Der Ausdehnungskoeffizient beginnt dort — nach dem Grüneisenschen Satze in analoger Weise wie die spezifische Wärme — rasch abzunehmen. Beim absoluten Nullpunkt ist die Ausdehnung unserer heutigen Erkenntnis nach Null und in der Nähe desselben ist der Ausdehnungskoeffizient bei einatomigen festen Körpern und wohl auch bei anderen festen Körpern etwa proportional der dritten Potenz der absoluten Temperatur.

Bei flüssigen Körpern reicht eine quadratische Formel zur Darstellung der Volumausdehnung meistens nicht aus. Die Ausdehnung von Quecksilber läßt sich nach Beobachtungen von Regnault und Berechnungen von Broch zwischen + 24 und + 300° C durch die Formel

$$V_t = V_0(1 + 0{,}000181792\, t + 0{,}000000000175\, t^2 + 0{,}000000000035116\, t^3)$$

darstellen. Für Wasser gelten, wenn mit ε die Dichte desselben (Masse: Volumen) bezeichnet wird, nach Versuchen von Thiesen, Scheel, Diesselhorst und nach Versuchen von Thiesen folgende Formeln:

$$1 - \varepsilon = \frac{(t - 3{,}98)^2}{503570} \cdot \frac{t + 283}{t + 67{,}26} \quad \text{zwischen 0 und 40° C}$$

$$1 - \varepsilon = \frac{(t - 3{,}982)^2}{466700} \cdot \frac{t + 273}{t + 67} \cdot \frac{350 - t}{365 - t} \quad \text{zwischen 17 und 100° C.}$$

Wasser hat also bei 3,98° die größte Dichte, nämlich die Dichte $\varepsilon = 1$.

Der Volumausdehnungskoeffizient von Gasen ist nach früherem in erster Annäherung gleich $\frac{1}{273}$. Der mittlere Spannungskoeffizient zwischen 0 und 100° C ist bei Helium, das dem „idealen Gas" am nächsten kommt, bei einem Anfangsdruck von etwa 700 mm Quecksilber bei 0° C nach Travers und Jaquerod und nach Kamerling Onnes gleich 0,0036626. Bei Wasserstoff ist der mittlere Ausdehnungskoeffizient zwischen 0 und 100° C nach Chappuis bei einem Druck von 1000 mm Quecksilber gleich 0,00366004 und nimmt bei Zunahme des Druckes um 1 Atm. um 0,000 00186 ab. Der mittlere Spannungskoeffizient zwischen 0 und 100° C hat nach Chappuis für Wasserstoff bei 1000 mm Anfangsdruck den Wert 0,00366256 und ist nahezu unabhängig vom Druck. Bei Stickstoff ist der mittlere Ausdehnungs-

koeffizient zwischen 0 und 100° C nach Chappuis bei 1000 mm Druck gleich 0,0036731 und der mittlere Spannungskoeffizient bei 1000 mm Anfangsdruck gleich 0,0036744. Zwischen 0 und 1000° C haben nach Jaquerod und Perrot Stickstoff, Luft, Sauerstoff und Kohlenoxyd nahezu den gleichen mittleren Spannungskoeffizienten von der Größe 0,003665 bei 230 mm Anfangsdruck; bei Kohlensäure hat der entsprechende Spannungskoeffizient den Wert 0,003675.

Wie es sich mit der Ausdehnung der zur Vermeidung der Kondensation hinreichend verdünnten Gase in der unmittelbaren Nähe des absoluten Nullpunktes verhält, ist noch ungewiß. Es erscheint nicht als ausgeschlossen, daß der Druck der auf konstantem Volumen gehaltenen Gase in einem gewissen Bereich oberhalb des absoluten Nullpunktes von der Temperatur unabhängig ist, daß also die Gasmoleküle beim absoluten Nullpunkt noch eine gewisse Bewegungsenergie, die „Anfangsenergie" besitzen.

5. Anwendungen. Die Wärmeausdehnung der Substanzen findet in ausgedehntem Maß bei der Temperaturmessung Anwendung: Die Hauptgrundlage der Thermometrie, das Gasthermometer, beruht auf der Wärmeausdehnung der Gase; bei den verbreitetsten Thermometern, den Flüssigkeitsthermometern kommt die Ausdehnung von Quecksilber, Alkohol usw. zur Verwendung; bei den Metallthermometern wird die Verschiedenheit der Wärmeausdehnung der verschiedenen Metalle benutzt. Näheres über die Anwendung der Wärmeausdehnung in der Thermometrie siehe im Artikel „Thermometrie".

Hier mögen noch einige weitere Anwendungsfälle Erwähnung finden:

Bei den heute nur noch wenig gebrauchten Rostpendeln (Fig. 3) ist die Pendelscheibe an einem rostförmigen System von Stäben aus verschiedenem Material aufgehängt, die so verbunden sind, daß die Pendelscheibe M bei Temperaturzunahme durch die stärkere Ausdehnung der beiden Stäbe GH und JK ebensoviel gehoben wird, wie sie durch die Ausdehnung der Stäbe CD und EF, des mittleren, das untere Querstück lose durchsetzenden Stabes und des obersten Stückes AB gesenkt wird. Statt des Rostpendels hat Riefler ein Kompensationspendel verwendet, bei dem die Pendelscheibe durch ein zum Teil mit Quecksilber gefülltes Rohr von großem inneren Durchmesser ersetzt ist. Dehnt sich der Pendelstab bei Temperaturerhöhung aus, so sinkt zwar das Quecksilberrohr; aber dadurch, daß das Quecksilber im Rohr sich nach oben ausdehnt, wird es erreicht, daß das Verhältnis aus Trägheitsmoment und Schwerpunktsabstand in bezug auf den Pendeldrehpunkt konstant und deshalb die Schwingungsdauer unverändert bleibt. Auch dieses Pendel, bei dem die richtige Wirksamkeit der Kompensation von der Temperaturverteilung längs der Pendelachse abhängig ist, kommt nur noch wenig zur Verwendung, seitdem Riefler Pendel mit Stäben aus Nickelstahl konstruiert hat. Bei diesem ist die Wärmeausdehnung schon an und für sich sehr gering



Fig. 3.

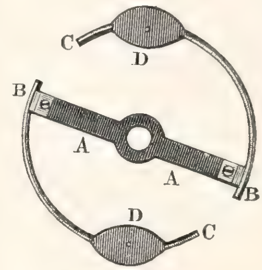


Fig. 4.

(vgl. die Werte von a und b für Invar unter 4); um die noch vorhandene Ausdehnung zu kompensieren, dienen zwei von unten auf den Pendelstab geschobene, von einer Schraubenmutter getragene Röhrchen aus Aluminium und Nickelstahl, auf deren oberem Ende die Mitte der Pendelscheibe ruht. Das Verhältnis der Längen von Aluminium und Nickelstahlrohr wird dem jeweiligen Ausdehnungskoeffizienten des Nickelstahlstabes, der von Stück zu Stück etwas schwankt, entsprechend gewählt.

Die Unruhen von Taschenuhren und Chronographen sind kleine Schwungräder, die mit Spiralfedern verbunden sind und Drehungsschwingungen ausführen. Gibt man der Unruhe die in Figur 4 dargestellte Form, und lötet man die beiden Teile C D B der ganzen Länge nach aus zwei verschiedenen Metallen zusammen, wie die Metallthermometerstreifen, so ändert sich die Krümmung der Teile C D B bei einer Temperaturänderung; dadurch läßt es sich erreichen, daß die Schwingungsdauer der Unruhe bei verschiedenen Temperaturen trotz der verschiedenen Länge der Speichen A und trotz der veränderten Elastizität der Spiralfeder annähernd dieselbe bleibt.

Die Anzeige der Aneroidbarometer wird von der Temperatur beeinflußt, da die elastischen Eigenschaften des Deckels der evakuierten Dose und der den Luftdruck auf-

nehmenden Feder von der Temperatur abhängen. Bei den kompensierten Aneroidbarometern wird der Temperatureinfluß dadurch vermindert, daß in das Hebelwerk, das die Bewegung der Dosendeckelmitte auf den Zeiger überträgt, ein Hebel von geeigneter Länge eingeschaltet wird, der aus zwei verschiedenen Metallen zusammengelötet ist und bei Temperaturveränderungen durch seine Krümmung die an und für sich eintretende Zeigerbewegung aufhebt.

Der Unterschied in der Wärmeausdehnung verschiedener Glassorten wird benutzt, um ein leichtes Lösen der eingeschliffenen Glasstopfen von Flaschen und der Küken von Hähnen zu ermöglichen: wird der Stopfen oder das Küken aus einer Glassorte hergestellt, die sich weniger ausdehnt als das äußere Glas (z. B. innen Glas 16 III, außen Thüringer Glas), so läßt sich durch leichtes Anwärmen stets ein leichtes Lösen des festsitzenden Stopfens oder Kükens ermöglichen.

Auch in der Technik findet die Wärmeausdehnung vielfach Anwendung: Um zwei sich umschließende Teile fest miteinander zu verbinden, wird der äußere Teil heiß auf den inneren aufgezogen (z. B. Radreifen). Nieten werden glühend eingezogen, wodurch nicht nur das Bilden des Kopfes erleichtert, sondern auch ein sehr starkes Zusammenpressen der zu verbindenden Teile nach dem Erkalten der Nieten erzielt wird.

Literatur. ***Landolt-Börnstein,*** *Physikalisch-chemische Tabellen, 4. Aufl., 1912. Abschnitt über Wärmeausdehnung. Dort ist auch eine große Zahl von einschlägigen Einzelarbeiten aufgeführt.* — ***M. Planck,*** *Vorlesungen über Thermodynamik, 3. Aufl. Leipzig 1911. (Theoretische Beziehungen).* — *Vgl. ferner Abhandlungen der Physikalisch-Technischen Rechtsanstalt und Travaux et Mémoires du Bureau international.* — *Neueste Arbeiten in „Fortschritte der Physik“, Braunschweig, Jahrg. 1912 und folgende.*

W. Meissner.

Wärmeelektrische Erscheinungen.

1. Einleitung. Die Beziehungen zwischen Wärme und Elektrizität sind sehr mannigfacher Natur. Das Fließen eines elektrischen Stromes ist ja stets von einer Wärmeentwickelung begleitet, die bei Gültigkeit des Ohmschen Gesetzes dem Werte I^2W, dem Produkt aus Quadrat der Stromstärke und dem Widerstand proportional ist. Aber nicht von diesen irreversiblen Wärmeentwickelungen durch den Strom soll hier die Rede sein. Vielmehr sollen hier die eigentlichen „thermoelektrischen“ Erscheinungen behandelt werden, die reversibel sind und von der Stromrichtung abhängen. Das letztere bedingt, daß sie von der ersten, aber nicht von der zweiten Potenz der Stromstärke abhängen. Sie nehmen also mit abnehmender Stromstärke viel langsamer ab als die Joulesche Wärme, so daß wir also diese, wenn wir mit hinreichend schwachen Strömen operieren, stets vernachlässigen können. Außer dem eigentlichen thermoelektrischen Phänomen sollen im Schlußkapitel auch noch die komplizierten und interessanten Erscheinungen besprochen werden, welche bei Superposition eines Magnetfeldes in gewissen Metallen auftreten.

2. Thermoelektrische Kraft. 2a) Thermoelektrische Kraft zwischen zwei Metallen. Hat man einen geschlossenen Kreis aus zwei oder mehreren Metallen bei konstanter Temperatur, so kann darin kein elektrischer Strom kontinuierlich erzeugt werden. Denn da mit dem Fließen eines Stromes in Metallen im Gegensatz zu den Verhältnissen bei den galvanischen Ketten keinerlei chemischer Umsatz verbunden ist, würde jedes Aequivalent für die Stromenergie fehlen, da einem gleichtemperierten Raum nach dem zweiten Hauptsatz der Thermodynamik keine Wärmeenergie unter Arbeitsleistung entzogen werden kann. Dagegen machte bereits Seebeck im Jahre 1821 die Entdeckung, daß ein elektrischer Strom entsteht, wenn in einem aus zwei Metallen gebildeten Schließungskreise die eine Lötstelle erwärmt wird; so fließt z. B. in einem Kreise aus einem Eisen- und Kupferdraht der Thermostrom an der heißen Lötstelle vom Kupfer zum Eisen, wie es die nachstehende Figur 1 anzeigt.

Eine besonders starke Thermokraft gibt die Kombination Wismut-Antimon. Um den Richtungssinn des thermoelektrischen

Stromes anzugeben, hat man eine besondere Bezeichnung eingeführt; man bezeichnet dasjenige Metall als thermoelektrisch positiv,

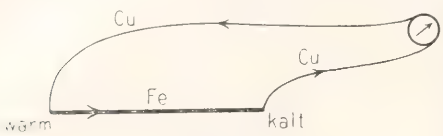


Fig. 1.

zu dem an der heißeren Lötstelle der Strom von dem zweiten Metall fließt; so ist in dem System Kupfer—Eisen das Eisen positiv, in dem System Wismut-Antimon das Antimon positiv. Eine aus zwei solchen Metallen gebildete Kombination nennt man ein Thermoelement.

Die Metalle lassen sich in Rücksicht auf ihr thermoelektrisches Verhalten in einer Reihe anordnen, derart, daß das vorhergehende immer thermoelektrisch positiv gegen das nachfolgende ist. Solche Reihen sind von vorschiedenen Beobachtern aufgestellt, so von Seebeck, Becquerel, Hankel, W. Thomson, Erhard, Bachmetjew u. a. Die folgende Tabelle gibt einige dieser Reihen wieder:

Nach Seebeck	Nach Becquerel	Nach Hankel	Nach W. Thomson
+ Antimon	+ Antimon	+ Antimon	
Eisen	Eisen	Eisen	+ Eisen
Zink	Zink	Silber	Kadmium
Silber	Silber	Zink	Silber
Gold	Gold	Blei	Zink
Zinn	Kupfer	Zinn	Platin 3
Blei	Blei	Kupfer	Kupfer
Quecksilber	Platin	Gold	Platin 2
Kupfer	— Wismut	Platin	Blei
Platin		Quecksilber	Zinn
— Wismut		Wismut	Aluminium
		Natrium	Platin 1
		— Kalium	— Wismut

Die Reihen stimmen nur ungefähr überein, was in der nicht hinreichenden Reinheit der Metalle begründet ist; kleine Verunreinigungen haben sehr großen Einfluß und auch die Art der Bearbeitung. Ferner hängt die Reihenfolge von dem Absolutwert der Temperatur ab.

Schaltet man in einen thermoelektrischen Kreis aus zwei Metallen ein drittes Metall, so bleibt die Thermokraft unverändert, vorausgesetzt, daß die beiden Lötstellen des dritten Metalls sich auf derselben Temperatur befinden; folgende beiden Anordnungen (Fig. 2) haben also dieselbe Thermokraft. Man kann natürlich nicht nur eins, sondern beliebig viele Metalle zwischenschalten, die Thermokraft der ursprünglichen Kombination wird unverändert bleiben, wenn nur die sämtlichen neuen Lötstellen sich auf derselben Temperatur befinden. Daß dies so sein muß, ist wohl ohne weiteres verständlich.

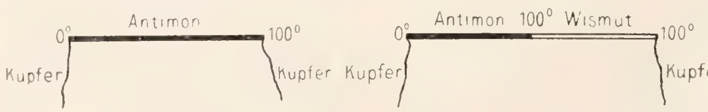


Fig. 2.

Der absolute Wert der thermoelektrischen Kraft pro 1° Temperaturdifferenz ist von der Größenordnung 10^{-5} Volt, pro 100° also etwa $^{1}/_{1000}$ Volt; so hat z. B. für eine Differenz von 1° Fe—Cu den Wert 0,0000109 Volt, Pb—Bi 0,000097, Sb—Pb 0,000030 Volt, Sb—Bi 0,00012 Volt.

Die thermoelektrische Kraft ist keineswegs auf den festen Aggregatzustand der Metalle beschränkt: eines der beiden Metalle oder auch beide können Quecksilber oder ein verdünntes Amalgam oder ein geschmolzenes Metall sein. Es ist bisher noch nicht gelungen, die thermoelektrische Kraft mit anderen Eigenschaften der betreffenden Metalle in Beziehung zu setzen, bzw. sie daraus zu berechnen. Dies mag z. T. auch daher rühren, daß zurzeit nur für eine relativ geringe An-

zahl wirklich chemisch reiner Metalle die Thermokraft gemessen ist; die Unsicherheit der oben zitierten Reihenfolgen ist eben in kleinen Verunreinigungen zu suchen. Bei den Legierungen findet sich, wie wir noch sehen werden, ein auffallendes Parallelgehen der Thermokraft mit der Leitfähigkeit.

2b) Thermoelektrische Kraft von Oxyden und Sulfiden. Die thermoelektrischen Kräfte von Metalloxyden oder -sulfiden gegen Metalle sind erheblich und zwar rund zehnmal größer als die von reinen Metallen gegeneinander; sie sind von der Größenordnung 10^{-4} Volt pro Grad Temperaturdifferenz; die folgende einer Arbeit von J. Weiß und J. Königsberger entnommene Tabelle gibt diese Verhältnisse wieder; dabei dient als Normalsubstanz wieder Kupfer, und ein positives Zeichen deutet an, daß der Strom an der warmen Lötstelle vom Oxyd zum Kupfer fließt:

Material	Formel	Fundort	Thermoelektr. Kraft pro Grad zwischen 20° bis 80°	Abhängigkeit vom Material
Silicium	Si	künstlich, rein	-440.10^{-6} Volt	fast gar keine
Magnetkies ‖ Achse	$6FeS + Fe_2S_3$	Morrho Velho	$-23.$,, ,,	sehr gering
Ilmenit ‖ Achse	$FeTiO_3$	Ural	$-127.$,, ,,	ziemlich stark
Pyrit	FeS_2	Val Giuf	$+129.$,, ,,	gering
Manganit ‖ Achse	Mn.O.OH	Ilefeld	$+190.$,, ,,	?
Graphit	C	Ceylon	$+5,3.$,, ,,	sehr gering
Magnetit	Fe_3O_4	Moriah Mine	$+55.$,, ,,	gering
Molybdänglanz ⊥ Achse	MoS_2	Okanogan County	$+727.$,, ,,	an homogenen Kristallen keine
Eisenglanz	Fe_2O_3	Ouro Preto	$+473.$,, ,,	gering

An dünnen Schichten künstlich hergestellter Verbindungen fand Bädeker folgende Werte:

Cu_2S gegen Cu zwischen 20°—100°: $+7,33.10^{-6}$ Volt/Grad
Cu_2O gegen Pt zwischen 20°—120°: -480.10^{-6} Volt/Grad
CdO gegen Cu zwischen 20°—100°: -30.10^{-6} Volt/Grad

Bädeker fand auch, daß, wie die Leitfähigkeit, so auch die Thermokraft von CuJ sich stark ändert, wenn es aus dem Dampfe oder einer Lösung Jod aufnimmt; die Leitfähigkeit steigt mit zunehmendem Jodgehalt und ein Thermoelement CuJ schwach jodhaltig/CuJ stark jodhaltig/CuJ schwach jodhaltig hat an der warmen Lötstelle seinen negativen Pol, die Thermokraft beträgt $0,42.10^{-4}$ Volt/Grad.

2c) Thermoelektrischen Kraft von Legierungen. In die mannigfaltigen Verhältnisse des thermoelektrischen Verhaltens der Legierungen wurde erst Licht gebracht, als die Konstitution der Legierungen durch Aufnahme von Schmelzkurven und Aufstellung ihrer Diagramme in den letzten Jahrzehnten aufgeklärt wurde. Die thermoelektrischen Untersuchungen zeigten nun, daß sie ebenso wie die Aufnahme der Schmelzkurven und die Messungen der elektrischen Leitfähigkeit zum Studium der Metallegierungen herangezogen werden können; in den Kurven aller drei Größen macht sich vor allem das Auftreten einer chemischen Verbindung zwischen den Komponenten durch ein ausgeprägtes Maximum (Schmelzpunkt und Thermokraft) oder Minimum (Leitfähigkeit) bemerkbar. Diesen Parallelismus gibt die einer Arbeit von Haken entnommene Figur 3 für Tellur-Wismut-Legierungen wieder.

Den typischen Fällen des metallographischen Verhaltens von binären Legierungen entsprechen nun ebenso einfache typische Fälle des thermoelektrischen Verhaltens. Nach Rudolfi können wir hier folgende Fälle unterscheiden, welche durch Figur 4 erläutert werden:

1. Mischen sich die beiden Komponenten einer binären Legierung A und B in kristallisiertem Zustande nicht, so erhält man für die thermoelektrische Kraft in Abhängigkeit von der Konzentration eine gerade Linie (Fig. 4a). Ein Beispiel hierfür bilden die Zinn-Cadmium-Legierungen.

2. Bilden die beiden Komponenten A und B eine ununterbrochene Reihe von Mischkristallen, bestehen also die erstarrten Legierungen aus homogenen Kristallen von der Zusammensetzung der ursprünglichen Mischung, so erhält man für die thermoelektrische Kraft eine U-förmig gebogene Kurve, wie sie Figur 4b zeigt. Ein Beispiel hierfür geben die Gold-Silber-Legierungen.

3. Besteht die Legierung nur in beschränkter Konzentration aus Mischkristallen, so erhalten wir Kurven von der Gestalt 4c.

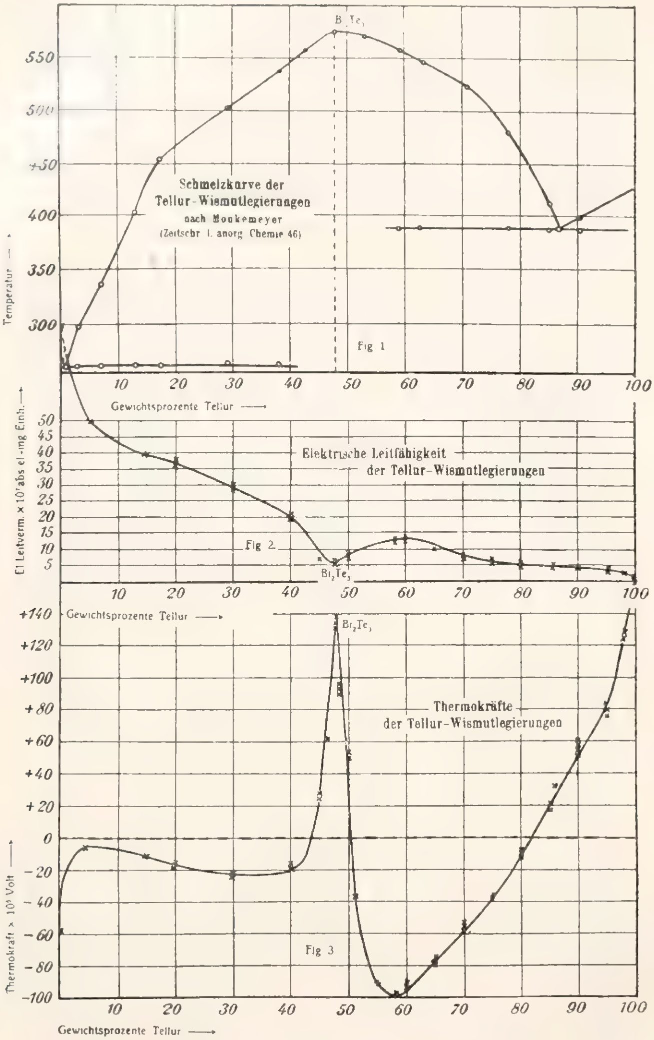


Fig. 3.

Das Stück BC wird durch das Auftreten von Mischkristallen verursacht, während das geradlinige Stück CA die Aenderung der thermoelektrischen Kraft in Abhängigkeit von der Konzentration von Konglomeraten des gesättigten Mischkristalls C und der reinen Komponente A darstellt. Natürlich könnte auch B in A löslich sein, wodurch sich ebenfalls bei A ein entsprechender Abfall der Kurve zeigen würde.

4. Bilden endlich die beiden Komponenten A und B eine Verbindung von der Zusammensetzung C, so erhält man idealisiert eine Kurve, wie sie durch Fig. 4d dargestellt wird. Treten in diesem Falle noch Mischkristalle auf, so wird die thermoelektrische Kraft entsprechend Fall 2 und 3 modifiziert. Das Diagramm der Thermokräfte der Wismut-Tellur-Legierungen (Fig. 3) zeigt z. B. die Existenz einer Verbindung (Bi_2Te_3) durch ein Maximum an.

Diese typischen Fälle können natürlich in der verschiedensten Weise miteinander kombiniert sein.

Zum Zweck der Herstellung von Thermoelementen für die Messung hoher Temperaturen sind vor allem noch die Legierungen von Edelmetallen eingehender untersucht worden.

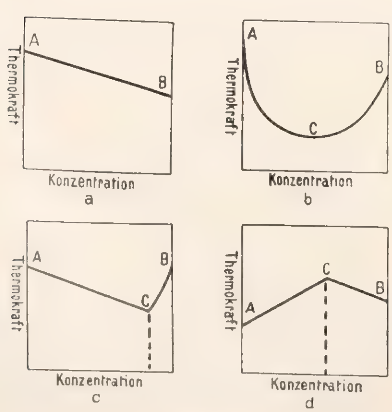


Fig. 4.

3. Abhängigkeit der thermoelektrischen Kraft. 3a) Abhängigkeit der thermoelektrischen Kraft von der Temperatur. Für kleinere Temperaturdifferenzen ist in der Regel die thermoelektrische Kraft dieser Differenz proportional, für eine Anzahl von Metallen gilt diese einfache Beziehung sogar innerhalb ziemlich weiter Grenzen, so z. B. für das Thermoelement Au—Cu zwischen 20° und 300°. Für größere Temperaturdifferenzen gilt sie jedoch im allgemeinen nicht; hier ist der typische Verlauf vielmehr der, daß, wenn wir die Temperatur der einen Lötstelle konstant halten und die der anderen immer mehr steigern, die thermo-

elektrische Kraft zunächst mit zunehmender Temperatur schnell, dann allmählich langsamer wächst, ein Maximum erreicht, wieder sinkt, bei weiterer Steigerung gleich Null wird und schließlich das Vorzeichen wechselt. Tragen wir in einem Diagramm die Temperatur als Abszisse und die thermoelektrische Kraft als Ordinate auf, so erhalten wir die nebenstehende Figur 5.

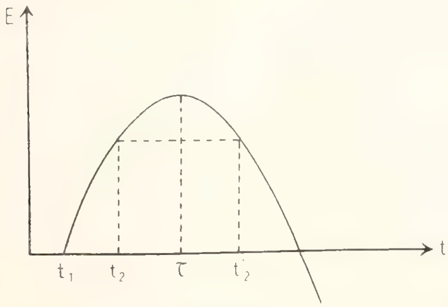


Fig. 5.

Diese so erhaltene Kurve ist für viele Metalle mit großer Annäherung eine Parabel; die Formel für die thermoelektrische Kraft würde dann also lauten:

$$E = a(t_2 - t_1) + b(t_2^2 - t_1^2)$$
$$= a(t_2 - t_1)[1 + \frac{b}{a}(t_1 + t_2)]$$
$$= (t_2 - t_1)[a + c(t_1 + t_2)].$$

Diese Gleichung ist zuerst von Avenarius aufgestellt und nach ihm benannt worden. Sie besagt also, daß die thermoelektrische Kraft E bei 2 Temperaturen t_2 und t'_2, welche von der Temperatur τ des Maximums der Kurve oder des „neutralen Punktes" gleichweit entfernt sind, die gleichen Werte hat; es ist also

$$t_2 + t_2' = 2\tau \text{ oder}$$
$$\tau = \frac{t_2 + t_2'}{2}.$$

Setzen wir in der Gleichung $E = (t_2 - t_1)[a + c(t_1 + t_2)]$ die Temperatur der einen Lötstelle $t_1 = 0$ und bezeichnen die der anderen mit t, so geht sie über in $E = at + ct^2$; E wird dann also gleich 0 für $t = -\frac{a}{c}$, dies wäre also die Temperatur des neutralen Punktes oder die Inversionstemperatur für die eine Lötstelle auf 0° bezogen. Mißt man die thermoelektrische Kraft der Metalle sämtlich gegen ein und dasselbe Normalmetall, als welches aus später zu erörternden Gründen meist Blei gewählt wird, so kann man eine Tabelle der Konstanten a und c aufstellen, die dann die thermoelektrische Kraft irgend zweier Metalle zu berechnen gestattet. Besser wird diesem praktischen Bedürfnis vielleicht noch durch folgende graphische Darstellung genügt, die von Tait herrührt. Wir tragen wieder als Abszisse die Temperatur, als Ordinate aber nicht die thermoelektrische Kraft für die betreffende Temperatur selbst, sondern die Werte $\frac{dE}{dt}$ oder die Thermokraft pro Grad Temperaturdifferenz für die betreffende Temperatur auf. Nehmen wir die Gleichung von Avenarius $E = at + ct^2$ als gültig an, so wird $\frac{dE}{dt} = a + 2ct$. Die Kurven mit t als Abszisse und mit $\frac{dE}{dt}$ als Ordinate werden also in diesem Falle gerade Linien. Es ist zunächst klar, daß für diese thermoelektrische Kraft $\frac{dE}{dt}$ der Metalle ein der Voltaschen Reihe analoges Spannungsgesetz existiert in dem Sinne, daß die thermoelektrische Kraft eines Metallpaares (AB) $\left(\frac{dE}{dt}\right)_{AB}$ gleich der Differenz der thermoelektrischen Kräfte $\left(\frac{dE}{dt}\right)_{AC}$ und $\left(\frac{dE}{dt}\right)_{BC}$ ist, welche bei der Kombination der Metalle A und B gegen ein drittes Metall C auftreten, alle $\frac{dE}{dt}$-Werte auf dieselbe Temperatur t^0 bezogen. Die Reihenfolge der Metalle in einer solchen Spannungsreihe ändert sich aber mit der Temperatur, Reihen, wie die oben erwähnten von Seebeck, Becquerel, Hankel, Thomson, haben also stets nur für eine bestimmte Temperatur Bedeutung, eine absolute thermoelektrische Spannungsreihe der Metalle gibt es nicht.

Die auf S. 402 stehende Figur 6 gibt ein solches Diagramm mit t als Abszisse und $\frac{dE}{dt}$ als Ordinate, das einer Arbeit von A. Noll entnommen ist, wieder. Der Wert für Blei, gegen das alle Werte gemessen sind, läuft der Abszissenachse parallel.

In dem hier untersuchten Intervall zwischen 0° und 200° sind die Kurven für die angewandten reinen Metalle in der Tat gerade Linien, wie es die Regel von Avenarius verlangt. Der Schnittpunkt zweier Linien stellt den neutralen Punkt für die beiden Metalle dar. Die thermoelektrische Kraft $\int_{t_1}^{t_2} \frac{dE}{dt} dt$ zwischen zwei Temperaturen t_1 und t_2 wird, wie leicht verständlich, durch das Flächenstück dargestellt, das von den durch t_1 und t_2 parallel zur Ordinatenachse gezogenen Linien und den zu

den beiden Metallen gehörigen $\frac{dE}{dt}$-Kurven eingeschlossen wird. Eine allgemeine Gültigkeit kommt der Formel von Avenarius jedoch in keiner Weise zu, denn bei größeren Temperaturintervallen sind diese Linien keineswegs immer gerade, sondern zeigen sowohl bei höheren wie bei tieferen Temperaturen Abweichungen. Bei sehr tiefen Temperaturen verliert die Regel für alle Metalle ihre Gültigkeit, wie die nebenstehende Figur 7 zeigt, welche die Messungen von G. Wietzel bis zu einer Temperatur von etwa 20° über dem absoluten Nullpunkt wiedergibt; als Abszisse ist hier die absolute Temperatur aufgetragen; auch hier sind alle Messungen auf Blei bezogen.

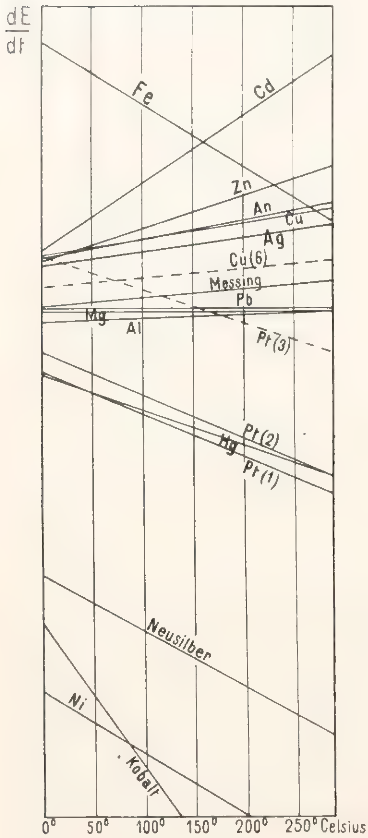


Fig. 6.

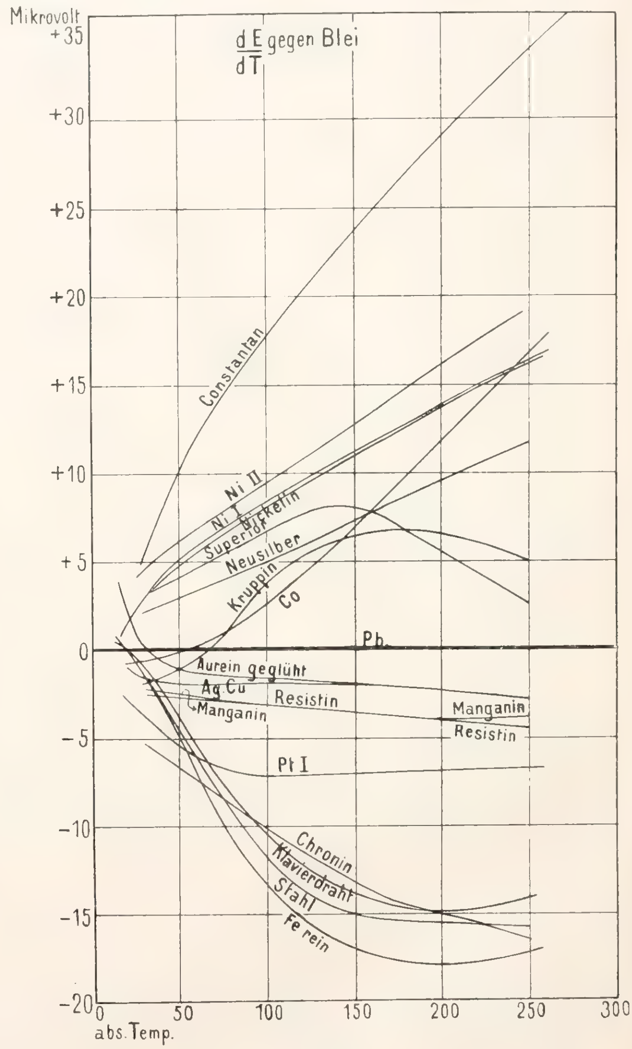


Fig. 7.

Von einer Geradlinigkeit ist hier keine Rede mehr. Dagegen scheint $\frac{dE}{dt}$ für die meisten Metalle für T=0 gegen den Wert Null zu konvergieren, was ebenfalls mit der Formel von Avenarius nicht vereinbar erscheint, die daher zu einer allgemeinen Darstellung des Kurvenverlaufs ganz ungeeignet ist. Die Konvergenz der $\frac{dE}{dt}$-Werte für T=0 ist, wie unten erörtert werden soll, theoretisch zu erwarten.

3b) Abhängigkeit der thermoelektrischen Kraft vom Druck. Der Einfluß eines allseitigen hydrostatischen Druckes auf die thermoelektrische Kraft wurde zu-

erst von Des Coudres und seinen Schülern untersucht. Er fand, daß Quecksilbermengen unter verschiedenem Druck thermoelektrisch wirksam sind, in dem Sinn, daß der positive Strom an der wärmeren Stelle von Stellen niederen zu solchen höheren Druckes floß. Entsprechend ändert sich die Thermokraft von Quecksilber, Amalgamen und der flüssigen K-Na-Legierung in Berührung mit festen Metallen und zwar dem Drucke proportional; so erfuhr ein Platin-Quecksilber-Thermoelement pro Grad Temperaturdifferenz und 1 kg/qcm Druck eine Aenderung der Thermokraft von 2,2.10^{-10} Volt, die wesentlich der Beeinflussung des Quecksilbers zuzuschreiben ist. Bei den festen Metallen (in der folgenden Tabelle mit + bezeichnet) tritt überwiegend eine Verschiebung des gedrückten Metalles in der Spannungsreihe nach Antimon zu ein. Die folgende einer Arbeit von E. Wagner im Auszug entnommene Tabelle gibt dies näher wieder.

Metall	Thermokraft pro Grad ohne Druck gegen Kupfer in 10^{-6} Volt	Thermokraft unter Druck pro 1 kg/qcm in 10^{-12} Volt
Mg	— 3,4	— 8,9
Manganin	— 0,5	— 8,5
Sn	— 3,4	0,95
Al	— 3,6	— 0,59
Cu	0	+ 3,2
Au	— 0,04	— 0,04
Pb	— 3,2	— 3,2
Ag	— 0,12	0,12
Ni	— 23,2	— 23,2
Fe	9,4	— 12,5
Pt	+ 7,9	+ 18,6
Pd	— 11,0	— 23,7
Konstantan	+ 43,1	31,1
Cd	— 1,8	+ 36,3
Zn	— 0,30	+ 40
Hg	+ 7,2	234
Bi	+ 80	707

Auffallend groß ist in dieser Reihe einerseits der Wert für Quecksilber, andererseits der Wert für das feste Wismut. Im Gegensatz dazu zeigt flüssiges Wismut, ebenso wie flüssiges Zinn, fast gar keinen Druckeffekt.

In theoretischer Hinsicht ist der Druckeinfluß noch nicht untersucht worden.

3e) Abhängigkeit der thermoelektrischen Kraft von Dehnung und Torsion, überhaupt von Beeinflussung der Metallstruktur. Wird ein Metall auf irgendeine Weise deformiert, so daß seine Struktur geändert wird, so ändert sich dementsprechend auch sein thermoelektrisches Verhalten, so daß dies also ein empfindliches Reagens auf Aenderungen der Molekularstruktur darstellt. Ein irgendwie in seiner Struktur veränderter Draht läßt sich also mit einem unbeeinflußten Stück desselben Drahtes zu einem Thermoelement kombinieren. Die Thermokräfte derartiger Kombinationen sind sehr vielfach untersucht worden, ohne daß sich bisher allgemeine Gesetzmäßigkeiten ergeben hätten. Die Aenderungen der Struktur durch äußere Beeinflussung zeigt sich natürlich auch in anderen Eigenschaften wie z. B. der Dichte, dem elektrischen Widerstande usw., die dann dem thermoelektrischen Verhalten im allgemeinen parallel verlaufen. So gilt die Regel, daß die Metalle, deren Widerstand durch Dehnung relativ stark vergrößert wird, durch Dehnung stark thermoelektrisch negativ werden; aber sie hat keine allgemeine Gültigkeit. Manche Metalle verhalten sich auch umgekehrt. Solche Strukturänderungen können durch rein mechanische Beeinflussung verursacht werden, wie Dehnen, Biegen, Tordieren, aber auch anderer Einwirkungen, wie verschieden schnelles Abkühlen, Abschrecken, Anlassen usw. Das Parallelgehen der Aenderung des spezifischen Gewichts, des Widerstandes und der thermoelektrischen Kraft bei einem gezogenen Draht zeigt folgende, einer Arbeit von Mac Lean entnommene Tabelle.

Metall	Querschnitt in qcm		Spez. Gewicht		Widerstand in Ohm von 60 cm Draht		Thermoelektrische Kraft pro Grad in 10—6 Volt
	nicht ausgezogen	ausgezogen	nicht ausgezogen	ausgezogen	nicht ausgezogen	ausgezogen	
Stahl ausgeglüht	0,00750	0,00414	7,78	7,762	0,1111	0,2015	0,1028
Aluminium	0,04594	0,01697	2,8	2,796	0,0047	0,0125	0,0099
Nickel	0,01179	0,002475	8,9	8,85	0,0480	0,2287	0,3784
Blei	0,00150	0,00236	11,35	11,357	0,1059	0,5102	0,0076

Die Wirkung des Härtens auf die thermoelektrische Kraft geben folgende Zahlen wieder:

Glasharter Stahl — Nicht ausgeglühter Stahl	7,5 . 10^{-6} Volt/1^0 C
Nicht ausgeglühter Stahl — Ausgeglühter Stahl	0,18 . 10^{-6} Volt/1^0 C
Glasharter Stahl — Ausgeglühter Stahl	7,67 . 10^{-6} Volt/1^0 C

Der weiche Stahl ist dabei thermoelektrisch positiv, d. h. an der heißen Lötstelle fließt der Strom vom harten zum weichen Stahl.

Bei der Dehnung innerhalb der Elastizitätsgrenze scheint die thermoelektrische Kraft annähernd wenigstens der Belastung proportional zu sein, wie folgende Tabelle für einen 0,5 mm dicken Stahldraht zeigt.

Belastung in kg	Thermoelektrische Kraft in 10^{-6} Volt	Belastung in kg	Thermoelektrische Kraft in 10^{-6} Volt
0	— 2,01	12	+ 8,27
2	+ 0,21	10	+ 6,04
4	+ 2,01	8	+ 4,24
6	+ 3,50	6	+ 2,61
8	+ 5,28	4	+ 0,74
10	+ 6,68	2	— 0,95
12	+ 8,69	0	— 2,00
14	+ 10,17		

Lord Kelvin hatte aus seinen Versuchen geschlossen, daß für einen Eisen- und Kupferdraht die bleibende thermoelektrische Kraft nach einer permanenten Elongation, die durch Dehnung über die Elastizitätsgrenze herbeigeführt ist, das umgekehrte Vorzeichen besitzt wie die thermoelektrische Kraft während der Einwirkung der Kraft. Aus Versuchen von MacLean scheint zu folgen, daß dies nur für starke Elongationen durch Dehnung zutrifft, daß aber für schwache die thermoelektrische Kraft nach der Dehnung dasselbe Vorzeichen hat, wie die während der Dehnung, daß sie mit steigender Dehnung gleich Null wird und schließlich das Vorzeichen wechselt im Sinne der Kelvinschen Regel. Beim Eisen liegt das Maximum bei dem gleichen spannenden Gewicht wie das Maximum der Magnetisierbarkeit. Die thermoelektrische Kraft eines Drahtes aus elektrolytischem Kupfer während der Dehnung innerhalb der Elektrizitätsgrenze und jenseits derselben zeigt folgende Tabelle:

Belastendes Gewicht in g	Temporäre Dehnung in %	Permanente Dehnung in %	thermoelektrische Kraft in 10^{-6} Volt/Grad
250	0,06	—	0,00311
500	0,1	—	0,00415
750	0,137	—	0,00882
1000	0,18	0,036	0,01452
1250	0,21	0,057	0,01867
1500	0,264	0,072	0,02127
1750	0,318	0,104	0,02905
2000	0,348	0,144	0,03113

Hierher gehören schließlich auch noch die thermoelektrischen Kräfte, welche bei der Berührung ungleich warmer Stücke von Metallen auftreten, da hier durch die Temperaturunterschiede bedingte Strukturänderungen eine wesentliche Rolle spielen. Dementsprechend tritt bei Berührung von warmem und kaltem Quecksilber keine Thermokraft auf. Bilden sich auf den festen Metallen bei den höheren Temperaturen Oberflächenschichten, so können diese natürlich wesentlich die Thermokraft mit bedingen; sie spielen auch eine Rolle bei den Thermokräften, die man bekommt, wenn man in einen Draht einen Knoten schlägt und ihn neben dieser Stelle erhitzt.

3d) A b h ä n g i g k e i t d e r T h e r m o k r a f t v o m M a g n e t i s m u s. Daß zwischen magnetisiertem und unmagnetisiertem Eisen eine Thermokraft auftritt, ist schon deshalb wahrscheinlich, weil die Magnetisierung mit einer Längenänderung, also überhaupt mit einer Strukturänderung verbunden ist. Solche Thermokräfte lassen sich nun in der Tat sowohl an den paramagnetischen Metallen Eisen und Nickel wie auch an dem diamagnetischen Wismut beobachten. Sowohl transversal wie longitudinal magnetisiertes Eisen ist in schwachen Magnetfeldern thermoelektrisch positiv gegen nicht magnetisiertes, d. h. der Strom fließt an der warmen Verbindungsstelle vom nicht magnetisierten Eisen zum magnetisierten Eisen. Die thermoelektrische Kraft wächst anfangs proportional der Feldstärke, dann langsamer, erreicht ein Maximum und nimmt dann ab; bei sinkender Feldstärke zeigt sich der analoge Gang, jedoch ein höheres Maximum; beim Nullpunkt bleibt eine restierende Thermokraft, die erst bei entgegengesetzter Magnetisierung verschwindet. Die entsprechende Kurve zeigt sichtliche Verwandtschaft zu der Magnetisierungskurve und zu den Längenänderungen. Der Verlauf dieser Hysteresiskurve stimmt jedoch mit der magnetischen nicht überein, vielmehr deuten die quantitativen Ergebnisse darauf hin, daß ein Teil der Wirkung direkt auch auf die Orientierung der Molekularmagnete zurückzuführen ist. Magnetisiertes Nickel ist thermoelektrisch negativ gegen nichtmagnetisiertes, im übrigen sind die Erscheinungen ziemlich dieselben wie beim Eisen.

Longitudinale Magnetisierung wirkt beim Eisen sowohl wie beim Nickel sehr viel stärker als transversale, bei ersterem ca. $2\frac{1}{2}$ mal, beim letzteren ca. $1\frac{1}{2}$ mal so stark.

Ein Wismut-Kupfer-Thermoelement zeigt im transversalen Magnetfelde eine mit wachsender Feldstärke steigende Veränderung der Thermokraft, deren Vorzeichen von der Richtung des Magnetfeldes abhängt. Dieselbe Erscheinung zeigen in verschieden starkem Maße Wismut-Zinn-Legierungen von verschiedenem Prozentgehalt.

3e) A b h ä n g i g k e i t d e r t h e r m o e l e k t r i s c h e n K r a f t v o n B e l i c h t u n g. Faßt man die Widerstandsänderungen von Selen durch Bestrahlung als in molekularen Umlagerungen begründet auf, so ist offenbar auch ein Effekt der Bestrahlung auf die thermoelektrische Kraft des Selens zu erwarten. Diese Erwartung fand Weidert in der Tat bestätigt an Platin-Selen-Thermoelementen, bei denen das Selen auf Platten von Biskuit-Porzellan aufgetragen war, wobei das Selen in seiner lichtempfindlichen Modifikation verwandt wurde. Bei Bestrahlung mit einer 32kerzigen Osmiumlampe zeigt das Thermoelement eine Abnahme der Thermokraft von 3 bis 4%; bei wechselnder Strahlungsintensität nimmt die Thermokraft sehr rasch, dann langsam ab, analog dem Verhalten seines elektrischen Widerstandes.

3f) Abhängigkeit der thermoelektrischen Kraft von okkludierten Gasen. Elektrolytisch mit Wasserstoff beladenes Palladium verhält sich gegenüber unbeladenem Palladium thermoelektrisch positiv, d. h. der Strom fließt an der heißen Lötstelle vom unbeladenen zum beladenen Palladium. Denselben Effekt, nur weniger ausgeprägt entsprechend der geringen Wasserstoffaufnahme, zeigt Platin. Kohle verhält sich umgekehrt, indem hier der Strom an der warmen Kontaktstelle von der mit Wasserstoff beladenen zu der mit Sauerstoff, oder Chlor beladenen, fließt; SO_2-Beladung wirkt ebenso wie Sauerstoff- und Chlorbeladung. Hart gezogenes Eisen zeigt ebenfalls gegen elektrolytisch mit Wasserstoff beladenes Eisen eine Thermokraft.

3g) Abhängigkeit der thermoelektrischen Kraft vom Aggregatzustande. Nach widersprechenden Ergebnissen früherer Versuche scheint jetzt durch exakte Messungen P. Cermaks an Thermoelementen aus Blei, Zinn, Cadmium, Quecksilber, gemessen gegen Konstantan, und aus weiteren Bestimmungen Cermaks und H. Schmidts an Zinn und Blei kombiniert mit Eisen und Konstantan sichergestellt zu sein, daß beim Schmelzen des einen Metalls durchaus keine Unstetigkeit im Verlauf der Thermokraft-Temperaturkurve vorhanden ist. Dies Ergebnis ist für die unten zu besprechenden Elektronentheorien der Thermoelektrizität von wesentlicher Bedeutung und auch deshalb besonders interessant, weil der elektrische Widerstand ein anderes Verhalten zeigt, indem er sich unstetig beim Schmelzen ändert.

4. Peltierwärme. Das Auftreten der thermoelektrischen Kraft ist eng verknüpft mit einer von Peltier entdeckten Erscheinung, daß nämlich beim Fließen eines elektrischen Stromes an der Berührungsstelle zweier Metalle je nach der Stromrichtung eine Wärmeentwickelung oder Wärmeabsorption stattfindet. Diese entwickelte oder absorbierte Wärmemenge ist der Stromstärke proportional. Das Vorzeichen der Wärmemenge ist dadurch bestimmt, daß eine Abkühlung stattfindet, wenn der Strom vom thermoelektrisch negativen zu dem positiven Metall übergeht, eine Erwärmung bei umgekehrter Stromrichtung. Der Effekt läßt sich leicht sichtbar machen mit Hilfe eines Differentialluftthermometers, wie es die nebenstehende Figur 8 wiedergibt.

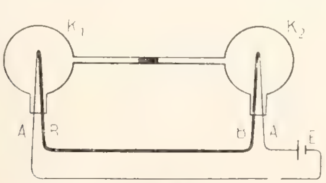


Fig. 8.

Der Strom von dem Element E fließt in der Lötstelle in Kugel K_1 vom Metall A zum Metall B, in der Kugel K_2 umgekehrt; infolgedessen tritt in K_1 eine Wärmeentwickelung und in K_2 eine Wärmeabsorption oder umgekehrt bei Stromumkehr auf und der Quecksilberfaden in der Verbindungsröhre der beiden Kugeln bewegt sich nach der einen oder anderen Seite. Um ein Beispiel für die Größe solcher Peltierwärmen zu geben, sei erwähnt, daß an der Berührungsstelle Kupfer-Silber ein Strom von 1 Ampere pro sec, also 1 Coulomb $0{,}137 \cdot 10^{-3}$ g-cal entwickelt; an der Lötstelle Cadmium-Blei $0{,}197 \cdot 10^{-3}$ cal und bei Kupfer-Nickel $1{,}9 \cdot 10^{-3}$ cal. Läßt man durch die Berührungsstelle dicker Stäbe aus Wismut und Antimon, so daß die Joulesche Wärme gering ist, starke Ströme fließen, so kann man eine Abkühlung von mehreren Grad erhalten. Die Joulesche Wärme stört natürlich die Beobachtung der reinen Peltierwirkung sehr, da sie aber der zweiten, letztere der ersten Potenz des Stromes proportional ist, so nimmt sie mit sinkender Stromstärke stärker ab. Zur Messung der Peltierwärmen verwendet man zwei Kalorimeter, in welche zwei gleiche Thermoelemente eintauchen, die aber im entgegengesetzten Sinn vom Strom durchflossen werden. Wird nun ein Strom durch die hintereinander geschalteten Thermoelemente geschickt, so werde im ersten Kalorimeter die Wärmemenge Q_1, im zweiten Q_2 entwickelt. Bezeichnet q' die in beiden Elementen gleiche Joulesche Wärme, q die Peltierwärme, so ist

$$Q_1 = q' + q, \quad Q_2 = q' - q, \text{ also}$$

$$Q_1 - Q_2 = 2q \text{ oder } q = \frac{Q_1 - Q_2}{2}$$

Die Peltierwärme hängt von der Temperatur ab. Wie weiter unten gezeigt werden wird, besteht ein enger von der Thermodynamik verlangter Zusammenhang zwischen der Peltierwärme Π und der thermoelektrischen Kraft $\frac{dE}{dT}$, beide gehen einander parallel; vor allem muß beim neutralen Punkt, in dem $\frac{dE}{dT}$ gleich Null wird, auch Π gleich Null werden. Diese von der Theorie verlangte Konsequenz ist auch nach neueren Messungen durchaus erfüllt; näher soll hierauf im theoretischen Teil eingegangen werden. Den Verlauf der Peltiereffekte für ein Nickel-Kupfer-Thermoelement zwischen 20° und 350° gibt folgende kleine Tabelle wieder:

Temperatur nach Celsius	19°	95°	235°	290°	340°	445°
Peltierwärme pro Coulomb in 10^{-3} g-cal	1,92	2,15	2,45	2,06	1,91	2,38

Es liegt also bei 250° ein erstes Maximum, bei 350° ein Minimum; bei ca. 300° folgt ein zweites Maximum.

Für den Peltiereffekt von Eisen-Konstantan zwischen 0° und 560° ergaben sich folgende Werte

Temperatur nach Celsius	0°	20°	130°	240°	320°	560°
Peltierwärme pro Coulomb in 10^{-3} g-cal	3,1	3,6	4,5	6,2	8,2	12,5

Das im vorigen Kapitel über die thermoelektrische Kraft Gesagte überträgt sich wegen der theoretischen Beziehung

$$\frac{dE}{dT} = \frac{\Pi}{T}$$

in einfacher Weise auf die Peltierwärme.

5. **Thomsonwärme.** Durchfließt ein elektrischer Strom das Temperaturgefälle eines Metalles, so wird je nach der Natur des Metalles und der Richtung des Stromes Wärme entwickelt oder absorbiert; diese Wärme wird nach ihrem Entdecker W. Thomson (Lord Kelvin) als Thomsonwärme bezeichnet. Sie ist ebenso wie die Peltierwärme der Stromstärke proportional, ändert also mit der Stromumkehr ihr Vorzeichen. Fließt z. B. der Strom im Eisen im Sinne des Temperaturgefälles von höherer zu niederer Temperatur, so wird Wärme absorbiert, beim Kupfer unter gleichen Verhältnissen entwickelt. Wird in dem Temperaturgefälle dT die Thomsonwärme dQ entwickelt, so setzt Thomson $dQ = \sigma dT$; diese Konstante σ bezeichnete Thomson als die „spezifische Wärme der Elektrizität", die also für Kupfer positiv, für Silber negativ ist. Die zwischen zwei endlichen Temperaturen T_1 und T_2 entwickelte Thomsonwärme ist dann also $Q = \int_{T_2}^{T_1} \sigma dT$.

Bei der experimentellen Bestimmung der Thomsonwärme wird analog wie bei der der Peltierwärme der Umstand benutzt, daß sie mit der Stromrichtung ihr Vorzeichen wechselt, die Joulesche Wärme aber nicht. Der zu untersuchende Draht wird an einem Ende auf eine höhere Temperatur gebracht; wird er vom Strom durchflossen, so wird im steigenden Temperaturgefälle ebensoviel Thomsonwärme entwickelt wie im fallenden absorbiert. Die dadurch entstehende Temperaturdifferenz wird durch angebrachte Thermoelemente oder Thermosäulen, die die Strahlung messen, bestimmt; die Berechnung erfordert natürlich noch die Kenntnis der spezifischen Wärme des Metalls bei der betreffenden Temperatur. Den Grund für das Auftreten dieser Thomsonwärme suchte man zunächst in Strukturverschiedenheiten, die durch die Temperatur bedingt wären. Diese Ansicht erwies sich jedoch als unhaltbar, als auch im flüssigen Quecksilber ein Thomsoneffekt nachgewiesen wurde. Die Thomsonwärme ist ebenso wie die Peltierwärme von der Temperatur abhängig. Für eine Anzahl von Metallen hatte Batelli früher gefunden, daß $\sigma = a T$, also der absoluten Temperatur proportional sei. Diese Beziehung steht mit der Gleichung von Avenarius, wie sich theoretisch zeigen läßt, in engem Zusammenhange, demgemäß ist auch ihr Gültigkeitsbereich nur ein sehr beschränkter, sie gilt weder für alle Metalle noch für weite Temperaturbereiche. Die Thomsonwärme ist in neuerer Zeit für eine Anzahl von Metallen auch in bezug auf die Temperaturabhängigkeit genau gemessen, vor allem von Lecher und von Berg. Die folgende Tabelle gibt einige dieser Zahlen wieder:

Metall	Temperatur in Celsiusgraden	σ in 10^{-6} g-cal pro Coulomb
Kupfer	100	0,22
	0	0,38
	+ 100	0,48
	+ 300	0,50
	+ 500	0,63
Silber	+ 100	0,82
	+ 300	1,00
	+ 500	1,18
Quecksilber	+ 50	1,62
	+ 100	2,05
	+ 150	2,50
Eisen	0	− 0,96
	+ 100	− 3,13
	+ 200	− 4,00
	+ 300	− 3,40
	+ 400	− 1,80

Für Blei ist die Thomsonwärme nahezu gleich Null; aus diesem Grunde wird es, wie bereits oben erwähnt, gewöhnlich als Normalmetall bei thermoelektrischen Messungen gewählt.

6. **Theorie der Thermoelektrizität.** 6a) Aeltere thermodynamische Theorien. Das Aequivalent für die elektrische Arbeit eines Thermoelementes ist natürlich in den reversiblen Wärmeabsorptionen, resp. -entwickelungen zu suchen, die der ersten Potenz der Stromstärke proportional sind, vor allem also in der Peltierwärme. Solange man daher die Thomsonwärme nicht kannte,

hatte man sich die Wirksamkeit eines Thermoelementes so vorzustellen, daß der thermoelektrische Strom an der heißen Lötstelle eine Wärmeabsorption durch den Peltiereffekt, an der kalten eine entsprechende Wärmeentwickelung herbeiführte, daß also dieser Wärmetransport von höherer auf tieferer Temperatur die Arbeitsleistung des Thermoelementes bedingt. Geht eine Wärmemenge Q von der Temperatur T + dT auf die Temperatur T über, so läßt sich der Bruchteil $Q\frac{dT}{T}$ in die Arbeit dA umsetzen, also ist diese gewinnbare Arbeit $dA = Q\frac{dT}{T}$. Diese Wärmemenge Q ist also hier die durch die Elektrizitätsmenge 1 entwickelte Peltierwärme Π, die Arbeit dA ist gleich der thermoelektrischen Kraft dE mal der Elektrizitätsmenge 1, also ergibt sich

$$dE = \Pi\frac{dT}{T} \text{ oder } \frac{dE}{dT} = \frac{\Pi}{T}.$$

Will man aus dieser Gleichung die thermoelektrische Kraft E als Temperaturfunktion berechnen, also die Gleichung integrieren, so muß man die Beziehung zwischen der Peltierwärme und den elektromotorischen Kräften im Stromkreise kennen. Nun war offenbar zunächst die naheliegendste Annahme die, die Peltierwärme als eine elektrisch bedingte anzusehen durch eine Potentialdifferenz an der Berührungsstelle der beiden Metalle, eine Annahme, die um so näher lag, als man diese Potentialdifferenz mit der bekannten Voltapotentialdifferenz identifizieren zu können meinte. Clausius, der die erste thermodynamische Theorie der Thermokraft entwickelte, setzte daher $\Pi = E$, was vor allem die weitere Annahme einschließt, daß die elektromotorischen Kräfte im thermoelektrischen Kreise ausschließlich in den Berührungsstellen der Metalle ihren Sitz hätten. So ergibt sich dann

$$\frac{dE}{dT} = \frac{E}{T} \text{ oder integriert } E = kT.$$

Unter diesen Voraussetzungen müßte also die thermoelektrische Kraft der absoluten Temperatur proportional sein.

Dies Resultat wird jedoch von der Erfahrung, wie wir bereits oben sahen, nicht bestätigt. Daraus zog W. Thomson (Lord Kelvin) den Schluß, daß außer in den Lötstellen auch noch im Temperaturgefälle der Metalle Potentialdifferenzen vorhanden sein müßten und daß infolgedessen hier auch beim Fließen des Stromes Wärmeabsorption oder -entwickelung stattfinden müsse. Von dieser theoretischen Einsicht geleitet, entdeckte er die nach ihm benannte Thomsonwärme, deren Eigenschaften oben geschildert sind. Die Anwendung der Thermodynamik auf den thermoelektrischen Kreis gestaltet sich dann nach Thomson folgendermaßen. Zunächst muß nach dem ersten Hauptsatz oder dem Energieprinzip die thermoelektrische Kraft gleich der Summe von Peltier- und Thomsonwärme sein, wenn wir den fließenden Strom gleich 1 setzen. Bezeichnen wir also wie oben die Thomsonwärme mit σdT, für ein Metall A mit $\sigma_a dT$, für ein Metall B mit $\sigma_b dT$, die Differenz beider Thomsonwärmen also mit $(\sigma_a - \sigma_b)dT$, so ergibt der erste Hauptsatz der Beziehung

$$dE = d\Pi + (\sigma_a - \sigma_b)dT.$$

Den zweiten Hauptsatz wollen wir in der Form $\int\frac{dQ}{T} = 0$ anwenden, worin dQ die bei der Temperatur T absorbierte oder entwickelte Wärme bedeutet. Da an der heißen Lötstelle von der Temperatur T+dT die Peltierwärme $\Pi + \frac{d\Pi}{dT}dT$ absorbiert, an der kalten von der Temperatur T die Peltierwärme Π entwickelt wird, ferner im Temperaturgefälle beider Metalle die Thomsonwärme $(\sigma_a - \sigma_b)dT$ konsumiert wird, ergibt sich

$$\frac{\Pi + \frac{d\Pi}{dT}dT}{T + dT} - \frac{\Pi}{T} + \frac{(\sigma_a - \sigma_b)dT}{T} = 0.$$

Durch Umformen ergibt sich hieraus leicht

$$\frac{d\Pi}{dT} - \frac{\Pi}{T} + (\sigma_a - \sigma_b)dT = 0.$$

Durch Kombination mit der oben aus dem ersten Hauptsatz abgeleiteten Beziehung ergibt sich daraus

$$\frac{dE}{dT} = \frac{\Pi}{T}.$$

Dies ist die Thomsonsche Fundamentalgleichung der Thermoelektrizität, die also auch bei Berücksichtigung sämtlicher Wärmeentwickelungen Gültigkeit hat. Durch Differenzieren leitet sich daraus noch ab

$$\frac{d\Pi}{dT} = \frac{dE}{dT} + T\frac{d^2E}{dT^2},$$

was mit den beiden vorhergehenden Gleichungen kombiniert, ergibt

$$\sigma_a - \sigma_b = T\frac{d^2E}{dT^2}.$$

Die Fundamentalgleichung $\frac{dE}{dt} = \frac{\Pi}{T}$ gestattet also die thermoelektrische Kraft aus der Peltierwärme und umgekehrt letztere aus der ersteren zu berechnen. Sie ist vielfach experimentell geprüft. Wenn ältere Messungen z. T. erhebliche Abweichungen ergaben,

so scheint dies nach sehr exakten neueren Messungen zweifellos auf Versuchsfehlern zu beruhen. Bei Berücksichtigung aller Fehlerquellen ergibt sich in der Tat eine vorzügliche Bestätigung der Theorie, wie folgende Zahlen von E. Beck zeigen mögen:

Thermoelement	Peltierwärme Π in g-cal pro Elektrizitätsmenge 1 in abs. Einheiten	$T\frac{dE}{dT}$
Eisen-Konstantan	0,03249	0,03254
Kupfer-Konstantan	0,02437	0,02464
Kupfer-Nickel	0,01385	0,01425
Eisen-Nickel	0,02288	0,02246
Cadmium-Nickel	0,01530	0,01564
Zink-Nickel	0,01534	0,01524

Die weitere Forderung der Thomsonschen Gleichung, daß die Peltierwärme bei der Temperatur des Maximums der Thermokraft verschwinden müsse, schien auch anfangs nicht exakt erfüllt zu sein. Aber auch hier ergaben sehr sorgfältige Messungen vor allen Lechers und seiner Schüler, daß diese Abweichungen nur scheinbar sind, vor allem darin begründet, daß das Maximum der thermoelektrischen Kraft unverhältnismäßig schwieriger zu bestimmen ist als das Verschwinden des Peltiereffektes; so ergab sich z. B. daß innerhalb einer Fehlergrenze von etwa 5° für das Thermoelement Kupfer-Eisen bei 255° C der Peltiereffekt gleich Null wird und gleichzeitig bei derselben Temperatur das Maximum der Thermokraft erreicht wird.

Die anfänglichen Diskrepanzen hatten zu Zweifeln an der Reversibilität des thermoelektrischen Kreisprozesses geführt. Zweifellos superponiert sich über den arbeitsleistenden Prozeß, der reversibel sein soll, der irreversible des Wärmetransportes durch Wärmeleitung von der höheren auf die tiefere Temperatur. Wäre dieser Wärmetransport mit zu berücksichtigen, so würde sich keine Gleichung zwischen $\frac{dE}{dT}$ und Π, sondern, wie Boltzmann gezeigt hat, nur eine Ungleichung ergeben. Schon die Berücksichtigung des Umstandes, daß durch Vergrößerung der Drahtlänge und Verringerung des Drahtquerschnittes der Energieverlust durch Wärmeleitung weitgehend herabgesetzt werden kann, macht jedoch die Auffassung des arbeitleistenden Prozesse als eines irreversiblen sehr unwahrscheinlich. Die neuere exakte Bestätigung der Thomsonschen Theorie erweist den Prozeß experimentell als reversibel; theoretisch läßt die unten zu entwickelnde thermodynamische Elektronentheorie der Thermoelektrizität erkennen, daß der thermoelektrische Prozeß in demselben Grade als reversibel zu betrachten ist, wie der zur Ableitung der Clausius-Clapeyronschen Gleichung für die Dampfspannung benutzte. Die so oft diskutierte Frage nach der Reversibilität des thermoelektrischen Prozesses kann daher jetzt wohl endgültig als im positiven Sinne erledigt betrachtet werden.

Die Gleichung, welche der erste Hauptsatz der Thermodynamik liefert, $dE = d\Pi + (\sigma_a - \sigma_b)dT$ oder in der zwischen der Temperatur T_1 und T_2 integrierten Form

$$E = \Pi_{T_1} - \Pi_{T_2} + \int_{T_2}^{T_1} (\sigma_a - \sigma_b)\, dT$$

zeigt, daß die elektrische Energie eines Thermoelementes im allgemeinen sowohl von der Peltier- wie von der Thomsonwärme herrührt. Im singulären Falle kann aber einmal das von der Peltierwärme herrührende Glied dadurch verschwinden, daß die Peltierwärme für die Temperaturen T_1 und T_2 dieselbe ist, dann liefert allein die Thomsonwärme die Energie. Oder es kann umgekehrt das von letzterer herrührende Integral verschwinden, dann ist allein die Peltierwärme für den stromliefernden Prozeß maßgebend.

Die Prüfung der übrigen oben abgeleiteten Gleichungen, wie der Energiegleichung $dE = d\Pi + (\sigma_a - \sigma_b)dT$ oder der Gleichung $(\sigma_a - \sigma_b) = T\frac{d^2E}{dT^2}$ ist wesentlich schwieriger, vor allem wegen der Schwierigkeit einer exakten Messung der Thomsonwärmen. Sie sind aber ebenfalls im allgemeinen bestätigt, und die Abweichungen sind wohl zweifellos auf Ungenauigkeiten der Beobachtungsdaten zurückzuführen.

Aus der Gleichung $\sigma_a - \sigma_b = T\frac{d^2E}{dT^2}$ folgt noch, daß, wenn man entsprechend der Gleichung von Avenarius die thermoelektrische Kraft E als quadratische Funktion der Temperatur ansetzt, dann $\sigma_a - \sigma_b$ proportional der absoluten Temperatur T sein muß, also σ_a und σ_b für sich ebenfalls. Dieser schon oben erwähnte Ansatz Battellis, daß die Thomsonsche „spezifische Wärme der Elektrizität“ σ der absoluten Temperatur proportional sei, hat also dasselbe Gültigkeitsbereich wie die Gleichung von Avenarius, trifft also allgemein durchaus nicht zu, wie dies auch schon die oben angeführten Zahlen zeigen.

Diese thermodynamische Theorie Lord Kelvins sagt über die Größe und den Sitz der einzelnen elektromotorischen Kräfte im Stromkreise nicht aus. Sie macht es allerdings wahrscheinlich, daß außer in

den Berührungsstellen der Metalle auch im Temperaturgefälle Potentialdifferenzen vorhanden sind; sicher wäre dieser Schluß nur, wenn man die Peltierwärme als lediglich durch die Berührungspotentialdifferenz bedingt ansehen könnte. Dies ist früher oft geschehen und die so berechneten Berührungspotentialdifferenzen hat man mit den direkt meßbaren Voltapotentialdifferenzen an der Grenzfläche Metall-Luft verglichen. Dieser Vergleich ergibt aber eine völlige Diskrepanz: Die Voltapotentialdifferenzen sind von der Größenordnung von 1 Volt, die aus dem Peltierefekt berechneten Berührungspotentialdifferenzen von der Größenordnung $\frac{1}{10\,000}$ Volt. Seitdem durch exakte Messungen sichergestellt zu sein scheint, daß die Voltapotentialdifferenz durch eine anhaftende Flüssigkeitsschicht bedingt ist und mit ihr verschwindet, ist eine Uebereinstimmung auch in keiner Weise zu erwarten, beide Arten von Potentialdifferenzen sind völlig verschiedener Natur.

Aber auch die Annahme, daß die Peltierwärme allein elektrisch bedingt und ein Maß für die Potentialdifferenz in der Berührungsstelle zweier Metalle sei, ist sehr zweifelhaft. Betrachten wir den Peltiereffekt als ein nur durch eine Potentialdifferenz bedingtes Phänomen, so müssen wir dasselbe auch für den Thomsoneffekt annehmen, wie sich leicht zeigen läßt. Beides würde nur zutreffen, wenn die Potentialdifferenz in der Berührungsstelle zweier Metalle lediglich eine Folge der Wärmebewegung wäre, spielen aber auch anziehende Kräfte, wie sie bereits Helmholtz für die Verteilung der Elektrizität an solchen Grenzflächen angenommen hat, dabei eine Rolle, so würde die Peltierwärme auch aus einem nichtelektrischen Anteil bestehen. Rein thermodynamische Ueberlegungen können darüber ebensowenig wie über den Sitz der elektromotorischen Kräfte im Thermokreise eine klare Entscheidung geben. Jedoch haben die an die Thomsonsche Theorie sich anschließenden thermodynamische Theorien vor allem von H. A. Lorentz, Budde, Lorberg und Planck die Peltierwärme als aus einem elektrischen und einem nichtelektrischen Anteil bestehend angenommen, daraus folgt dann das gleiche für die Thomsonwärme unmittelbar. Es wäre demnach zu setzen:

$$\Pi = E' + (u_a - u_b),$$

worin E′ die Berührungspotentialdifferenz für die Temperatur T bedeutet und (u_a—u_b) dem nichtelektrischen Teil der Peltierwärme Rechnung trägt. Diese für die Metalle A und B charakteristischen Größen u_a und u_b bezeichnet Planck als „elektromolekulare Energien". H. A. Lorentz, der dieses Glied zuerst einführte, hat gezeigt, daß ihr Temperaturkoeffizient, also $\frac{du_a}{dT}$, oder $\frac{du_b}{dT}$ die eigentliche spezifische Wärme der Elektrizität in dem Metall A resp. B darstellt, d. h. also diejenige Wärmemenge, welche man dem Metall mehr zuführen muß, wenn es geladen als wenn es ungeladen ist. Die sogenannte „spezifische Wärme der Elektrizität" σ Thomsons würde dann aus einem elektrischen Anteil dE_a'' der Potentialdifferenz im Temperaturgefälle des Metalls A und der Lorentzschen „eigentlichen spezifischen Wärme der Elektrizität" $\frac{du_a}{dT}$ bestehen, so daß wir also hätten

$$\sigma_a = \frac{dE_a''}{dT} + \frac{du_a}{dT}.$$

Während hiernach H. A. Lorentz eine Potentialdifferenz sowohl in der Lötstelle wie im Temperaturgefälle annimmt, führt Planck nur die erstere in seine Theorie ein.

Eine anschauliche Deutung dieser Größen, welche auch eine wahrscheinliche Annahme über die hier zweifelhaft bleibenden Fragen ermöglicht, wird die Kombination der Elektronentheorie mit der Thermodynamik liefern.

6b) Kinetische Elektronentheorien der Thermoelektrizität. Den Elektronentheorien der Metalle, wie sie von Riecke, Drude, H. A. Lorentz, J. J. Thomson und anderen entwickelt ist, liegt bekanntlich die Vorstellung zugrunde, daß der elektrische Strom in den Metallen durch freie negative Elektronen geleitet wird, deren Zahl im Kubikzentimeter für jedes Metall charakteristisch ist. Die Elektronen sollen sich in den Metallen wie ein ideales Gas verhalten, vor allem also soll ihnen die normale mittlere kinetische Energie der Wärmebewegung eines idealen Gases zukommen. Da die Konzentrationen und damit die Drucke der Elektronen in den verschiedenen Metallen verschieden sind, so wird an der Grenzfläche zweier Metalle eine Tendenz der Elektronen existieren, von der höheren auf die niedere Konzentration überzugehen, was zur Ausbildung einer Potentialdifferenz führt, genau so wie an der Grenzfläche zweier verschieden konzentrierter Lösungen eines Metallsalzes. Die Arbeit, die bei dem Transport eines Mols Elektronen von dem Druck P_A im Metall A auf den Druck P_B im Metall B gewonnen werden kann, ist unter Voraussetzung der Gültigkeit

der Boyle-Mariotteschen Gleichung $A = RT \log \frac{P_A}{P_B}$, wenn R die Gaskonstante pro Mol bedeutet. Die elektrische Arbeit ist andererseits E'.F, wenn E' die Potentialdifferenz in der Grenzfläche bedeutet, F gleich 9654 elektromagnetischen Einheiten gesetzt wird. Also ist

$$E' = \frac{RT}{F} \log \frac{P_A}{P_B} = RT \log \frac{N_A}{N_B},$$

wenn N_A und N_B die den Drucken P_A und P_B im Metall A und B entsprechende Anzahl der Elektronen im Kubikzentimeter bedeuten.

Die Potentialdifferenz hängt hiernach also lediglich von der Elektronenkonzentration im Metall ab, anziehende Kräfte zwischen den Elektronen und den Metallen, wie sie z. B. auch für Ionen in der Grenzfläche zweier verschiedener Lösungsmittel in Frage kommen, werden also nicht angenommen. Danach ist also auch die Peltierwärme rein elektrischer Natur und gleich jener Potentialdifferenz, also $\Pi = E'$. H. A. Lorentz führt außerdem noch molekulare Kräfte zwischen den Elektronen und den Metallen in die Rechnung ein; da aber diese Kräfte ein Potential besitzen sollen, demnach von der Temperatur unabhängig sind, so wird dadurch nicht viel geändert.

Wäre die Anzahl der Elektronen in der Volumeinheit des Metalles unabhängig von der Temperatur, so würde doch im Temperaturgefälle eine elektromotorische Kraft gleich $\frac{RdT}{F}$ auftreten; sie würde also für alle Metalle gleich sein. Um die verschiedene Größe des Thomsoneffektes und das verschiedene Vorzeichen für verschiedene Metalle zu erklären, muß also eine Abhängigkeit der Elektronenzahl von der Temperatur angenommen werden. So ergibt sich für die Konstante σ des Thomsoneffektes nach der Theorie von Drude und H. A. Lorentz:

$$\sigma = -\frac{R}{F} dT\left(2T \frac{d \log N}{dT} - 1\right),$$

nach der von J. J. Thomson:

$$\sigma = -\frac{R}{F} dT\left(T \frac{d \log N}{dT} - \frac{1}{3}\right).$$

Da nach der Thermodynamik $\frac{d \log N}{dT} = \frac{q}{RT^2}$ ist, worin q die Dissoziationswärme der Elektronen im Metall bedeutet, so läßt sich auch diese in die Formel einführen.

Soweit ein Vergleich mit dem Experiment möglich ist, ist dieser für die Theorie zunächst wenig günstig. So ergeben sich aus der Thermokraft für das Verhältnis $\frac{N_A}{N_B}$ Werte, die von den aus der Leitfähigkeit erschlossenen stark abweichen. Ebenso stimmen die für die Konstante σ des Thomsoneffektes berechneten Werte im allgemeinen mit den beobachteten schlecht überein.

Dies Ergebnis ist nicht sehr auffallend, da die Theorie die Verhältnisse stark idealisiert und zumal den molekularen Kräften wenig Rechnung trägt. Dann aber steht ganz allgemein bekanntlich dieser Elektronentheorie der Metalle die große Schwierigkeit entgegen, daß die nach ihr berechnete Anzahl der freien Elektronen eine viel zu große spezifische Wärme der Metalle ergeben würde. Nach diesen Elektronentheorien berechnet, würde nämlich etwa pro Atom ein Elektron abdissoziiert sein; dann wäre für ein Mol eines Metalles die spezifische Wärme 9 zu erwarten, während sie bekanntlich nach dem Dulong-Petitschen Gesetz nur 6 beträgt. Die Basis dieser Elektronentheorie wird also noch wesentlich zu ändern sein.

6c) Thermodynamische Elektronentheorie der Metalle. Geben die eben besprochenen Elektronentheorien auch keine exakte Formulierung der thermoelektrischen Vorgänge in Metallen, so besitzen sie doch gegenüber den rein thermodynamischen Theorien den Vorzug der Anschaulichkeit. Sie lassen den Mechanismus der thermoelektrischen Wirksamkeit der Metalle deutlich erkennen und machen über den Sitz der einzelnen Potentialdifferenzen im Thermokreise bestimmte und plausible Angaben. Diese Vorzüge der Anschaulichkeit der Elektronentheorie lassen sich nun mit dem Vorzug der Exaktheit der thermodynamischen Formeln weitgehend vereinigen, wenn man den von H. A. Wilson und Richardson eingeführten Begriff der Dampfspannung der Elektronen über einem Metall zu Hilfe nimmt. Bekanntlich werden aus einem glühenden Metall in einen mit steigender Temperatur stark steigendem Maße Elektronen ausgesandt. Dieser Dampfdruck der Elektronen über einem Metall würde etwa dem Partialdruck der Kohlensäure über Calciumkarbonat entsprechen. Wenn es nun auch durch neuere Versuche Fredenhagens sehr wahrscheinlich gemacht ist, daß die bisher gemessene Elektronenaussendung aus glühenden Metallen fast ganz auf chemische Prozesse in der Metalloberfläche zurückzuführen ist, so ist doch gegen die Einführung des Begriffes der Elektronendampfspannung nichts einzuwenden; wir haben ihre Größe nur kleiner anzunehmen, als das nach den bisherigen Messungen geschah. Die Heranziehung dieses Begriffes und seine thermo

dynamische Verwendung zur Berechnung der Thermokräfte ist unabhängig von Bädeker und F. Krüger geschehen. Während aber Bädeker sowohl die Peltierwärme wie die Thomsonwärme als lediglich durch Potentialdifferenzen bedingt ansieht, also die molekularen Kräfte zwischen den Elektronen und Metallen vernachlässigt, hat Krüger diese molekularen Kräfte allgemein berücksichtigt. Diese Vernachlässigung Bädekers gibt den Vorteil der thermodynamischen Berechnung, die exakte Gültigkeit der abgeleiteten Beziehungen zum Teil wieder preis und nähert sich darin ein wenig der kinetischen Elektronentheorie. Die Berücksichtigung der molekularen Kräfte, wie sie von Krüger ausgeführt ist, erfordert hier nun nicht mehr oder minder wahrscheinliche, willkürliche Annahmen, wie sie in der kinetischen Theorie nicht zu vermeiden sind, sondern indem sich diese molekularen Kräfte durch die thermodynamischen Beziehungen in einfacher und bestimmter Weise durch die Wärmetönungen und spezifischen Wärmen, also physikalisch einfache Begriffe, ausdrücken lassen, ist diese Theorie besonderer Annahmen über den Molekularmechanismus enthoben.

Wir wollen daher die wesentlichen Formeln in der allgemeinen von F. Krüger gegebenen Form hier betrachten. Ist der Elektronendampfdruck über dem einen Metall A P_a, über dem Metall B P_b, so ist die Arbeit, die gewonnen werden kann, wenn ein Mol Elektronen aus dem Metall A verdampft und auf B kondensiert wird, $A = RT \log \frac{P_a}{P_b}$. Sie entspricht also der Potentialdifferenz zwischen beiden Metallen, für die sich demnach ergibt

$$E' = \frac{RT}{F} \log \frac{P_a}{P_b},$$

wenn F wieder gleich 9654 gesetzt wird.

Die Peltierwärme ist nun nicht einfach gleich dieser Potentialdifferenz, sondern es kommt noch ein nichtelektrisches Glied hinzu, daß den molekularen Kräften zwischen den Elektronen und den Metallen Rechnung trägt, wir setzen es gleich $(q_{a2} - q_{b2})$, so daß wir haben

$$\Pi = E' + (q_{a2} - q_{b2})$$

$(q_{a2} - q_{b2})$ bedeutet hier also die Wärmemenge, welche beim Uebergang eines Mols freier Elektronen aus einem in das andere Metall wegen der molekularen Kräfte absorbiert wird und die oben mit $(u_a - u_b)$ bezeichnet war. Die Einzelwerte würden den Uebergangswärmen der freien Elektronen aus den Metallen in das Vakuum entsprechen. Differenzieren wir die erste dieser Gleichungen nach der Temperatur, so ergibt sich

$$\frac{dE'}{dT} = \frac{R}{F} \log \frac{P_a}{P_b} + \frac{RT}{F} \frac{d \log \frac{P_a}{P_b}}{dT}.$$

Da nach der Clausius-Clapeyronschen Formel

$$\frac{d \log P_a}{dT} = -\frac{q_a}{RT^2} \text{ und ebenso } \frac{d \log P_b}{dT} = -\frac{q_b}{RT^2}$$

worin q_a und q_b die Verdampfungswärmen der Elektronen aus den Metallen bedeuten, so folgt

$$\frac{dE'}{dT} = \frac{E' - (q_a - q_b)}{T}.$$

Die Verdampfungswärme q_a setzt sich nun zusammen aus der Dissoziationswärme q_{a1} der Elektronen aus dem gebundenen in den freien Zustand innerhalb des Metalls und der Uebergangswärme der freien Elektronen q_{a2} aus dem Metall in das Vakuum; also $q_a = q_{a1} + q_{a2}$ und ebenso $q_b = q_{b1} + q_{b2}$. Also ist

$$\frac{dE'}{dT} = \frac{E' - (q_{a1} - q_{b1}) - (q_{a2} - q_{b2})}{T}.$$

Da andererseits die gesamte thermoelektrische Kraft des Elementes nach der Thomsonschen Gleichung

$$\frac{dE}{dT} = \frac{\Pi}{T}, \text{ also } = \frac{E' + (q_{a2} - q_{b2})}{T}$$

ist, und, wenn mit $dE'' = dE''_a - dE''_b$ die Differenz der Potentialdifferenzen im Temperaturgefälle beider Metalle bezeichnet wird,

$$dE = dE' + dE'' \text{ ist, so folgt}$$

$$dE'' = -(q_{a1} - q_{b1}) \frac{dT}{T} \text{ oder}$$

$$dE_a'' = -q_{a1} \frac{dT}{T} \text{ und } dE_b'' = -q_{b1} \frac{dT}{T}.$$

Die Potentialdifferenzen im Temperaturgefälle sind also durch die Dissoziationswärme innerhalb des Metalls bedingt, wie das auch schon die kinetischen Theorien gelehrt hatten.

Die Thomsonwärme setzt sich nun, wie schon oben erläutert, aus dem elektrischen Anteil, der dieser Potentialdifferenz entspricht, und der wahren spezifischen Wärme der freien Elektronen zusammen, die wir mit r_a und r_b bezeichnen wollen, so daß also wird

$$\sigma_a dT = dE_a'' - r_a dT \text{ und}$$
$$\sigma_b dT = dE_b'' - r_b dT, \text{ also}$$
$$(\sigma_a - \sigma_b) dT = (dE_a'' - dE''_b) - (r_a - r_b) dT.$$

Nach dem ersten Hauptsatze ist aber die Differenz der spezifischen Wärme

$$r_a - r_b = \frac{d(q_{a2} - q_{b2})}{dT},$$

d. h. gleich dem Temperaturkoeffizienten

der Uebergangswärme aus einem Metall in das andere, mithin

$$(\sigma_a - \sigma_b)dT = dE'' - \frac{d(q_{a2} - q_{b2})}{dT}.$$

Die Forderung der Energiegleichung

$dE = dII + (\sigma_a - \sigma_b)dT$ ergibt also

$$dE = dE' + \frac{d(q_{a2} - q_{b2})}{dT} + dE'' - \frac{d(q_{a2} - q_{b2})}{dT}$$

$= dE' + dE''$, wie es sein muß.

Der nichtelektrische Anteil der Peltierwärme ist gleich $(q_{a2} - q_{b2})$, der der Thomsonwärme $(r_a - r_b)\,dT$, da nun

$$\frac{d(q_{a2} - q_{b2})}{dT} = r_a - r_b,$$

so ist also der Temperaturkoeffizient des nichtelektrischen Anteils der Peltierwärme gleich dem nichtelektrischen Anteil der Thomsonwärme.

Alle hier vorkommenden Größen haben eine einfache klare Bedeutung. Der Sitz der thermoelektrischen Kräfte liegt also sowohl in der Berührungsstelle wie im Temperaturgefälle. Eine experimentelle Bestimmung der Einzelwerte und damit eine Berechnung der Einzelpotentialdifferenzen ist leider zurzeit aus dem vorliegenden Versuchsmaterial noch nicht möglich.

Da der Elektronendampfdruck über einem festen und geschmolzenen Metall beim Schmelzpunkt gleich wird, so erklärt die Theorie das Zusammenfallen der Werte der Thermokräfte für festes und geschmolzenes Metall beim Schmelzpunkte, worauf Bädeker zuerst hinwies.

Da ferner der Zusatz eines fremden Metalles nach dem Gesetze der Lösungen den Elektronendruck im ursprünglichen Metall herabsetzen muß, erklärt sich die Tatsache, daß die Thermokraft einer Legierung mehr von der des reinen Metalls abweicht, als nach der Mischungsregel zu erwarten wäre.

6d) Anwendung des Nernstschen Wärmetheorems auf die thermoelektrischen Erscheinungen. Das Nernstsche Wärmetheorem sagt aus, daß in kondensierten, d. h. aus festen und flüssigen Körpern bestehenden Systemen in der Nähe des absoluten Nullpunktes die chemischen Vorgänge ohne Entropieänderung verlaufen, daß also

$$\lim_{T=0} (S_2 - S_1) = 0$$

ist oder, da die Entropieänderung gleich dem Temperaturkoeffizienten der maximalen Arbeit ist, daß

$$\lim_{T=0} \frac{dA}{dT} = 0 \text{ ist.}$$

Für ein Thermoelement ist $\frac{dA}{dT}$ gleich der Thermokraft $\frac{dE}{dT}$, das Theorem verlangt also, daß

$$\lim_{T=0} \frac{dE}{dT} = 0,$$

d. h., daß die Kurven für die Thermokraft $\frac{dE}{dT}$ asymptotisch tangierend gegen Null verlaufen. Dies ist in der Tat, wie oben an dem Diagramm der Messungen Wietzels gezeigt wurde, fast durchgehends der Fall; wenn einige Metalle eine Ausnahme zeigen, indem für sie $\frac{dE}{dT}$ selbst für die Temperatur flüssigen Wasserstoffs noch zunimmt, so ist zu bedenken, daß $\frac{dE}{dT}$ die Differenz zweier Werte $\frac{dE_a}{dT}$ und $\frac{dE_b}{dT}$ (gegen das Vakuum gemessen) darstellt, daß bei hohen Temperaturen diese Einzelwerte ziemlich gleich sein können, während bei tiefen der eine schneller sinkt als der andere, so daß die Differenz zunächst größer wird. Bei sehr tiefen Temperaturen unmittelbar vor dem absoluten Nullpunkt muß dann freilich doch noch eine schnelle Abnahme und ein Konvergieren gegen Null eintreten, wie dies nach Kamerlingh Onnes und Holst z. B. für die Thermokraft Gold-Silber in der Tat bei den tiefsten Heliumtemperaturen eintritt.

6e) Anwendung der Quantentheorie auf die thermoelektrischen Erscheinungen. Die Theorie der Strahlung wie die Kenntnis der spezifischen Wärme fester Körper bei sehr tiefen Temperaturen hat gelehrt, daß die mittlere Energie der Wärmebewegung sich nicht mehr auf die Freiheitsgrade gleichmäßig verteilt, wie es die Anwendung der Statistik auf die klassische Mechanik verlangt. Wie Planck für die Strahlung und Einstein für die spezifische Wärme fester Körper gezeigt hat, erhält man jedoch wieder Uebereinstimmung mit der Beobachtung, wenn man annimmt, daß die Energie in endlichen Quanten, deren Größe der Schwingungszahl proportional ist, emittiert, resp. absorbiert wird. Debye hat die Theorie dadurch verbessert, daß er an Stelle der Eigenfrequenzen der Atome in festen Körpern deren Hauptschwingungen einführte. Neuere Theorien haben diese Anschauung auch auf Gase übertragen; allerdings sind bei diesen erst bei den allertiefsten Temperaturen in der Nähe des absoluten Nullpunktes Abweichungen zu erwarten, die neuerdings von Kamerlingh Onnes und Keesom für Helium tatsächlich gefunden sind. So findet man, daß für ein so „entartetes" Gas der Druck stets größer ist als der der Gleichverteilung der Energie entsprechende „Equi-

partitionswert" $p = \frac{RT}{v}$; bei tieferen Temperaturen nähert sich der Druck, wenn das Gas noch als ideal betrachtet werden kann, einem Wert, der noch von der Dichte, aber nicht mehr von der Temperatur abhängt, dem Nullpunktsdruck. Diese „Entartung" eines Gases tritt bei um so höheren Temperaturen ein, je geringer das Molekulargewicht ist; bei Helium von normaler Dichte machen sich die Abweichungen bei 0° Celsius schon bei der Bestimmung der van der Waalschen Konstante a und b bemerkbar; der „Nullpunktsdruck" beträgt für Helium von normaler Dichte $^1/_4$ mm.

Verhalten sich die freien Elektronen in einem Metall analog wie ein Gas, so müssen bei ihnen diese Abweichungen wegen des geringen Molekulargewichts noch eher eintreten, also schon bei gewöhnlicher Temperatur merklich sein. Keesom hat deshalb diese Quantentheorie der Gase auf die Theorie der Elektronen in Metalle übertragen und besonders mit ihrer Hilfe die thermoelektrischen Erscheinungen bei sehr tiefen Temperaturen zu deuten gesucht. Diese Theorie überwindet zunächst die Schwierigkeit der Equipartitionstheorie, daß bei Annäherung an den absoluten Nullpunkt alle Elektronen an den Molekülen festfrieren müßten, was in Widerspruch mit der Erfahrung zu einem unendlich hohen Widerstand bei diesen Temperaturen führen würde; nach ihr nähert sich vielmehr bei tiefen Temperaturen die Zahl der Elektronen in der Volumeinheit einem konstanten Wert, ebenso ihre mittlere Geschwindigkeit. So verschwindet auch die oben erwähnte Schwierigkeit wegen der spezifischen Wärme der Elektronen in Metallen, denn bei der nach dieser Theorie anzunehmenden Elektronendichte bei Miteinrechnung der Dissoziationswärme beträgt der Anteil der spezifischen Wärme der Elektronen nur etwa $\frac{1}{1000}$ von der des Metalles.

Nach der Berechnung von Keesom würde für sehr tiefe Temperaturen die Thermokraft der dritten und ebenso der Thomsoneffekt, der Peltiereffekt der vierten Potenz der absoluten Temperatur proportional sein. In Uebereinstimmung mit dem Nernstschen Wärmetheorem würde also die Thermokraft in der Nähe des absoluten Nullpunktes gegen Null konvergieren.

Ob aber diese einfachen Gesetze des Proportionalgehens mit der dritten und vierten Potenz der Wirklichkeit entsprechen, dürfte doch etwas zweifelhaft sein, denn die molekularen Kräfte zwischen den Elektronen und Metallen, auf deren Existenz doch vieles hindeutet, sind hier in ebenso wenig befriedigender Weise berücksichtigt wie in den kinetischen Elektronentheorien überhaupt. Hier müssen also zunächst weitere Versuchsergebnisse noch abgewartet werden.

7. **Thermoelektrizität von Elektrolyten.** Die Vorgänge in den elektrolytischen Thermoketten sind zwar komplizierter als die in den metallischen, da in ihnen außer dem Transport von Wärme auch ein solcher des gelösten Elektrolyten stattfindet. Da aber die Theorie der Potentialdifferenzen in Lösungen durch Nernst weitgehend geklärt sind, liegen andererseits die Chancen für eine theoretische Berechnung günstiger. Diese setzt allerdings die Verwendung verdünnter Lösungen voraus, in denen für den osmotischen Druck die Gasgesetze gelten. Die älteren zum Teil mit konzentrierten Lösungen ohne den Leitfaden einer Theorie angestellten Untersuchungen mögen daher hier unberücksichtigt bleiben, zumal sie doch keine theoretische Einsicht in das vorliegende Phänomen gewähren.

Die thermoelektrische Kraft in einer Lösung eines Metallsalzes mit zwei gleichen Metallelektroden, von denen die eine auf höherer Temperatur sich befindet, hängt allerdings von vielen Faktoren ab. Einmal ändert sich die Lösungstension des Metalls mit der Temperatur, worüber wir theoretisch nichts wissen. Ferner kommt in Betracht die Aenderung des osmotischen Druckes mit der Temperatur; diese ist exakt bekannt. Sie bedingt vor allem auch die elektromotorische Kraft im Temperaturgefälle, aber nicht ausschließlich, denn dort sind außerdem noch molekulare Kräfte wirksam, die den gelösten Stoff von Stellen höherer zu solchen niederer Temperatur, eventuell auch umgekehrt treiben, wie sie in dem nicht durch osmotische Kräfte bedingten Anteil des Ludwig-Soretschen Phänomens in Erscheinung treten. Die theoretische Berechnung dieses allgemeinen Falles ist also zurzeit noch nicht möglich, es lassen sich aber Kombinationen von galvanischen Ketten herstellen, in denen diese unbekannten Faktoren sich fortheben und nur der Berechnung zugängliche Größen übrig bleiben. Zu beachten ist dabei noch, daß für verdünnte Lösungen desselben Elektrolyten jene unbekannten Molekularkräfte im Temperaturgefälle von der Konzentration unabhängig sind, also für verschiedene Konzentrationen desselben Elektrolyten denselben Wert besitzen.

Von solchen der Berechnung zugänglichen Thermoketten hat Nernst zunächst folgende angegeben:

Elektrode	Lösung von Konzentration c_1	Lösung von Konzentration c_2	Lösung von Konzentration c_1	Elektrode
T_1	T_1	T_2	T_1	

Die Potentialdifferenzen von beiden auf gleicher Temperatur und in gleich konzentrierten Lösungen befindlichen Elektroden fallen also heraus. Nun beträgt nach Nernst die Potential-

differenz an der Berührungsstelle verschieden konzentrierter Lösungen eines binären Elektrolyten

$$\frac{RT}{F} \cdot \frac{u - v}{u + v} \ln \frac{c_1}{c_2},$$

wenn u die Wanderungsgeschwindigkeit des Kations, v die des Anions, c_1 und c_2 die beiden Konzentrationen bedeuten. Daraus ergibt sich für die Thermokraft der obigen Kombination der Ausdruck:

$$E = \frac{R}{F}\left(\frac{u_1 - v_1}{u_1 + v_1} T_1 - \frac{u_2 - v_2}{u_2 + v_2} T_2\right) \ln \frac{c_1}{c_2}.$$

Die Abhängigkeit der Wanderungsgeschwindigkeiten u und v von der Temperatur ist bekannt, da die Aenderung der Ueberführungszahlen $n = \frac{u}{u + v}$ und $1 - n = \frac{v}{u + v}$ mit der Temperatur gemessen ist.

Diese Gleichung ist von Duane experimentell geprüft und gut bestätigt worden, später auch von Podszus. Als Elektroden dienten Quecksilberelektroden mit Kalomel überschichtet. Folgende der Arbeit von Duane entnommene Zahlen zeigen die Uebereinstimmung zwischen Versuch und Berechnung.

Elektrolyt: KCl, $c_1 = 0,01$ normal, $c_2 = 0,1$ normal

t_1	t_2	$t_2 - t_1$	E gefunden	E berechnet
15,3	24,8	9,5	$-1,97 \cdot 10^{-4}$ Volt	$-1,85 \cdot 10^{-4}$ Volt
15,5	32,1	16,6	3,55 · ,, ,,	$-3,29$ · ,, ,,
15,7	42,1	26,4	4,76 · ,, ,,	5,37 · ,, ,,
15,9	48,5	32,6	$-6,35$ · ,, ,,	$-6,74$ · ,, ,,

Aehnlich gut ist die Uebereinstimmung für Lösungen von NaCl und HCl. Für letztere Lösung besitzt die Thermokraft ein Maximum bei etwa 51°; mit der obigen Formel berechnet sich dasselbe fast genau übereinstimmend.

Ferner zeigte Nernst, daß die Thermokraft einer Kette vom Typus

$$\underset{T_1}{Hg \mid Hg_2Cl_2 \mid} HCl \underset{T_2}{\mid Hg_2Cl_2 \mid} Hg,$$

worin Hg_2Cl_2 als fester Bodenkörper vorhanden ist, sich zwar nicht direkt berechnen läßt, wohl aber die Differenz der Thermokräfte zweier solcher Ketten mit verschiedener HCl-Konzentration, und ebenso die Thermokraft der Differenz zweier Ketten vom Typus

$$\underset{T_1}{Ag \mid} AgNO_3 \underset{T_2}{\mid Ag}$$

mit verschiedenen $AgNO_3$-Konzentrationen.

Da die Formel für die Potentialdifferenz an der Berührungsstelle zweier Lösungen nicht nur, wie oben gezeigt, berechenbar ist, wenn es sich um Lösungen desselben Elektrolyten mit verschiedenen Konzentrationen handelt, sondern auch, wenn zwei Lösungen gleicher Konzentration zweier verschiedener Elektrolyte aneinander grenzen, so könnte man vermuten, daß auch die Thermokraft einer solchen Kombination nach demselben Schema berechenbar wäre. Wie schon Duane zeigte, stimmt aber die Thermokraft einer solchen Kette durchaus nicht mit der Beobachtung überein, die Werte waren meist zehnmal größer als die berechneten. Dies ist aber auch zu erwarten, denn während bei verschiedenen Konzentrationen desselben Elektrolyten die molekularen Kräfte im Temperaturgefälle nach dem Superpositionsprinzip gleich sind, wie schon erwähnt, ist das natürlich für verschiedene Elektrolyte durchaus nicht mehr der Fall. Indem man die berechneten Werte von den beobachteten abzieht, bekommt man so jedoch die lediglich durch die molekularen Kräfte im Temperaturgefälle bedingten Thermokräfte. Diese gesamte Thermokraft solcher Ketten, die Podzus gemessen hat, ist der absoluten Temperatur proportional. Die molekularen Kräfte ordnen sich für Elektrolyte mit gleichem Anion in eine Reihe, die der Stellung des Kations im periodischen System entspricht. Eine Berechnung dieser Kräfte aus anderen Daten ist noch nicht gelungen. Einfacher noch erhält man diese Differenz der Thermokräfte für zwei verschiedene Elektrolyte, die lediglich durch die molekularen Kräfte bedingt sind, wenn man zwei Thermoketten mit Elektroden derselben Art, aber mit verschiedenen Elektrolyten mißt, wie das Podzus auch getan hat. Es ergeben sich so dieselben Werte, ihre Größenordnung liegt zwischen 10^{-4} bis 10^{-3} Volt pro Grad.

Die Peltierwärme an der Grenzfläche von Metallen und Elektrolyten ist von H. Jahn genau gemessen. Er fand z. B. folgende Werte für $\frac{96540}{60 \cdot 60}$ Coulomb.

	Π	$T \frac{dE}{dT}$
Kupfer-Kupfersulfat	9,38 kg cal	9,37
Zink-Zinksulfat	9,47 ,,	9,34
Kadmium-Kadmiumsulfat	8,17 ,,	7,61

Die Thomsonsche Gleichung $\frac{dE}{dT} = \frac{\Pi}{T}$ erweist sich also auch hier als erfüllt, obgleich das nach der Theorie nicht unbedingt nötig wäre.

Von Bagard ist auch der Thomsoneffekt in Elektrolyten beobachtet und zwar in Lösungen von $ZnSO_4$, $ZnCl_2$, $CuSO_4$; an Lösungen von $NiSO_4$ war kein Effekt nachzuweisen.

8. Praktische Anwendungen der Thermoelektrizität. 8a) Praktische Anwendung der Thermoelektrizität zur Strom- und Kälteerzeugung. Die bequeme Art, mit der sich bei Thermoelementen Wärme in

Elektrizität umsetzen läßt, hat vielfache Versuche gezeitigt, Thermosäulen zur Lieferung stärkerer Ströme für technische Zwecke zu konstruieren. Hierbei kommt es natürlich darauf an, eine möglichst hohe Thermokraft bei geringerem inneren Widerstand zu erreichen und ferner den unvermeidlichen Wärmeverlust durch Leitung und Strahlung auf ein Minimum zu reduzieren. Diese Aufgabe hat zur Konstruktion einer sehr großen Zahl aller möglichen Formen von Thermosäulen geführt, fast durchgehends ohne eine klare Einsicht in den erreichbaren Nutzeffekt lediglich durch empirisches Probieren.

Von dieser großen Zahl von Modellen können nur einige wenige hier herausgegriffen werden. Sie bedienen sich zur Erwärmung der einen Lötstelle sämtlich der Gasheizung, speziell des Bunsenbrenners. Wegen ihres verhältnismäßig guten Nutzeffektes und ihrer Haltbarkeit hat sich die von der Firma J. Pintsch-Berlin durchkonstruierte Gülchersche Thermosäule vielfach eingeführt. Die thermoelektrisch wirksamen Metalle in ihr sind einerseits reines Nickel, andererseits ein Antimon-Zink-Legierung. Ihre praktische Ausführung gibt die nebenstehende Figur 9, ihre innere Konstruktion Figur 10

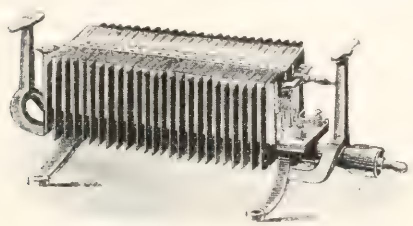


Fig. 9.

wieder. Gülcher hatte es als praktisch und günstig für den Nutzeffekt erkannt, für die Thermoelemente statt der Stäbe Röhren zu benutzen, die nur an einem Ende erwärmt werden, während der andere bedeutend größere Teil zur Abkühlung dient. Die Elemente sind in zwei Reihen hintereinander geschaltet angeordnet. Das mit Luft

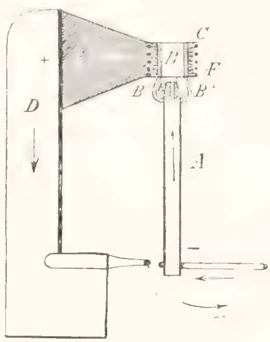


Fig. 10.

gemengte Gas tritt aus einem Kanal in der Schieferplatte, die die Thermoelemente in der Mitte zusammenhält in die Nickelröhren A (Figur 10), welche den positiven Pol bilden, von dort in die Specksteinbrenner E. Hier erwärmt die blaue Flamme das schmiedeeiserne Verbindungsstück B′, dessen unterer Teil mit den Nickelröhren, dessen oberer mit den Hohlzylindern C und der Antimonlegierung verbunden ist. An diese Antimonlegierungsstücke C sind dreieckige Verlängerungen C′ angesetzt, an die weiter die nach unten gehende Kupferstreifen D angelötet sind. Diese Kupferstreifen führen zu dem nächstfolgenden Nickelrohr und dienen ferner zur Kühlung durch Luftzirkulation.

Es sind drei Typen im Handel. Ihre Konstanten (bei einem normalen Gasdruck und etwa 10 Minuten nach dem Anzünden) gibt folgende kleine Tabelle wieder:

Type	Anzahl der Elemente	Gasverbrauch in Litern pro Stunde	E.M.K in Volt	Nutzbare Klemmenspannung in Volt	Widerstand in Ohm
1	26	70	1,5	0,75	0,25
2	50	130	3,0	1,50	0,50
3	66	170	4,0	2,00	0,56

Alle drei Größen liefern etwa 3 Ampere. Die entwickelte elektrische Energie beträgt daher etwa 70 Watt für 1 cbm Gasverbrauch in der Stunde. Die Betriebskosten betragen 1, 2 und 2½ Pfennig für die Säule und Stunde.

Ein anderes Beispiel einer Thermosäule zur Stromlieferung ist die in Figur 11a und b wiedergegebene Säule von Noë, die einerseits ebenfalls eine Antimon-Zink-Legierung und andererseits Neusilber benutzt, das in der thermoelektrischen Spannungsreihe auf Nickel und Wismut folgt. Die 27 mm langen und 7 mm dicken Antimon-Zink-Stäbchen m sind im Kreise angeordnet, sie werden durch die Neusilberdrähte n (einzeln oder zu 6 bis 8 in Bündeln vereinigt) verbunden. Den Lötstellen wird die Wärme durch die Heiz-

stifte h zugeführt, die zwecks gleichmäßiger Erwärmung mit dem zentralen Glimmerblatt g in Berührung stehen. Um die äußeren Enden der Antimon-Zink-Stäbchen zu kühlen, sind an sie 10 cm lange und 4 bis 5 cm breite,

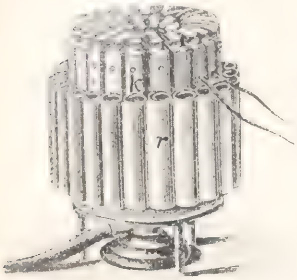


Fig. 11a.

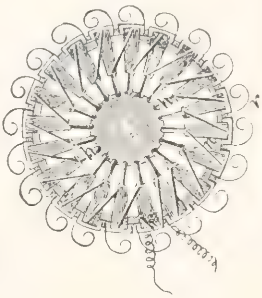


Fig. 11b.

spiralförmige und berußte Kupferbleche r angelötet. Eine derartige Säule aus 132 Elementen gab bei einem stündlichen Gasverbrauch von 160 bis 400 l eine thermoelektrische Kraft von 2 bis 8 Volt, ihr Widerstand betrug 10,7 bis 13,5 Ohm.

Der maximale Wirkungsgrad soll bei der Säule von Gülcher 16%, bei der von Noë 6% betragen, gemessen wurden nur 0,66, resp. 0,2%.

Eine theoretische Berechnung des Nutzeffektes von Thermosäulen hat zuerst Lord Rayleigh gegeben, später J. Kollert; beide untersuchen wesentlich den Wärmeverlust durch Leitung in den Elementen, berücksichtigen nicht die reversiblen Wärmeumsetzungen und sehen von Wärmeverlusten durch äußere Wärmeleitung und durch Strahlung ab. Experimentell hat H. Hoffmann für einen bestimmten Fall die Verlustwärme bestimmt und eine Formel aufgestellt, welche die Verlustwärme für andere Dimension abzuleiten gestatten soll. Eine eingehende Durchrechnung unter Berücksichtigung aller Faktoren ist erst neuerdings von E. Altenkirch gegeben unter der Voraussetzung kleiner Temperaturdifferenzen, so daß die Thermokraft der Temperaturdifferenz proportional gesetzt und der Thomsoneffekt vernachlässigt werden kann. Er zeigt, daß es für den Nutzeffekt nicht auf die Größe des elektrischen Leitvermögens des thermoelektrischen Metalls ankommt, sondern allein auf sein Verhältnis zum Wärmeleitvermögen. Da für die meisten Metalle nach dem Gesetz von Wiedemann-Franz dies Verhältnis konstant ist, kommt es also für ein günstiges Metall auf die mehr oder minder großen Abweichungen von diesem Gesetz an, die sich vor allem bei Legierungen finden. Diese Rechnungen zeigen, daß selbst für Kombinationen mit relativ hohen Thermokräften die Thermosäule eine recht unvollkommene thermodynamische Maschine bleibt, deren maximaler Nutzeffekt nur wenige Prozent beträgt, während der wirklich erreichte noch weit darunter bleibt. Daß der wirkliche den maximalen Nutzeffekt nicht erreicht, liegt außer an den Verlusten durch Strahlung und äußerer Wärmeleitung daran, daß die Temperatur der Lötstelle nicht mit der der erwärmten Metalloberfläche identisch ist, deren Temperatur wiederum unter der des Heizgases bleibt.

Infolge dieser ungünstigen Oekonomieverhältnisse haben daher auch die Thermosäulen zur Stromlieferung keine praktische Bedeutung gewinnen können; durch die Vorzüge der Akkumulatoren sind sie jetzt fast völlig aus dem Gebrauch verdrängt worden.

Kaum günstiger liegen die Verhältnisse für die umgekehrte Verwendung von Thermoelementen zur Kälteerzeugung. Es ist praktisch unter Kühlung durch Leitungswasser durch starke Ströme bei geeigneter Anordnung, die die Joulesche Wärmeentwicklung möglichst herabsetzt, eine Temperaturerniedrigung von etwa 10° z. B. in einer Röhre zu erreichen. Die Abhängigkeit des Nutzeffektes solcher thermoelektrischen Kältemaschinen, die etwa zur Bereitung von Speiseeis dienen könnten, ist ebenfalls von G. Altenkirch einer eingehenden Berechnung unterzogen. Der Nutzeffekt ist auch hier sehr schlecht, so daß anders als zu Luxuszwecken eine thermoelektrische Kältemaschine wohl nicht in Frage kommt. Praktische Ausführungsformen, die im Handel käuflich wären, scheinen aber bisher nicht vorzuliegen. Dagegen gibt es eine Anzahl Patentanmeldungen solcher Apparate.

8b) Praktische Anwendung der Thermoelektrizität zur Temperaturmessung. Das wichtigste praktische Anwendungsgebiet für Thermoelemente bildet ihre Verwendung zur Messung hoher Temperaturen. Ist die thermoelektrische Kraft für eine bestimmte Metallkombination einmal in einem möglichst großen Temperaturintervall gemessen, so kann nun umgekehrt die Messung der Thermokraft zur Bestimmung der Temperatur dienen. Dies ist vor allem wichtig für die Temperaturen zwischen 300° bis 1600°, ein Gebiet, in dem die gewöhnlichen Quecksilberthermometer nicht mehr anwendbar und die für sehr hohe Temperaturen brauchbare Methode der optischen Temperaturmessung noch relativ ungenau ist. Als Vorzug für die thermoelektrische Temperaturmessung ist besonders zu berücksichtigen die geringe Wärmekapazität der Lötstelle, die Temperaturänderungen sehr schnell folgt, die Bequemlichkeit der Temperaturablesung an einem geeichten Thermo-

meter und die Aufstellung und Ablesung dieses Instrumentes von einem irgendwo, beliebig weit von der Stelle, deren Temperatur gemessen wird, entfernten Orte.

Man verwendet für derartige Temperaturmessungen je nach dem Temperaturbereich und den sonstigen Bedingungen verschiedene Thermoelemente, so Silber-Konstantan, Kupfer-Konstantan, Platin-Platiniridium, vor allem aber Platin-Platinrhodiumlegierung. Dieses letztere und zwar mit einer zehnprozentigen Platinrhodiumlegierung ist besonders für hohe Temperaturen jetzt fast ausschließlich in Benutzung. Seine thermoelektrische Kraft ist wiederholt und sehr genau gemessen worden; nach ihren neuesten, sorgfältigen Bestimmungen geben Day und Sosman für ein Platin-Platinrhodium-Element von Heraeus-Hanau für das Intervall von 400° bis 1600° C folgende Formel an:

$$E = -169 + 7{,}57 . t + 0{,}002648\, t^2 - 0{,}0000004724\, t^3 \text{ Mikrovolt.}$$

Umgekehrt läßt sich zwischen 400° und 1400° die Temperatur durch folgende Gleichung darstellen:

$$t = 0{,}1376\, E - 4{,}841 . 10^{-6}\, E^2 + 1{,}378 . 10^{-10}\, E^3.$$

Nach oben hin kann das Element bis etwa 1600°, nach unten hin bis etwa + 200° benutzt werden; unterhalb dieser Temperatur wird seine Empfindlichkeit zu gering, weshalb man hier besser andere Elemente benutzt. Für sehr tiefe Temperaturen bis zu 20° absoluter Temperatur ist übrigens die Thermokraft dieses Le Chatelier-Thermoelementes von Wietzel gemessen; die nebenstehende Figur 12 gibt die Kurve der Thermokraft in dem ganzen Intervall von + 20° bis + 1500° absoluter Temperatur wieder.

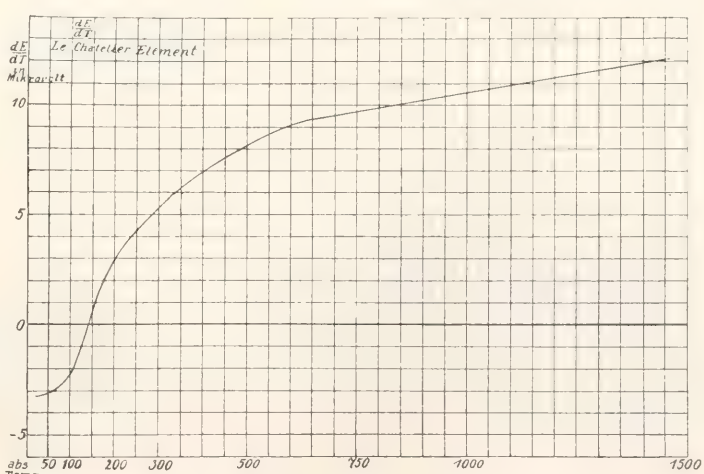


Fig. 12.

Da die Elemente sich stets etwas verschieden verhalten, so muß jedes Element geeicht werden. Man taucht zu dem Zweck das Thermoelement, gegen direkten Kontakt am besten durch dünne Porzellanröhrchen geschützt, in Bäder von genau bekannter Temperatur. Als solche Bäder dienen z. B. geschmolzene Metalle, wie sie folgende Tabelle enthält:

Substanz	Atmosphäre darüber	Tiegelmaterial	Schmelztemperatur in Celsiusgraden
Kadmium	Luft	Graphit	320°
Zink	..	..	418°
Antimon	CO	..	629°
Aluminium	..	..	658°
Silber	..	..	960°
Gold	..	..	1062°
Nickel	N_2	Magnesia	1452°
Palladium	Luft	..	1549°

Die Luft im Tiegel muß bei einer Anzahl von Metallen durch CO oder N_2 ersetzt werden, um die Metalle vor Oxydation zu schützen, die eine wesentliche Aenderung des Schmelzpunktes bedingen kann. Natürlich müssen die Metalle sehr rein sein. Die Festlegung dieser Temperaturen ist mit Hilfe des Gasthermometers geschehen.

Für sehr tiefe Temperaturen kommen noch folgende Siedetemperaturen als Fixpunkte in Betracht:

Substanz	Siedepunkt in Celsiusgraden bei 760 mm Druck
Kohlensäure	— 78,2°
Sauerstoff	— 182,7°
Stickstoff	— 195,6
Wasserstoff	— 252,5°

In bequemer und genauer Weise kann man die Eichung auch so bewerkstelligen, daß man zwischen die Enden des Thermoelementes ein kurzes Stück eines Drahtes von bekanntem Schmelzpunkt, gewöhnlich Golddraht, bringt, diesen Draht durchschmilzt

und die Thermokraft im Moment des Durchschmelzens abliest.

Für tiefe Temperaturen eignen sich Thermoelemente aus Konstantan-Eisen oder Kupfer-Neusilber. Ersteres wurde von Holborn und Wien mit dem Wasserstoffthermometer verglichen; hat seine eine Lötstelle die Temperatur 0° C, so ist

$$t = -0{,}01780 \, . \, E - 0{,}8784 \, . \, 10^{-6} \, E^2.$$

Diese Formel gilt zwischen 0° und —190°.

Für noch tiefere Temperaturen bis zu der des flüssigen Heliums herab, wird auch dies Element zu unempfindlich, hier ist ein Gold-Silber-Thermoelement am brauchbarsten, da seine Thermokraft noch ansteigt, um erst unmittelbar beim absoluten Nullpunkt abzufallen.

Die Temperatur der einen Lötstelle wird bei diesen Messungen auf 0° C gehalten. Die thermoelektrische Kraft wird mit einem geeignetem Millivoltmeter meist nach dem Deprez-d'Arsonval-Prinzip gemessen, für das Le Chatelier-Thermoelement gibt es solche mit fertig geeichter Temperaturskala, Fig. 13

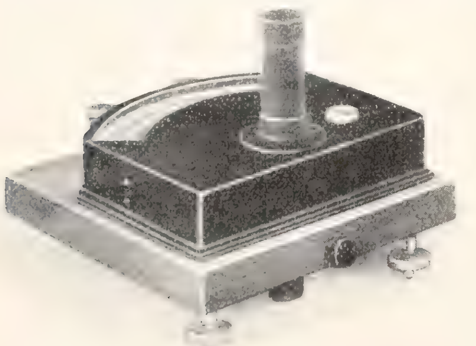


Fig. 13.

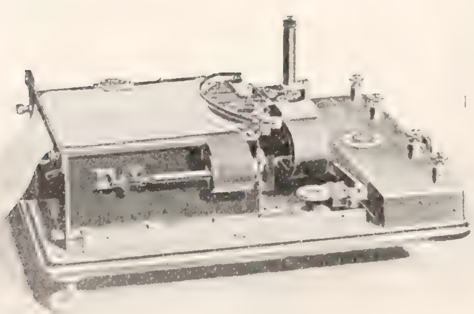


Fig. 14.

gibt ein solches von der Firma Siemens und Halske wieder, Fig. 14 ein gleiches mit Registriervorrichtung. Solche Temperaturmeßeinrichtungen, zum Teil mit Fernanzeiger, sind in technischen Betrieben, wie in chemischen Fabriken, Gießereien usw. vielfach in Gebrauch. Man bezeichnet sie als thermoelektrische Pyrometer.

Für sehr genaue Messungen wird die thermoelektrische Spannung nicht durch direkte Ablesung, sondern durch Kompensation gemessen; so wird der wenn auch meistens geringe Fehler eliminiert, der in der Veränderlichkeit des allerdings kleinen Widerstandes des Thermoelementes mit der Temperatur enthalten ist. Für dies Verfahren sind besonders bequeme, thermokraftfreie Kompensationsapparate von Hausrath, Diesselhorst u. a. konstruiert, die nur einen kleinen Widerstand haben.

Bei der thermoelektrischen Temperaturmessung ist auf verschiedene Fehlerquellen sorgfältig zu achten. Die größte Gefahr bildet die Infektion des Thermoelements durch die Dämpfe der umgebenden Metalle oder des Tiegelmaterials, vor allem von Silikaten. Die Elemente müssen deshalb öfters nachgeeicht werden. Bei langem Eintauchen in sehr hohe Temperaturen ist Verdampfung und Aenderung der Zusammensetzung des Elements, auch Brüchigwerden zu befürchten. Auch mechanische Deformation, wie starkes Biegen, Knicken, Tordieren ist zu vermeiden.

8c) **Praktische Anwendung der Thermoelektrizität zur Strahlungsmessung.** Zur Messung strahlender Wärme dienen aus vielen hintereinandergeschalteten Einzelelementen zusammengesetzte Thermosäulen, die so angeordnet sind, daß nur die eine Hälfte der Lötstelle bestrahlt wird, während die abwechselnd zwischen diesen liegenden Lötstellen vor Strahlung geschützt auf konstanter Temperatur bleiben. Eine solche Thermosäule hat zuerst Nobili aus etwa 30 3 bis 4 cm langen Wismut- und Antimonstäbchen konstruiert; die Figur 15 läßt diese Konstruktion klar erkennen. Diese Säule ist kaum noch in Gebrauch, da sie einerseits nicht sehr empfindlich ist und

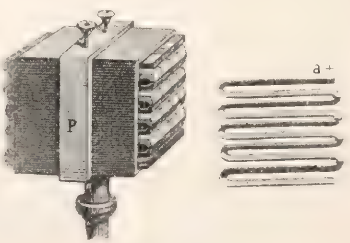


Fig. 15.

andererseits schnellen Aenderungen der Bestrahlung der großen spezifischen Wärme wegen zu langsam folgt.

Eine außerordentlich empfindliche Ther-

mosäule ist von H. **Rubens** konstruiert, die im Gegensatz zu der flächenhaften Nobilischen eine lineare Thermosäule darstellt, also vor allem für Messungen mit spektral zerlegter Strahlung geeignet ist. Sie besteht aus 20 Eisen-Konstantanelementen; ist auch die Thermokraft dieser Drähte geringer als die der Wismut-Antimonstäbe, so bieten sie doch den großen Vorteil, sich zu sehr feinen Drähten ausziehen zu lassen. Die Fig. 16 läßt die Anordnung leicht erkennen. Die 20 ungeradzahligen Lötstellen sind in der Mitte in einer Länge von etwa 2 cm angeordnet, die anderen vor Strahlung geschützten Lötstellen sind rechts oder links davon in 5 mm Abstand angebracht. Die mittleren Lötstellen sind zu Kreisscheibchen von etwa 1 mm Durchmesser flach gewalzt und berußt. Der Widerstand beträgt 3,5 Ohm. Bei Verwendung eines Panzergalvanometers mit $1{,}4 . 10^{-10}$ Amp. Empfindlichkeit (1 m Skalenabstand) entspricht 1 mm Ausschlag einer Temperaturänderung von etwa $1{,}1 . 10^{-6}$ Grad. Das Aeußere der Thermosäule gibt Figur 17 wieder.

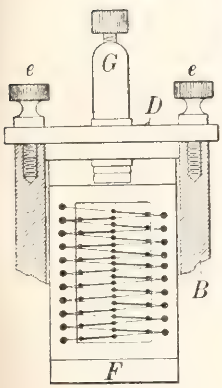


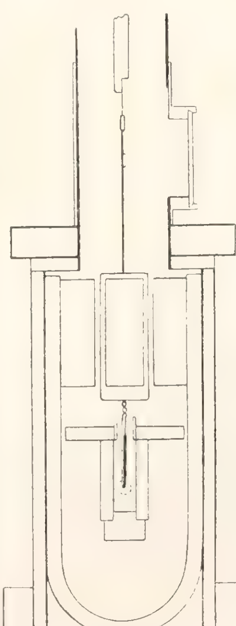
Fig. 16.


Fig. 17.

Wie zuerst **Lebedew** gezeigt hat, läßt sich die Empfindlichkeit sehr dünner Thermoelemente durch starkes Evakuieren auf 0,01 bis 0,001 mm Hg stark steigern, bei berußten Elementen auf etwa das Siebenfache, bei blanken auf das Fünfundzwanzigfache; diese Steigerung beruht auf der Beseitigung der Wärmeableitung durch das umgebende Gas. **Johansen** hat die Abhängigkeit der Empfindlichkeit von der Drahtdimension (bei dicken Drähten tritt natürlich die Verbesserung durch Evakuieren nicht auf) und anderen Faktoren eingehend theoretisch untersucht. Hiernach sind die Bedingungen maximaler Empfindlichkeit: 1. der Wärmeverlust durch Drahtableitung muß gleich dem Wärmeverlust durch Strahlung an der Lötstelle sein, 2. die Radien der Drähte sind so zu wählen, daß das Verhältnis der Wärmeableitung zu dem elektrischen Widerstand gleich groß ist, 3. der Galvanometerwiderstand muß gleich dem Widerstand des Thermoelementes sein.

Neuerdings werden auch Silber-Wismut-Thermosäulen hergestellt, da es gelungen ist, sehr dünne Wismutdrähte herzustellen; sie sollen die Eisen-Konstantanelemente an Empfindlichkeit übertreffen.

Die Verwendung dieser Thermosäulen erfordert die Verwendung äußerst empfindlicher Galvanometer. Ein für sich fertiges Instrument zur Strahlungsmessung mit Hilfe eines Thermoelements stellt das zuerst von **Boys** konstruierte sogenannte Radiomikrometer dar. Es besteht aus einem in sich geschlossenen Thermoelement, das an einem feinen Quarzfaden in einem starken Magnetfelde aufgehängt wird, wie es Figur 18 zeigt. Wird die eine Lötstelle durch Strahlung erwärmt, so entsteht in dem Element ein Thermostrom, der eine Ablenkung des aufgehängten Systems im Magnetfelde zur Folge hat. Das ganze Gefäß, in dem das System aufgehängt ist, wird mäßig evakuiert. Das Instrument übertrifft die Thermosäule an Empfindlichkeit und hat vor ihr den Vorzug der magnetischen Störungsfreiheit; es ist jedoch sorgfältig, erschütterungsfrei mit Hilfe der **Julius**schen Vorrichtung aufzuhängen.


Fig. 18.

8d) Praktische Anwendungen der Thermoelektrizität zur Messung von Wechselströmen und elektrischen Schwingungen. In ganz analoger Weise wie bei dem Radiomikro meter zur Messung von Wärmestrahlung ist das Thermoelement zur Messung von Wechselströmen in dem von **Duddell** konstruierten sogenannten Thermogalvanometer verwandt; auch hier befindet sich ein beweglich aufgehängter Rahmen in einem starken Magnetfelde, an dem unteren Teil

des Rahmens sitzt das Thermoelement (aus Antimon-Wismut). Die eine Lötstelle desselben wird durch Strahlung von einem feinen Hitzdraht aus Gold, versilbertem Quarz oder ähnlichem erwärmt, durch den der Wechselstrom hindurchgeht. Da der kurze Draht selbst induktionsfrei ist, ist der Apparat mit ungeänderter Empfindlichkeit für Wechselströme beliebiger Frequenz, also auch für elektrische Schwingungen verwendbar und bequem mit Gleichstrom zu eichen. Seine Empfindlichkeit beträgt bei 1 m Skalenabstand etwa 10^{-7} Amp. pro Skalenteil. Die Anordnung gibt Figur 19, eine Ausführungsform der Cambridge Scientific Instrument Co. Figur 20 wieder.

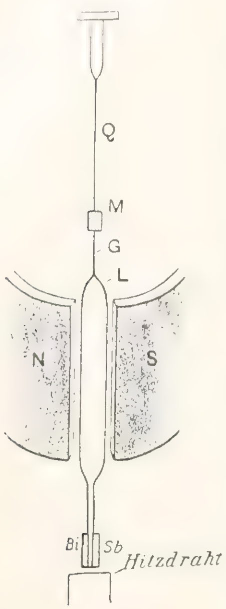


Fig. 19.

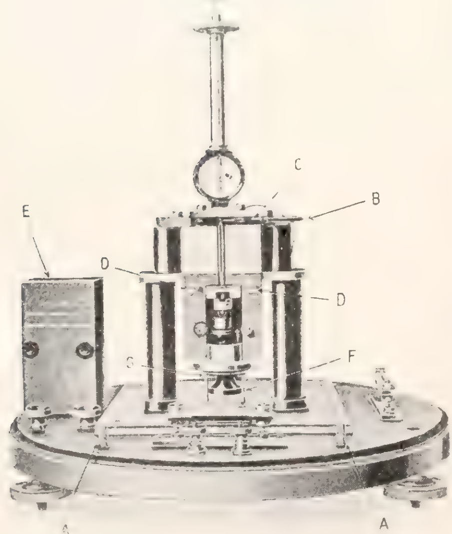


Fig. 20.

In anderer Weise wird die Thermokraft zum Nachweis elektrischer Wellen benutzt bei den sogenannten Thermodetektoren. Die Bedingung möglichst großer Temperaturerhöhung an der Kontaktstelle, möglichst kleine Masse und Oberfläche, wird hier dadurch erreicht, daß der eine Körper des Thermoelementes mit einer scharfen Spitze oder Kante den anderen berührt. Man benutzt hierzu Kombinationen mit möglichst hoher Thermokraft wie Tellur-Aluminium, Tellur-Bleiglanz, Silicium-Kupfer, Stanniol-Bleiglanz und Graphit-Bleiglanz. Der Druck der Spitze gegen die Platte kann durch Feinverstellung eines Federdruckes geändert werden.

9. **Thermomagnetische Effekte.** Als dem eigentlichen Gebiet der Thermoelektrizität fernerstehend, sollen die interessanten von v. Ettinghausen und Nernst entdeckten thermomagnetischen Erscheinungen hier nur kürzer besprochen werden. Sie bilden in vieler Hinsicht das Gegenstück zu den galvanomagnetischen Effekten, von denen der Halleffekt der wichstigte ist. Wie dieser treten sie am stärksten im Wismut in Erscheinung. Haben wir ein Koordinatensystem mit den Achsen X, Y, Z, so möge durch eine Wismutplatte mit der Fläche x . y und der Höhe z in der Richtung der X-Achse ein Wärmestrom fließen, während ein magnetisches Feld in Richtung der Z-Achse senkrecht zur Platte steht; dann entsteht in Richtung der Y-Achse ein thermomagnetischer Strom. Dieser Effekt wurde von v. Ettinghausen und Nernst entdeckt.

Fließt umgekehrt, bei ungeändertem Magnetfeld ein primärer elektrischer Strom in Richtung der Y-Achse, so entsteht ein Wärmestrom in Richtung der X-Achse, wie v. Ettinghausen fand, in derselben Richtung entsteht hier die Potentialdifferenz des Halleffektes.

Fließt schließlich in Richtung der Y-Achse ein Wärmestrom im gleichen Magnetfelde, so entsteht auch ein Wärmestrom in Richtung der X-Achse, wie Leduc und Righi zeigten. Hier werden also die Wärmestromlinien im Magnetfelde ähnlich gedreht, wie die elektrischen Stromlinie im Magnetfeld beim Halleffekt.

Zu diesen Transversaleffekten kommen noch longitudinale. Fließt ein Wärmestrom in Richtung des Magnetfeldes durch die Wismutplatte, so entstehen an den Rändern der Platte in dieser Richtung Potentialdifferenzen. Dieser Effekt ist offenbar mit der oben besprochenen Aenderung der thermoelektrischen Kraft des Wismuts im longitudinalen Magnetfelde identisch. Fließt umgekehrt in Richtung des Magnetfeldes ein primärer elektrischer Strom, so entsteht in derselben Richtung eine Temperaturdifferenz an den Plattenrändern; dieser Effekt entspricht also dem Auftreten der Peltiereffekte bei Wismut im Magnetfelde. Diese longitudinalen Effekte sind in erster Annäherung dem Quadrate der Feldstärke proportional, bleiben also bei Umkehr der Richtung des Magnetfeldes ungeändert.

Die Effekte sind außer beim Wismut und den ferromagnetischen Metallen neuerdings auch an einer Reihe anderer Metalle gemessen. Immerhin ist die nähere Kenntnis dieser Effekte noch recht lückenhaft.

Noch schlechter ist es um die Theorie dieser Erscheinungen bestellt. Das Energieprinzip und der zweite Hauptsatz der Thermodynamik ergeben nur wenige Anhaltspunkte. Einen näheren Einblick ließ zunächst die Elektronentheorie

der Metalle erhoffen; sie hat aber besonders auf diesem Gebiet nicht nur quantitativ, sondern auch qualitativ versagt; ist doch bei ausschließlicher Annahme der Existenz freier negativer Elektronen (freie bewegliche positive Elektronen oder sonstige bewegliche Träger anzunehmen, ist aus vielen Gründen unzulässig) das verschiedene Vorzeichen der Halleffekte bei verschiedenen Metallen durchaus unerklärlich. Die weitere theoretische Klärung dieses Gebiets muß daher noch von der Zukunft erwartet werden.

Literatur. *Allgemeines:* **G. Wiedemann**, *Die Lehre von der Elektrizität, 2. Aufl. Braunschweig 1894; Band 2, S. 230, Kapitel Thermoelektrizität.* — **F. Braun**, *Thermoelektrizität in Winkelmanns Handbuch der Physik, 4. Bd., 2. Hälfte, S. 730, 2. Aufl. Leipzig 1905.* — **K. Baedeker**, *Die elektrischen Erscheinungen in metallischen Leitern. Braunschweig 1911.* — **Franz Peters**, *Thermoelemente und Thermosäulen. Halle a. S. 1908.*

Spezielles: Zu 2*b* und 2*c*: **A. L. Bernoulli**, *Neuere Arbeiten über die Thermoelektrizität von Legierungen und Verbindungen, Jahrbuch der Radioaktivität und Elektronik*, 9, *270, 1912.*

Zu 3*b*: **E. Wagner**, *Einfluß des hydrostat. Druckes auf die Stellung der Metalle in der thermoelektrischen Spannungsweite, Ann. d. Phys., (4),* 27, *955, 1908.* — **E. Siegel**, *Ebenda,* 38, *588, 1912.*

Zu 3*e*: **F. Weidert**, *Ueber den Einfluß der Belichtung auf die thermoelektrische Kraft des Selens, Diss. Rostock 1905.*

Zu 3*g*: **P. Cermak**, *Thermoelektrische Kraft und Peltiereffekt beim Uebergang vom festen zum flüssigen Aggragatzustand, Ann. d. Phys. (4),* 26, *521, 1908.* — **P. Cermak und H. Schmidt**, *Ebenda,* 35, *19, 1911.*

Zu 6*a*: **P. Cermak**, *Ueber die Theorien der Thermoelektrizität und ihre Erfüllung durch neuere experimentelle Ergebnisse, Jahrbuch der Radioaktivität und Elektronik,* 8, *241, 1911.*

Zu 6*b*: **F. Riecke**, *Ueber die Elektronentheorie des Galvanismus und der Wärme, Jahrb. der Radioaktivität und Elektronik,* 3, *24, 1906.* — **J. Koenigsberger und J. Weiss**, *Ueber die thermoelektrischen Effekte und die Wärmeleitung an einigen Elementen und Verbindungen und über die experimentelle Prüfung der Elektronentheorien, Ann. d. Phys.,* 35, *1, 1911.*

Zu 6*c*: **F. Krüger**, *Ueber die Anwendung der Thermodynamik auf die Elektronentheorie der Thermoelektrizität II, Physikal. Zeitschr.,* 12, *360, 1911.*

Zu 6*d*: **W. Nernst**, *Theoretische Chemie, 6. Aufl., S. 699. Stuttgart 1912.* — **G. Wietzel**, *Ueber das thermoelektrische Verhalten der Metalle bei tiefen Temperaturen, Diss. Berlin 1913.*

Zu 6*e*: **W. H. Keesom**, *Zur Theorie der freien Elektronen in Metallen, Phys. Zeitschr.* 14, *665, 1913.*

Zu 7: **W. Nernst**, *Ueber die elektromotorische Wirksamkeit der Ionen, Zeitschr. f. phys. Chem.,* 4, *169, 1889.* — **H. Jahn**, *Grundriß der Elektrochemie, 2. Aufl. S. 369 und 304. Wien 1905.* — **Podszus**, *Ann. d. Phys. (4),* 27, *859, 1908.*

Zu 8*a*: **F. Peters**, *Thermoelemente und Thermosäulen. Halle 1908.* — **F. Altenkirch**, *Ueber den Nutzeffekt der Thermosäule, Phys. Zeitschr.,* 10, *560, 1909.* — **Derselbe**, *Elektrothermische Kälteerzeugung und reversible elektrische Heizung, Phys. Zeitschr.,* 12, *920, 1911.*

Zu 8*b*: **F. M. Jaeger**, *Eine Anleitung zur Ausführung exakter physiko-chemischer Messungen bei höheren Temperaturen. Groningen 1913.* — **Br. Thieme**, *Temperaturmeßmethoden. Berlin 1912.*

Zu 8*c*: **L. Graetz**, *Wärmestrahlung in Winkelmanns Handbuch der Physik, 2. Aufl.,* 3. *Bd., 1. Hälfte, Wärme, S. 241. Leipzig 1906.* — **O. D. Chwolson**, *Lehrbuch der Physik,* 2. *Bd., S. 163. Braunschweig 1904.* — **E. S. Johansen**, *Ueber die Vakuumthermosäule als Strahlungsmesser, Ann. d. Phys. (4),* 33, *517, 1910.*

Zu 8*e*: **J. Zenneck**, *Lehrbuch der drahtlosen Telegraphie, S. 325. Stuttgart 1913.*

Zu 9: **K. Baedeker**, *Die elektrischen Erscheinungen in metallischen Leitern. Braunschweig 1911.*

F. Krüger.

Wärmehaushalt.

I. Allgemeines.

1. Die Quellen der tierischen Wärme. Wärmeverlust. Lebende Tiere und Pflanzen verbrauchen potentielle Energie und produzieren kinetische Energie, und zwar alle folgend dem Gesetz, daß ein Teil der auftretenden kinetischen Energie Wärme ist. Ein Leben ohne den Abbau spannkrafthältiger Stoffe ist nach unserer heutigen Auffassung undenkbar, jeder dieser Abbauvorgänge geht mit Wärmetönungen einher. Während die Pflanze zugestrahlte Energie in potentielle Energie umzuwandeln vermag, so ist bisher wenigstens noch nie der Nachweis erbracht worden, daß der Tierkörper in irgendeiner Form zugestrahlte

Energie oder zugeführte Wärme als solche in eine andere, für ihn nutzbare Energieform überführen könnte.

Ob die Pflanze, die in spannkraftlosen Salzlösungen gezüchtet wächst, zugestrahlte kinetische Energie direkt für die Bestreitung des Energiebedarfes bei ihren Lebensvorgängen verwerten kann und sich hierin prinzipiell vom Tiere unterscheidet, ist heute nicht bekannt. Naheliegender ist es, eine Analogie in der Funktion des lebenden tierischen und pflanzlichen Protoplasmas in der Form anzunehmen, daß auch die Pflanze ihren spezifischen Lebensstoffwechsel in der Weise vollzieht, daß sie für diesen nur diejenige Energie verwertet, die beim Abbau spannkrafthaltiger Substanzen entsteht. Sie wird im Lichte primär — wie sie dies ja auch im Dunkeln tut — potentielle Energie, die sie in Form chemischer Spannkräfte besitzt, in kinetische umwandeln. Hieraus bestreitet sie ihren Grundumsatz und vielleicht auch den kleinen Aufwand für einen Leistungszuwachs (z. B. Aenderung der Stellung der Chlorophyllkörper), der sie befähigt, auftreffende kinetische Lichtenergie in Form potentieller zu speichern und so zu assimilieren. So geschaffene Nahrungsstoffe dienen zu einem Teil dann wieder als Energiespender für das Zelleben der Pflanze, während der Großteil als Reservestoff deponiert wird. Ist unter dieser Voraussetzung der Unterschied zwischen Tier und Pflanze nur ein quantitativer, indem in beiden das Leben prinzipiell durch Dissimilationsprozesse gekennzeichnet ist, die unter positiver Wärmetönung einhergehen, und die zur Leistung von Arbeit in verschiedener Form, so auch zur Assimilation und Synthese unter negativer Wärmetönung befähigen, so ist der Unterschied durchgreifend, daß die Pflanze durch die Leistung ihres Protoplasmas und durch besondere Einrichtungen imstande ist, eine Energie, die ihr in Form kinetischer Energie zugeführt wird, in potentielle zu verwandeln.

Die exotherm verlaufenden Dissimilationsvorgänge des Tierkörpers, die ganz besonders die „Vorliebe“ der Natur für die Wärmebewegung und ihr Zustreben nach dem „Wärmetod des Alls“ zeigen, sind bei höheren Tieren überwiegend Oxydationsprozesse, nur in geringerem Ausmaße kommt bei ihnen ein weniger weiter Zerfall vor, der nicht bis zu spannkraftlosen Endprodukten oder nahe zu diesen führt, indem unter der Wirkung von Fermenten, anoxydativ oder anoxybiotisch, aus hochwertigem Material bei positiver Wärmetönung minder spannkrafthaltige Zwischenprodukte entstehen. Die Differenz zwischen dem Energiegehalt des Ausgangsmaterials und der Summe der entstandenen Bruchstücke stellt nutzbare Energie für das Tier vor, von der ein Teil immer wieder in Form von Wärme erscheinen muß.

Außer solcher, aus chemischen Spannkräften gewonnenen Wärme kann vielfältig Wärme im Tierkörper auftreten, die nicht direkt auf Grund von Dissimilationsvorgängen entstanden ist, sondern auf die Umwandlung anderer, im Tierkörper aufgetretener Formen kinetischer Energie zurückzuführen ist. Jede Arbeit, die im Tierkörper geleistet und nicht nach außen übertragen wird, die also gewissermaßen im Tier verrichtet wird, muß zu Wärme werden, die das Tier nicht mehr in eine andere Energieform rückverwandeln kann. Mechanische Energie, z. B. jene der Herzarbeit — wird zur Gänze im Körper aufgebraucht und daher quantitativ in Wärme umgewandelt. Ein Teil der Energie auftreffender Lichtstrahlen, die z. B. in der Haut absorbiert und nicht reflektiert werden, wird zu Wärme.

Den Quellen der Wärmezufuhr stehen die Quellen des Wärmeverlustes gegenüber. Nicht selten überwiegt die Wärmeabgabe die Wärmezufuhr und Wärmeproduktion so sehr, daß die Temperatur eines Lebewesens unter jene der Umgebung sinkt.

Es ist daher die niedere Temperatur einer Pflanze oder eines Tieres keineswegs ein Beweis gegen deren Wärmeproduktion. Ein Zwergbirnbäumchen verliert z. B. 7 kg Wasser pro Tag durch Verdunstung, hierbei werden ihm nahezu 3780 Kalorien entzogen, das ist so viel Wärme, als ein tüchtig arbeitender Mensch in einem Tage produziert. Trotz der Lebensvorgänge in den Zellen des Bäumchens, die allerdings gegenüber der genannten Zahl eine verschwindende Wärmeerzeugung zur Folge haben und trotz der Umwandlung eines Teiles der absorbierten Sonnenstrahlen in Wärme erscheint das Bäumchen kühler als die Umgebung. Auch bei Tieren kann man die nämliche Beobachtung machen. Ein Frosch, der naß aus einer Pfütze an einem heißen, trokkenen Tag ans Ufer springt, wird in kürzester Zeit kühler sein als die ihn umgebende Luft, da ihm durch Wasserverdunstung mehr Wärme entzogen wird, als er in gleicher Zeit produziert. Im Gegensatz dazu findet man manchmal auch „kaltblütige“ Tiere wärmer als die Umgebung. Eidechsen und Schlangen erwärmen sich in der Sonne, ihr Hautpigment absorbiert Lichtstrahlen und dadurch kann die Körpertemperatur auf Werte steigen, die über jenen der Luft liegen, in der die Tiere atmen.

Je nach den gegebenen Umständen können die Verluste an Wärme durch Leitung und Strahlung jene durch Wasserverdunstung weit übertreffen. Außerdem entziehen Prozesse mit negativer Wärmetönung dem Körper Wärme und mancher reversible Prozeß wie die Bindung des Sauerstoffes an den Blutfarbstoff, das Hämoglobin, dem die Abgabe des Sauerstoffes aus dem Hämoglobin an das Gewebe gegenübersteht, schafft an einer Stelle des Tierkörpers positive Wärmetönungen, denen an anderer Stelle negative Tönungen gegenüberstehen. Im allgemeinen sind Prozesse, bei denen Wärme verbraucht wird (endotherme, solche mit negativer Wärmetönung), im Tierkörper selten, und nur von geringem Umfang gegenüber den exothermen, insofern wir von jenen reversiblen Vorgängen absehen, die

für den Tierkörper in ihrem Endresultat weder mit Wärmegewinn noch mit Wärmeverlust verbunden sind. Ganz gering sind die Wärmetönungen bei zahlreichen Umsetzungen, bei denen nur Zwischenprodukte gebildet werden.

Wird Muskelarbeit geleistet, so muß ein Vielfaches jener Energiemenge aufgewendet werden, die schließlich in Form nutzbringender, gewollter, mechanischer Energie gewonnen wird. Der Mehrumsatz tritt dabei in Form von Wärme in Erscheinung, derer sich der Körper entledigen muß. Es steht demnach die Frage nach der Größe des Wärmehaushaltes in inniger Beziehung zum großen Gesamtgebiete der Energiewandlungen im Tierkörper überhaupt, weshalb vielfach die Lehre von der tierischen Wärme gemeinsam mit jener vom Stoff- und Energiewechsel abgehandelt wird. Es ist dies um so mehr berechtigt, als weitaus die bedeutendste Wärmemenge im Tierkörper durch den Umsatz bei der Muskelarbeit erzeugt wird und die Quelle, aus der die Energie stammt, in ihrem Hauptwesen in der Oxydation spannkrafthaltiger Stoffe gelegen ist, die durch die Nahrung dem Körper zugeführt werden. Es wird deshalb im folgenden wiederholt auf das Gebiet der Stoffwechsel- und Ernährungsphysiologie hingewiesen werden müssen, da es nicht möglich ist, in den Rahmen dieses Abschnittes die Grundlehren dieser Kapitel einzubeziehen.

2. **Physikalische Vorbemerkungen** (vgl. den Artikel „Wärme"). Mit dem Namen Wärme bezeichnet man eine Energieform, welche bestimmte Nervenendigungen unserer Haut spezifisch zu erregen vermag. Fortgeleitet vom Aufnahmeorgan trifft diese Erregung im Erfolgsorgan, das ist in den zugehörigen Ganglienzellen im Gehirn ein, und löst dort Umsetzungen aus, die wir in Zusammenhang bringen mit allen ähnlichen Vorgängen in unserem Gehirn, die sich bei früheren Anlässen abgespielt haben und die wir unter der Bezeichnung einer Temperaturempfindung dem Sprachgebrauch gemäß zusammenfassen. Physikalisch ist die Wärme mit größter Wahrscheinlichkeit als eine Form von Bewegungsenergie aufzufassen. Sicher ist das, was man „strahlende Wärme" nennt, Bewegungsenergie. Ob die Körperwärme ebenfalls als Bewegungsenergie aufgefaßt werden darf, die gekennzeichnet ist durch die verschiedene Lebhaftigkeit der Bewegung kleinster Teilchen, ist heute nicht entschieden, wenn auch außerordentlich wahrscheinlich, während für die Annahme, die Körperwärme sei eine Form potentieller Energie, nur wenige Gründe angeführt werden können. Für die Bezeichnung warm und kalt können wir nur insofern eine begründete physikalische Definition geben, als wir einen Körper von größerem Wärmeenergiegehalt einem anderen von geringerem Wärmegehalt gegenüber als wärmer, letzteren als kälter bezeichnen. Jeder Körper, der nach dem gebräuchlichen Maß (Celsiusgraden) gemessen eine höhere Temperatur als —273° C hat, enthält Wärmeenergie und ist daher in physikalischem Sinne „warm". Das subjektive Urteil, ob warm oder kalt, hängt davon ab, ob uns der Körper, den wir berühren oder dessen Temperatur auf unsere Hautnerven wirkt, mehr oder weniger Wärme entzieht oder mehr oder weniger Wärme zuführt. Die Unzulänglichkeit der subjektiven Entscheidung über Warm und Kalt hat zur Notwendigkeit geführt, objektive Maße zu schaffen, durch die wir die Wärmemengen eindeutig kennzeichnen können, doch auch diese Maße sind in ihrem Wesen willkürlich.

In der Biologie werden für die Wärmemessung Thermometer verwendet, die den besonderen Zwecken, denen sie dienen sollen, angepaßt sind. Am meisten in Verwendung stehen Quecksilberthermometer, die für eng begrenzte Temperaturbereiche bestimmt sind und deren Quecksilbermasse gering, deren Gefäß also klein ist und auch dünnwandig sein soll, damit sich das Thermometer schneller einzustellen vermag.

Eine besondere Form biologischer Thermometer ist das ärztliche Maximumthermometer, dessen Meßbereich nur von 35° bis 44° C reicht. Bei diesem Instrument zieht sich das Quecksilber des Fadens bei abnehmender Temperatur nicht in das Gefäß zurück, was ermöglicht, daß die erreichte Maximaltemperatur auch dann noch richtig abgelesen werden kann, wenn das Thermometer vom Körper entfernt worden ist.

Für die Temperaturmessung im Harnstrahl, in der Scheide und im After sind eigene Thermometer gebaut worden. Auch dauernd liegenbleibende Pessarthermometer wurden konstruiert und neuestens sind thermometrische Vorrichtungen, die auf der Ausdehnung eines Metalles beruhen, gebaut worden, die gestatten, die Veränderungen der Körpertemperatur graphisch auf elektrischem Wege aufzuzeichnen (Gamgee 1909, Siemenssches Fieberthermometer). Hautthermometer bestehen aus einem flachen Quecksilbergefäß, das der Haut angelegt wird und das vor Abkühlung an der der Haut abgewendeten Seite durch ein Kästchen, das mit Watte gefüllt werden kann, geschützt wird. Ausflußthermometer sind kleine Thermometergefäße, die mit Quecksilber gefüllt werden und in eine kurze Kapillare endigen, aus der bei Temperaturzunahme das Quecksilber ausfließt. Durch Nachwägung wird der Quecksilberverlust und dadurch das Temperaturmaximum bestimmt. Ausflußthermometer dienen zur Ermittelung der Temperaturen in den Körperhöhlen.

Viel größere Genauigkeit kann bei Temperaturmessungen durch Verwendung von Thermoströmen erzielt werden. Je nach den zu messenden Temperaturdifferenzen verwendet man verschiedene Metallkombinationen für die Thermoelemente, die als Thermonadeln in die Gewebe eingestochen, als Thermosonden in Körperhöhlen eingeführt oder endlich als Thermosäulen an Gewebe (Haut, Muskel usw.) angelegt werden. Sämtliche müssen gut mit Lack überzogen werden, damit nicht durch die Berührung von Metall und Gewebe durch chemische Wirkungen Störungen entstehen.

Die nicht den Geweben anliegenden, gegenpoligen Lötstellen werden entweder in schmelzendem Eis gehalten oder in anderen Fällen, z. B. wenn es gilt, die Wärmeproduktion eines tätigen Muskels zu bestimmen, einem untätigen Muskel angelegt. Innerhalb gewisser Grenzen ist die auftretende elektromotorische Kraft proportional der gegebenen Temperaturdifferenz. Bei gleicher Zahl der Lötstellen ist die elektromotorische Kraft um so größer, je weiter die beiden Metalle, die zu den Thermoelementen

verwendet werden, in der Spannungsreihe auseinanderliegen (s. Bürker 1907).

Ein zweites Verfahren der elektrischen Temperaturmessung wird als das bolometrische bezeichnet. Diese Methode beruht darauf, daß der elektrische Widerstand eines Metalles sich mit der Temperatur ändert. Da die Messung von Widerständen auf elektrischem Wege mit außerordentlicher Genauigkeit möglich ist, so gewinnt man mit dem Verfahren vorzügliche Resultate. Es wird ein Metalldraht von möglichst hohem Temperaturkoeffizienten gewählt und dem Gewebe, dessen Temperatur gemessen werden soll, angelegt, ein zweiter solcher Bolometerdraht liegt (bei Muskelversuchen) dem Vergleichspräparat an. Die Messung erfolgt mit Hilfe der Brücke und des Galvanometers (s. a. Benedict u. Snell 1901).

Bei allen Messungen der Temperaturen an lebendem tierischem Gewebe muß man sich vor Augen halten, daß tierisches Gewebe selbst eine Wärmequelle ist, daß aber nicht alle Teile des Gewebes sich in gleicher Weise bei der Wärmebildung betätigen können, ja daß sogar dann, wenn wir aus einem Gewebe den spezifisch Wärme produzierenden Teil isolieren könnten, in diesem nicht alle Moleküle sich an der Wärmebildung beteiligen werden, weshalb es nicht denkbar ist, mit unseren heutigen Methoden die örtlich an der Stelle der Verbrennung auftretenden Temperaturen zu messen. Das, was wir mit Hilfe der gebräuchlichen Meßmethoden erfahren, ist entweder eine mittlere Temperatur, die an der Stelle und in deren Umgebung herrscht, an der wir messen bezw. die mittlere Temperatur, die an irgend einem Orte des Temperaturgefälles herrscht, das vom Orte der Wärmebildung gegen die Stellen der Wärmestrahlung und Ableitung besteht. Wenn man die Größe selbst der allerkleinsten thermoelektrischen Einrichtungen vergleicht mit der Größe der wärmebildenden Elemente in einem Gewebe, z. B. mit jenen in einem Muskel, so ist vorläufig wohl gar keine Aussicht dafür vorhanden, daß es gelingen werde die maximalen, bei den Umsetzungen in den Zellen auftretenden Temperaturen direkt zu ermitteln.

Die Bestimmung der Wärmemengen: Um einen Körper auf eine höhere Temperatur zu bringen, bedarf es einer Wärmemenge, die verschieden ist: 1. nach der Temperaturdifferenz zwischen der Ausgangstemperatur und der Temperatur, die erreicht werden soll, 2. nach der Menge des Körpers, die erwärmt werden soll und 3. nach der Beschaffenheit des Körpers, der zu erwärmen ist, schließlich kommt dabei als möglicherweise wirksamer Faktor in Betracht die Größe der Wärmeverluste, die während der Erwärmung zu gewärtigen sind. Zur Kennzeichnung einer Wärmemenge bedarf man eines einheitlichen Maßes. Als solches wird die Kalorie gewählt. Man unterscheidet große Kalorien oder Kilokalorien und kleine Kalorien oder Grammkalorien, und endlich als noch kleineres Maß die Mikro- oder Milligrammkalorien. Die Bewertung der Kalorie ist nicht immer ganz gleich. Im allgemeinen gilt als Maß für die Kalorie jene Wärmemenge, welche die Masseneinheit Wasser bei 15° (von 14,5 auf 15,5°) um 1° C erwärmt, außerdem ist besonders in Amerika die Regnaultsche Kalorie in Gebrauch, sie entspricht 1,006 Kal. (bei 15°), ferner die Kalorie für Erwärmung von 20 auf 21° C (bei Respirationskalorimetern gebraucht) und die sogenannte mittlere Kalorie, das ist der hundertste Teil jener Wärmemenge, welche die Masseneinheit Wasser von 0 auf 100° C erwärmt; der mittleren Kalorie entspricht ein Wert von 1,003 Kal. bei 15° C.

Vergleicht man die Wärmezufuhr, welche erforderlich ist, um die Masseneinheit irgendeines Stoffes um 1° C zu erwärmen, mit jener, welche für dieselbe Menge von Wasser benötigt wird, so findet man beträchtliche Unterschiede zwischen einzelnen Substanzen. Man bezeichnet die für die Erwärmung der fraglichen Substanz pro Masseneinheit und Celsiusgrad zuzuführende Wärme als spezifische Wärme. Da die Wärmekapazität sich mit der Temperatur ändert, so muß bei genauen Angaben auch die Temperaturgrenze angegeben werden, für welche der Wert der spezifischen Wärme Gültigkeit hat. Auch von einer mittleren spezifischen Wärme wie von einer mittleren Kalorie beim Wasser kann man sprechen. Für den menschlichen Körper liegt die spezifische Wärme im Mittel um 0,83, für Blut um 0,9, für kompakte Knochen bei 0,3, für spongiöse bei 0,71.

Jene Apparate, mit Hilfe welcher man Wärmemengen bestimmen kann, bezeichnet man als Kalorimeter. In der Biologie erstreckt sich die Anwendung der kalorimetrischen Methodik nicht nur auf die Bestimmung der Wärmemengen, welche eine Substanz bei ihrer Verbrennung zu erzeugen vermag, sondern auch auf die Festlegung der Werte der spezifischen Wärme von Substanzen, auf die Bestimmung der Quellungs- und Lösungswärme, und endlich auf die Bestimmung jener Wärmemengen, die von einem Tiere, einem Menschen oder einem Organ produziert werden.

Man kann daher die Methoden der Kalorimetrie in ihrer Anwendung trennen in jene, welche sich zur Untersuchung von Aenderungen im Wärmebestand lebloser Objekte eignen (Bestimmung der Verbrennungswärme) und solche, welche dazu dienen, die Wärmeproduktion von Lebewesen zu ermitteln.

Durch die Verwendung beider Arten kalorimetrischer Messungen wird es möglich gemacht, Wärme- und Energiebilanzen bei Tieren aufzustellen.

Für die kalorimetrische Bestimmung der Verbrennungswärme von Substanzen (Nahrungsmitteln, Harn und Kot) wird derzeit das Verfahren von Berthelot-Stohmann am meisten verwendet; es beruht darauf, daß die getrocknete Substanz unter hohem Sauerstoffdruck in einer Stahlbombe zur Verbrennung gebracht und die dabei gebildete Wärme aus der Temperaturerhöhung des Wasserbades, in das man die Bombe während der Verbrennung versenkt, berechnet wird. Eine Verbesserung hat die Methode durch Benedict und Higgins (1910) erfahren.

Im folgenden seien noch einige Verbrennungswärmen als Beispiele angeführt (Trockensubstanz).

Stärke	4,190
Rohrzucker	3,955
Menschliches Fett	9,544
Butterfett	9,231
Muskeleiweiß	5,650
Harnstoff	2,542

Harnsäure	2.750
Alkohol	7,070
Eidotter	5.841
Mageres Rindfleisch	5.390
Milch	5,613
Speck	9,019
Kartoffeln	4,100
Käse, mager	4.740
Muskelfleisch abzüglich der organ. Harnbestandteile	4,150

(Weitere Werte siehe Landolt-Börnstein-Tabellen, Emery und Benedict 1911 u. a.)

Die Bestimmung der Lösungs-, Quellungs- und Bildungswärme geschieht im Kalorimeter ebenso wie die Ermittelung der spezifischen Wärme. Für letzteres Verfahren dienen eigens gebaute Instrumente. Die Quellungswärme (s. Krummacher 1909) wurde im Eiskalorimeter bestimmt und gefunden, daß 1 g trockenen Muskeleiweißes bei Quellung in Wasser 26 kal. erzeugt. Für die Lösungswärme des Harnstoffes wurden pro 1 g 61,32 kal. gefunden; die Ermittelung erfolgt durch Einbringen der Substanz in das Kalorimeterwasser.

Die Verdampfungswärme wird auch im biologischen Versuch mit Hilfe der geläufigen physikalischen Methoden gefunden. Von Bedeutung ist hauptsächlich die Verdampfungswärme des Wassers, da pro gr Wasserverdunstung dem Tierkörper 0,539 Kal. entzogen werden.

Außerdem gelangt in biologischen Versuchen das innere und äußere Wärmeleitungsvermögen und die absolute Leitfähigkeit sowie die Wärmestrahlung zur Untersuchung; die betreffenden Methoden finden sich u. a. im Handbuch der physiologischen Methodik von Tigerstedt und den Lehrbüchern der Physik.

Die indirekte Bestimmung des kalorischen Umsatzes. Die biologischen Kalorimeter, welche der Ermittelung der Wärmeabgabe ganzer Lebewesen dienen, sind meist kombiniert mit Einrichtungen, die es ermöglichen auch die Atemgase zu bestimmen und den ganzen Stoffwechsel zu untersuchen. Sie werden als Respirationskalorimeter bezeichnet und stellen die eleganteste aber auch die komplizierteste Methode zur Untersuchung des ganzen Wärme- und Energieumsatzes vor. Von ihnen soll später die Rede sein, und vorerst nur die Beziehung zwischen der Größe des Energieumsatzes und jener des Gas- und Stoffwechsels erörtert werden.

Aus der elementaren Zusammensetzung einer Verbindung ergibt sich die Menge Sauerstoffes, die zu deren Verbrennung erforderlich ist, außerdem kann man die Menge Kohlensäure berechnen, welche bei der Oxydation der Substanz gebildet wird. Aus der Beziehung zwischen der bekannten Verbrennungswärme der Substanz zur CO_2-Produktion bezw. zum Sauerstoffverbrauch bei deren Verbrennung ergeben sich die sogenannten kalorischen Quotienten. Die Zugrundelegung der Kohlensäureproduktion führt bei der Berechnung des Energieumsatzes auf Grund der kalorischen Quotienten, zu recht beträchtlichen Irrtümern. Besser sind die Resultate, wenn der Sauerstoffverbrauch in Rechnung gestellt wird, da sich hierbei die Werte für die verschiedenen Nahrungsstoffe viel näher liegen. So ergibt sich z. B. als kalorischer Wert des Sauerstoffes bei der Oxydation von Kohlehydrat 3,53, von Eiweiß 3,30 und von Fett 3,28 Kal. pro 1 g Sauerstoff. Immerhin darf man bei einer derartigen Berechnung aber nicht übersehen, daß es sich nur um Durchschnittswerte handeln kann, da man nicht imstande ist, jeden einzelnen Eiweißstoff oder eiweißartigen Körper, jedes Fett und jedes Kohlehydrat für sich analytisch festgelegt mit seinem kalorischen Quotienten in Rechnung zu stellen. Insbesondere ist es deshalb nicht möglich auf diesem Wege bei kürzer dauernden Versuchen auf die Umsetzungen im Körper zu schließen, da vielfach Inkongruenzen in den Umsetzungen bestehen, wie dies z. B. das Verhalten der Eiweißausscheidung bei Zufuhr verschiedenartigen Eiweißes oder das Verhältnis zwischen N- und P-Ausscheidung beim Eiweißabbau lehrt. Endlich ist zu berücksichtigen, daß die Umbildung von Fett aus Kohlehydrat und die Bildung von Kohlehydrat aus Eiweiß usw. sich der Berechnung auf Grund des kalorischen Quotienten entzieht.

Unter gewissen Voraussetzungen ist es möglich, aus Sauerstoffverbrauch und Kohlensäureproduktion und unter Zugrundelegung der durchschnittlichen Verbrennungswärme von Fett und Kohlehydraten den kalorischen Umsatz zu berechnen, ja für manche, rasch ablaufende Prozesse ist dies überhaupt der einzige und darum ganz besonders wertvolle Weg, auf dem der Energieumsatz festgestellt werden kann. Das Verfahren stammt von Zuntz. Es wird die Menge des verbrauchten Sauerstoffes und jene der produzierten Kohlensäure bestimmt und der respiratorische Quotient berechnet. Die Größe der auf die Eiweißverbrennung entfallenden CO_2-Produktion bezw. der entsprechende O_2-Verbrauch kann auf Grund der im Harn ausgeschiedenen Stickstoffmenge (als Maß für den Eiweißumsatz) berechnet und von der Gesamtmenge abgezogen werden. Der Rest von $+CO_2$ und $-O_2$ in der Exspirationsluft entspricht daher der Kohlehydrat- und Fettverbrennung. Da der respiratorische Quotient bei der Fettverbrennung $=$ 0,707, bei der Kohlehydratverbrennung 1,0 ist, kann aus dem tatsächlich gefundenen Werte des respiratorischen Quotienten der Anteil berechnet werden, den Fett- und Kohlehydrat je für sich am Sauerstoffverbrauch genommen hatte und daraus weiterhin die aus Kohlehydrat und Fett entsprungene Energiemenge bestimmt werden. Wie Magnus-Levy erwies, kann wegen der geringen Differenz im kalorischen Wert des Sauerstoffes auch die gesonderte Inrechnungstellung der Eiweißverbrennung in gewöhnlichen Fällen unterbleiben und so gerechnet werden, als wenn nur Fett- und Kohlehydrat verbrannt worden wären. Diese Art der Berechnung ermöglicht es auch, dann noch die Größe des Umsatzes zu bestimmen, wenn Fett aus Kohlehydrat gebildet wurde, da dann respiratorische Quotienten über eins auftreten und aus dieser Erhöhung des Quotienten abgeleitet werden kann, wieviel Fett aus Kohlehydrat entstanden ist. Am einwandfreisten ist die Zuntzsche Art der Berechnung, wenn die Versuche im nüchternen Zustand nach Abklingen der Wirkungen der letzten Mahlzeit durchgeführt werden, der Zustand ein konstanter ist und während der Versuche keine abnormalen Zwischenprodukte gebildet werden (vgl. die Artikel „Stoffwechsel" und „Atmung").

Die direkte Biokalorimetrie. Nach den Prinzipien, welche den einzelnen Kalorimetern zugrunde liegen, kann man diese einteilen: in solche Kalorimeter, welche auf der Einhaltung einer konstanten Temperatur beruhen (Absorptionskalorimeter), ferner in Kalorimeter, bei denen die ganze abgegebene Wärme zur Aenderung der Temperatur umgebender Luft oder von Wasser verwendet wird, diese werden vielfach als „Strahlungskalorimeter" bezeichnet. Endlich bestehen die sogenannten Anemokalorimeter. Den Kalorimetern für Tiere und Menschen wären gegenüberzustellen die Mikrokalorimeter.

Die älteste Form der Absorptionskalorimeter ist das Eiskalorimeter. Aus verschiedenen Gründen, insbesondere auch wegen der dauernd niedrigen Umgebungstemperatur, eignet sich dieses Instrument für Tierversuche recht wenig. Auch das später konstruierte Wasserkalorimeter ist heute so gut wie verlassen. Zur Type der Absorptionskalorimeter gehört auch das selbstregulierende Kalorimeter d'Arsonvals, das im Wesen darauf beruht, daß die vom Tier produzierte Wärme durch die Wand des Kalorimeterraumes, in dem sich das Tier befindet, an den umhüllenden Wassermantel abgegeben wird, dessen Erwärmung und Ausdehnung ein Nachströmen von kaltem Wasser herbeiführt, so daß die Temperatur des Mantels annähernd konstant erhalten wird. Aus der Menge und Temperatur des zugeströmten Wassers kann die Wärmeabgabe des Tieres berechnet werden. Auch das Verdampfungskalorimeter Rosenthals (1873) und d'Arsonvals (1886) ist hierher zu zählen. Die modernste Type des Absorptionskalorimeters ist jene von Atwater, Rosa und Benedict, die insbesondere durch Benedict wesentliche Vervollkommnung erfahren hat. Mit Hilfe dieses Instrumentes wurden die grundlegenden in ihrer Art einzig dastehenden Versuche der amerikanischen Autoren ausgeführt. Das Prinzip des Apparates ist das folgende.

In einem nahezu zimmergroßen Holzkasten ist durch einen Luftzwischenraum allseits getrennt ein zweiter kleinerer Holzkasten eingebaut, in diesem befindet sich, abermals durch eine wärmeisolierende Luftschichte getrennt, ein Zinkblechkasten, der wieder eine Luftschichte abgrenzt, die den innersten, aus blankem Kupferblech gebauten Kasten abermals gegen Wärmeverlust isoliert. In diesem Kasten befindet sich der Mensch, die von ihm ausgestrahlte Wärme wird von den Wänden des Kastens reflektiert. Schleusentüren und Schleusenöffnungen ermöglichen das Betreten der Kammer bezw. die Zufuhr der Nahrung und das Herausbringen der Ausscheidungen. Ein Temperaturgefälle nach außen und dadurch bedingter Wärmeverlust wird schon durch die isolierenden Luftschichten stark eingeschränkt, ganz verhindert wird er aber durch ein System elektrischer Heizung und ein System von Kühlschlangen, die im Luftraum zwischen Zinkkasten und innerem Kasten angebracht sind. Das Arbeiten geschieht in folgender Weise. Die vom Tiere produzierte Wärme wird im Innern des Kupferkastens durch Absorptionsröhren, deren Oberfläche wie bei den Radiatoren oder Rippenkühlern durch große Scheiben (aus Kupfer) vergrößert ist und die an der Decke angebracht sind, aufgenommen. Das die Röhren durchfließende Wasser leitet die Wärme fort. Unter der Kontrolle des Beobachters wird der Wasserstrom und dessen Temperatur so geregelt, daß die Kastentemperatur konstant bleibt. Ein Wärmeverlust durch die Kastenwände wird dadurch verhindert, daß Thermoelemente, die zwischen den Metallwänden der Zink- und Kupferwände des Kastens eingebaut sind, sofort Ströme erzeugen, wenn an irgendeiner Stelle der Kastenwand Temperaturdifferenzen auftreten; die Ströme wirken auf ein Galvanometer, dessen Anschläge den Beobachter veranlassen, durch die oben erwähnten Heizungs- oder Kühlungseinrichtungen vom Schalttisch aus Gleichheit der Temperatur zwischen Kupferkasten und dem umgebenden Luftraum herzustellen. Das Kalorimeter ist gleichzeitig als Respirationsapparat gebaut. Die für die Lüftung der Kammern erforderliche Luft wird getrocknet auf die Temperatur der Kammer gebracht und der Kammer zugeleitet. Die aus der Kammer austretende Luft wird von Kohlensäure und Wasser in eigenen Absorptionsapparaten befreit und die Bildung von Kohlensäure und Wasser bestimmt. Der Sauerstoffverbrauch ergibt sich aus jener durch Wägung ermittelten Menge von Sauerstoff, die aus einer Bombe zugeleitet werden mußte, um Druckkonstanz herzustellen. Die Wärmeproduktion wird ermittelt aus der Größe der Wärmezunahme des durch die Kühler geflossenen Wassers und aus der Menge des verdampften Wassers.

Strahlungskalorimeter. Zu den Strahlungskalorimetern sind auch jene Luftkalorimeter zu zählen, deren Wirkung darauf beruht, daß die Aenderung der Temperatur und des Wassergehaltes der durch das Kalorimeter durchventilierten Luft gemessen wird. Die durch Leitung und Strahlung abgegebene Wärme gelangt dadurch zur Bestimmung, daß die Luft, welche in einem das Kalorimeter umschließenden Luftmantel enthalten ist, zur Ausdehnung gebracht wird, wodurch Ausschläge an einer Registriervorrichtung ausgelöst werden. Die Wärmeproduktion kann auf Grund einer Eichung des Instrumentes und durch die Messungen an der Abluft des Kastens ermittelt werden (Rubner 1904).

Mikrokalorimetrie. Bohr und Hasselbalch (1903) haben zur Bestimmung der Wärmeproduktion des sich entwickelnden Hühnereies ein Instrument gebaut, das aus zwei Kalorimeterräumen besteht, deren einer das Ei aufzunehmen hat, während der andere als Vergleichskasten dient. Beide Kalorimeterkästen sind von einem zweiten Kupferkasten umschlossen, und das Ganze steht in einem Brutschrank. Die Wärmeentwickelung des Eies wird bestimmt auf Grund der Wirkung von Thermoströmen, die sich vermöge der Temperaturdifferenz zwischen den beiden Kalorimetern entwickeln. Für kalorimetrische Messungen an Pilzen hat Rubner Methoden angegeben (1908), die darauf beruhen, daß in ein kugeliges doppelwandiges Gefäß (der Zwischenraum ist evakuiert) die Bakterien eingebracht werden, ein zweites solches Gefäß dient als Vergleichskalorimeter, beide werden bei gleicher Temperatur gehalten und die Tem-

peraturdifferenzen in den Kalorimetern durch feine Thermometer gemessen.

In neuester Zeit wurden Kalorimeter gebaut von Tangl (1912), ferner von Hill (1911), letzteres als Differentialkalorimeter zur Untersuchung bakteriologischer und fermentativer Prozesse; von Longworthy und Milner (1912) für kalorimetrische Untersuchungen an Pflanzen und endlich von Macdonald und von Lusk (1912). Das 1912 von Hill angegebene Instrument ist ein Absorptionskalorimeter, das aus einem Dewarschen Gefäß besteht, in welches ein Tierkäfig eingesetzt werden kann. Innerhalb des Gefäßes läuft eine Kupferspirale, die von Wasser durchflossen wird, dessen Temperatur zur Messung der Wärmeproduktion dient. In das Kalorimeter wird wasserdampfgesättigte Luft eingeleitet.

II. Die Körpertemperatur.

1. Gleichwarme und wechselwarme Tiere. Nach ihrem Verhalten kann man zwei Hauptgruppen von Tieren unterscheiden, solche, deren Temperatur innerhalb weiter Grenzen unabhängig von der Umgebungstemperatur konstant gehalten wird, und solche, deren Körperwärme mit der Temperatur der Umgebung zu und abnimmt. Erstere hat man als Warmblüter bezeichnet, besser wird man sie jedoch mit dem Namen Homoiotherme — gleichwarme Tiere benennen, letztere gelten allgemein als „Kaltblüter“ und werden richtiger als Wechselwarme oder Poikilotherme bezeichnet, da sie gegebenenfalls sogar größere Blutwärme aufweisen können als die sogenannten Warmblüter. Eine eigenartige Zwischenstellung zwischen beiden Tierformen nehmen die winterschlafenden Säugetiere ein.

Säugetiere und Vögel sind homoiotherm, Fische, Amphibien und Reptilien sind poikilotherm. Winterschläfer, so z. B. die Murmeltiere, sind im Sommer homoiotherm, in der kalten Jahreszeit sinkt jedoch ihre Körpertemperatur nahezu auf jene der Umgebung, ohne daß ein Bestreben bestehen würde — insolange ihre Körpertemperatur noch über etwa 10° liegt — durch eine Regulation der Wärmeproduktion die Körpertemperatur höher zu rücken. Die Embryonen der „warmblütigen“ Tiere sind, soweit dies bekannt, ebenfalls zu den Poikilothermen zu rechnen (Pembrey, Gordon und Warren), und auch das Neugeborene zahlreicher Tiere vermag in der allerersten Zeit nach der Geburt die Körpertemperatur ohne Schutz durch eigene Regulation der Wärmeproduktion nicht auf der für die betreffende Spezies geltenden Norm zu halten.

Als Körpertemperatur bezeichnen wir ein Mittel aus einer ganzen Summe von Temperaturen, die im Körper auftreten. Wir wissen nicht nur, daß die Wärmeproduktion in den einzelnen Organen des Körpers eine sehr verschiedene ist, und daß durch innere Wärmeleitung und durch die Temperatur ausgleichende Wirkung des Blutes diese Verschiedenheiten ziemlich verwischt werden, sondern müssen auch bedenken, daß, ganz abgesehen von dem Skelett, dessen vital funktionierendes Gewebe jedenfalls sehr wenig zur Wärmeproduktion beiträgt, im übrigen Gewebe rund 80% Wasser vorhanden sind. Diese Wassermengen haben der Hauptsache nach jedenfalls mit dem Wärmehaushalt nur insofern etwas zu tun, als sie nur Wärme aufnehmen werden, die an den Orten der Verbrennung gebildet worden ist, an denen also die Temperatur jedenfalls ganz ungleich höher sein muß. Selbst im Muskel ist das Wasser nur zum geringsten Teile als Quellungswasser (Jensen) vorhanden (Pflüger, Engelmann).

Die Bestimmung der Körpertemperatur stößt bei kleinen, niederen Tieren auf ziemliche Schwierigkeiten, da die Thermometer dann, wenn die Tiere feucht in trockener Luft gemessen werden, ganz unrichtige Temperaturwerte liefern, weil den Tieren durch Wasserverdunstung sehr viel Wärme entzogen wird. Die Temperaturmessung im Wasser wird durch die Wärmeleitung störend beeinflußt, indem ja das wechselwarme Tier in kürzester Zeit die Temperatur des Wassers annimmt und vom Tier gebildete Wärme an das Wasser abgegeben wird. Da auch wasserdampfgesättigte Luft die Wärme gut leitet, liegen die Verhältnisse für die Untersuchung in dieser nicht um vieles günstiger. Nimmt man einen Frosch, der im Wasser sitzt, aus seinem Froschglas heraus, so fällt schon ohne thermometrische Messung auf, daß das Wasser, in dem er sich befindet, wärmer ist als die umgebende Luft, doch dies ist kein Beweis für die größere Wärme des Frosches, sondern besagt nur, daß der Frosch im Wasser Wärme produziert hat, was von vornherein selbstverständlich ist, da er sich ja im Wasser bewegt und dabei keine wesentliche äußere (aus dem Glas nach außen übertragene) Arbeit leistet, weshalb also seine im Glase und im Wasser geleistete Arbeit zum Teile als Wärme und damit als Temperaturerhöhung auftreten muß. Bewegungen machen demnach auch bei allen anderen Temperaturmessungen an niederen Tieren die gewonnenen Resultate unsicher, und vielfach verschiebt sich auch das messende Instrument an den Tieren oder es wird beeinflußt durch Wärmestrahlung seitens des Beobachters, weshalb nur sehr exakt durchgeführte Beobachtungen über die Temperatur niederer Tiere von einigem Werte sein können.

Nach dem, was oben ausgeführt wurde, ist es eine selbstverständliche Forderung, daß jedes lebende Tier Wärme produzieren muß, da es nicht dissimilieren kann, ohne daß ein Teil des Energiegefälles der Wärmeenergie zustrebt. Es müßte demnach auch jedes Tier wärmer sein als die Umgebung, wenn nicht die Bedingungen derartige sind, daß Wärme dem Tier entzogen wird. Da der Stoffwechsel niedriger, poikilothermer Lebewesen jedoch ein sehr geringer ist,

bedarf es natürlich keiner großen Wärmeverluste, um die Körpertemperatur des Tieres vollends auf jene der Umgebung — ja eventuell unter diese — herabzudrücken. Von diesen Gesichtspunkten aus beurteilt können die etwas differierenden Angaben über die Körpertemperatur wechselarmer und ganz besonders kleiner wechselwarmer Tiere nicht verwundern.

So fand man Ecchinodermen im Durchschnitt 0,07° C wärmer als das umgebende Wasser, wogegen Cölenteraten um 0,28, Stachelhäuter um 0,4° und Weichtiere um 0,5° wärmer sein sollen als die Umgebung (Hesse), bei Schmetterlingen, Raupen und Puppen wurden Körpertemperaturen gefunden, die vollkommen identisch mit jenen der Umgebung waren, wogegen bei Arbeitsleistung ihre Körperwärme mächtig anstieg. Bei dem Schmetterling Saturnia pyri lag z. B. bei Muskeltätigkeit die Körpertemperatur 7 bis 8° C über jener der Umgebung. Sind Insekten in Haufen beisammen und die Verluste durch Abstrahlung und Ableitung gering, so vermag sich z. B. ein Bienenstock sogar um 10 bis 12° über die Temperatur der Umgebung zu erwärmen.

Bei Fischen, Fröschen, Kröten, Schildkröten und Nattern lag nach den vorliegenden Angaben die Körpertemperatur gleich hoch wie jene des Wassers; Arbeit erhöhte die Temperatur beträchtlich, so z. B. beim Thunfisch um 10° C. Wurden die Tiere in verschieden warmes Wasser gebracht, so stellte sich ihre Temperatur bis auf Werte, die innerhalb der Grenzen der Messungsfehler lagen, auf die Temperatur des Wassers ein.

Ein gewisses Wärmeregulationsbestreben wurde bei Blutegeln gefunden. Gibt man nämlich die Egel in Wasser, das man allmählich abkühlt, so beginnen sich die Tiere, wenn sich die Temperatur des Wassers dem Gefrierpunkte nähert, lebhafter zu bewegen und so Wärme zu produzieren, um das Durchfrieren ihres Körpers zu verhindern (Krebs). Auch bei Uromastix fanden Krehl und Soetbeer (1899) eine eigenartige Form von Wärmeregulation. Wird das genannte Tier in die Sonne gebracht, so färbt es sich dunkel und absorbiert viel Licht und Wärmestrahlen, wodurch die Körpertemperatur bis auf 41° C steigt. Einer weiteren Uebererwärmung beugt das Tier aber vor durch Hellfärbung seiner Haut. In den Schatten gebracht wird es wieder dunkel und vermag Wärmeabgabe und Wasserverdunstung so einzuschränken, daß es lange Zeit viel wärmer als die Umgebung bleibt. Auch das Krokodil scheint eine gewisse Regulation gegen Uebererwärmung zu besitzen, denn es gibt ein lebendes Krokodil unter sonst gleichen Verhältnissen viel mehr Wasser durch Verdunstung von der Haut ab als ein totes (Krehl und Soetbeer).

Wie groß die Wärmeverluste sind, welche die Kaltblüter im allgemeinen bei hoher Umgebungstemperatur vor Uebererwärmung schützen können, ergibt sich aus der Tatsache, daß ein großer Ochsenfrosch in mäßig warmer Luft von 25° C und 70% Wasserdampfsättigung 1,4 Kal. pro kg und Stunde durch Wasserverdunstung an Wärme verlor, während der Verlust bei Sättigung der Luft mit Wasserdampf 0,5 Kal. betrug.

Den Uebergang von den Poikilothermen zu den Homoiothermen bilden die Monotremen; bei ihnen steht die Wärmeregulation noch auf unvollkommen ausgebildeter Stufe. Wenn diese Tiere auch eine Körpertemperatur besitzen, die jener der Homoiothermen nahesteht, so sinkt und steigt diese doch unter dem Einfluß der Umgebungstemperatur ganz beträchtlich. Jene Konstanz, die für die Homoiothermen gesetzmäßig ist, fehlt ihnen also noch. So schwankt bei Echidna (Ameisenigel), der anatomisch ein Bindeglied zwischen Säugern und Reptilien vorstellt, die Körpertemperatur um 10 Grade, wenn sich die Umgebungstemperatur zwischen 5 und 35° C bewegt. Auch beim Schnabeltiere liegt die Körpertemperatur niederer als bei den gleichwarmen Tieren, und die Schwankungen im Verlaufe des Tages sind unter dem Einflusse wechselnder Umgebungstemperatur größer. Genauer eingestellt ist die Regelung der Körpertemperatur beim Beuteltier.

Homoiotherme Tiere. Die Poikilothermen Tiere sind in manchem Belange den homoiothermen überlegen. Sie bedürfen keiner komplizierten Einrichtungen für die Wärmeregulation und vermögen mit viel geringeren Nahrungsmengen das Auslaugen zu finden. Wegen ihres niederen Stoffwechsels und der fehlenden Notwendigkeit energetisch für die Einhaltung einer oft bedeutenden Temperaturdifferenz zwischen Körper und Umgebung aufkommen zu müssen, können sie auch lange Zeit ohne Nahrungszufuhr bestehen und vermögen deshalb auch bei fehlender oder geringfügiger Sauerstoffzufuhr ihr Dasein zu fristen und ganz oder vorübergehend anoxybiotisch zu leben. Diese Bedingungen sind mit eine Ursache dafür, daß die Poikilothermen eine so massenhafte Verbreitung gefunden haben. Der Mangel einer Wärmeregulation bringt für sie aber auch Nachteile mit sich. Die Unmöglichkeit, die Wärmeabgabe ausgiebig einzuschränken und durch entsprechend energische Wärmeproduktion bei niederer Temperatur der Abkühlung des Körpers auf tiefe Werte entgegenwirken zu können, bringt es mit sich, daß durch Witterungsumschläge oft plötzlich ungeheuere Mengen poikilothermer Tiere auf einmal vernichtet werden, denn nicht alle Gattungen derselben sind gegen niedere Temperaturen so unempfindlich, wie z. B. Frösche oder Fische, die man unbeschadet weit unter den Gefrierpunkt abkühlen kann. Da die Größe des Stoffwechsels bei den Poikilothermen mit abnehmender Temperatur vermindert wird, so werden diese träge und bewegungsunfähig, wenn ihre Körpertemperatur sinkt. Hierdurch ist bei ihnen die Möglichkeit der Nahrungsaufnahme wesentlich eingeschränkt und sie sind gezwungen, in unseren Klimaten einen beträchtlichen Teil des Jahres unter sehr reduzierter oder fehlender Nahrungsaufnahme nahezu nur mehr ein Scheinleben zu führen. Anders das homoiotherme Tier. Durch

seinen wesentlich gesteigerten Stoffwechsel wie die Fähigkeit der Temperaturregulierung sichert sich dieses die Möglichkeit, jederzeit in gleich rascher Weise Reize aufzunehmen, sie zu beantworten, Bewegungen auszuführen und unter den verschiedensten Klimaten zu leben und zu arbeiten. Weder in den Tropen noch an den Polen, weder in großen Höhen noch in der Tiefe der Erde sind durch die Temperaturverhältnisse den Lebensbedingungen des Warmblüters Grenzen gesetzt, wenn diesem nur hinreichend Nahrungsstoffe und hinreichend Sauerstoff für die Oxydation zur Verfügung steht. Der zwingende Bedarf an größeren Mengen von Sauerstoff und Nahrung birgt aber dem Kaltblüter gegenüber den Nachteil, daß sich der Warmblüter in viel größerer Abhängigkeit von der Zufuhr äußerer potentieller Energie und der Möglichkeit, diese in kinetische umzusetzen, befindet.

Die homoiothermen Tiere weisen keine vollkommen gleiche Höhe der Körpertemperatur auf, ja diese schwankt bei ihnen selbst im Laufe eines Tages um nicht unbeträchtliche Werte. Nachstehende Tabelle soll einen Ueberblick über die Körpertemperaturen, die bei Warmblütern beobachtet werden, geben. Im allgemeinen schwankt die Körpertemperatur bei

Huhn	von	40,5	bis	42,0° C
Ente, Taube	„	40,0	„	43,0° C
Gans	„	40,0	„	41,0° C
Fasan	„	41,0	„	44,0° C
Echidna	„	25,5	„	34,8° C
Ornithorynchus	„	31,8	„	33,6° C
Wale (After)	„	36,5		
Ratte	„	37,5	„	38,6° C
Meerschweinchen	„	38,0	„	39,0° C
Kaninchen	„	38,5	„	39,5° C
Ziege	„	39,8	„	40,0° C
Esel	„	37,5	„	38,5° C
Kamel	„	35,0	„	36,8° C
Affe	„	35,8	„	39,4° C
Junges Pferd	„		„	39,3° C
Altes Pferd	„	37,8	„	38,5° C
Rind, Schaf	„	37,5	„	39,5° C
Ziege, Kalb, Lamm	„	38,5	„	40,5° C
Schwein	„	38,0	„	40,0° C
Hund	„	37,5	„	39,0° C
Katze	„	38,0	„	39,5° C
Mensch	„	36,5	„	37,5° C

Die Unterschiede zwischen den einzelnen Tieren sind sehr beträchtlich und besonders auffallend die Schwankungen beim Kamel und beim Affen, ohne daß Gründe hierfür bekannt wären, auch dafür, warum die Vögel im allgemeinen höher temperiert sind als die Säuger, kann eine Erklärung nicht gegeben werden.

Winterschläfer. Zu den Winterschläfern gehören unter anderen das Murmeltier, der Igel, die Fledermaus, der Hamster, der Siebenschläfer, und das Ziesel. Diese Tiere scheinen schon im „Warmzustand" keine so ausgeprägte mittlere Körpertemperatur zu besitzen, da nach Quincke ihre Temperatur auch während des Sommers von 34 bis 41° C schwankt. Die Abkühlung im Winterschlaf ist mit einer Verminderung der Wärmeproduktion verbunden, die auch deutlich bei der Bestimmung des respiratorischen Umsatzes zum Ausdruck kommt. Im Schlafe selbst sinkt die Größe der Verbrennungsvorgänge bis auf ein Zwanzigstel von jener im Wachen, sie bleibt aber keineswegs konstant auf diesem Wert, sondern steigt und fällt mit der Tiefe des Schlafes und mit der größeren oder geringeren Unruhe des Tieres. Doch auch im Schlafe sind die Winterschläfer in ihrem Verhalten unterschieden von den Kaltblütern. Es kommt bei mäßig niederer Umgebungstemperatur nicht selten vor, daß Winterschläfer um mehrere Grade weniger hoch temperiert sind als die Umgebung, auch ist die Winterkälte keineswegs das für das Zustandekommen des Schlafes unbedingt Ausschlaggebende. Obwohl man durch Erniedrigung der Umgebungstemperatur Winterschlaf auslösen kann (Saissy), kann man Winterschläfer sowohl im Sommer in Winterschlaf versetzen wie auch beobachten, daß solche im Winter bei niederen Temperaturen wach bleiben. Sinkt die Umgebungstemperatur sehr weit ab, so daß die Gefahr einer Abkühlung des Winterschläfers unter den Gefrierpunkt besteht, meist aber schon bei Abkühlung des Tieres unter 10° Körpertemperatur, erwacht der Winterschläfer und produziert Wärme, reguliert also weiterem Wärmeverlust entgegen. Ist die Körpertemperatur des Winterschläfers durch intensivere Abkühlung trotz dieser Regulation weiter gesunken, verhält sich dieser wie ein Warmblüter, der unter die Norm abgekühlt ist. Es ist der Winterschläfer daher auch zur Zeit, zu der sich seine Körpertemperatur nahezu gleich wie jene eines poikilothermen Tieres verhält, doch in seinem Wesen ein homoiothermes Tier, bei dem nur vorübergehend und unter gewissen Bedingungen das Niveau der Regulation verschoben ist. Der Winterschläfer hat die Fähigkeit, kalt zu werden und kalt zu bleiben. Ueber den Ort, an dem die Veränderung der Regulation ausgelöst wird, wissen wir nur wenig. Zum Teil handelt es sich jedenfalls um eine veränderte Erregbarkeit verschiedener Zentra sowohl für den Wärmereiz wie für die im Gefolge von Sauerstoffmangel auftretenden Reize. Besteht auch in bezug auf das Protoplasma eine prinzipielle Analogie zwischen Winterschläfer und Kaltblüter insofern als das Protoplasma beider Tierarten befähigt ist bei niederen Temperaturen und unter sehr geringem Stoffwechsel weiter zu leben, ohne abzusterben, so besagt doch das Verhalten des Winterschläfers nach energischer Abkühlung unter den Punkt, an dem er zu regulieren beginnt, daß eine vollkommene Analogie zwischen beiden nicht besteht. Uebereinstimmend beim Kaltblüter wie beim Winterschläfer wird beobachtet, daß das Gewebe beider unter sehr verminderter Sauerstoffzufuhr weiter zu leben imstande ist und auch eine Reihe von Giften in Konzentrationen oder für längere Zeit verträgt, die beim Warmblüter und beim warmen Winterschläfer rasch zum Tode führen würden. Diese Umstände deuten darauf hin, daß die funktionelle Verschiedenheit im Protoplasma des Winterschläfers auch durch eine chemische Verschiedenheit gegenüber dem Protoplasma des Warmblüters bedingt

sein müsse, da z. B. auch ein aus dem Winterschläfer ausgeschnittenes Herz ebenso wie jenes eines Kaltblüters noch stundenlang weiter zu schlagen imstande ist.

Der respiratorische Quotient ist im Winterschlafe niedrig, vielleicht infolge unvollständiger Oxydation, möglicherweise aber auch auf Grund von Glykogenbildung aus Fett (Weinland, Dubois), was zur Erklärung der zeitweise beobachteten Gewichtszunahme bei hungernden Winterschläfern dienen könnte. Im Gegensatz zu dieser Glykogenbildung steht der Glykogen- und Kohlehydratverbrauch beim abgekühlten Warmblüter. Manche sonstige auffällige Unterschiede zwischen Warmblüter und Winterschläfer erklären sich durch die niedere Körpertemperatur während des Winterschlafes.

Das Einschlafen der Winterschläfer erfolgt allmählich unter langsamer Entwärmung des Körpers und unter Einstellung auf die Umgebungstemperatur, der Schlaf selbst ist von wechselnder Tiefe. Vorübergehend erwachen die Tiere, um Harn und Kot abzusetzen, hierbei steigt die Körpertemperatur und der Umsatz, um beim Einschlafen wieder zu sinken. Am Ende des Winterschlafes erfolgt die Zunnahme der Körpertemperatur rasch. So stieg die Temperatur bei der erwachenden Haselmaus im Mittel um 1° C in 5 Minuten. Hierbei wird die Temperaturzunahme des Körpers nicht nur durch Wärmesperrung, sondern auch durch Mehrproduktion — rasch einsetzende Glykogenverbrennung und Muskeltätigkeit, und zwar letztere in Form des Schüttelfrostes — herbeigeführt. Das Verhalten erinnert an jenes im Fieber, bei dem ebenfalls „die Einstellung des Zentrums auf eine andere, und zwar höhere Reizschwelle" zum Eintritt des Schüttelfrostes Anlaß gibt.

Die Dauer des Winterschlafes wechselt je nach Umständen. Für das Murmeltier werden 5 bis 6 Monate, für Igel und Ziesel 3 bis 4, für Hamster, Siebenschläfer und Haselmaus 2 bis 3½ Monate angegeben. Näheres bei Merzbacher, Ergebn. d. Phys. III, 2 und bei Tigerstedt in Wintersteins Handb. III.

2. Die Temperatur des Menschen

2a) Temperaturtopographie. Wie es die Verhältnisse der Wärmeableitung und Wärmeabstrahlung sowie die Tätigkeit der einzelnen Organe mit sich bringt, ist die Temperatur des Menschen nicht an allen Teilen des Körpers die nämliche. Aber auch an ein und derselben Stelle kann die Temperatur recht verschiedene Werte aufweisen, je nachdem diese ausgiebiger durchblutet ist oder je nachdem z. B. die darunter liegenden Muskeln energischer oder weniger energisch tätig sind. Hierbei kann auch die Blutverteilung zwischen dem Körperinnern und der Haut eine große Rolle spielen. Es kühlt, um nur ein Beispiel zu nennen, im kalten Bade die Hautoberfläche stark ab, und zwar am stärksten dort, wo keine größeren Muskelmassen unter ihr liegen. Zur gleichen Zeit kann aber die Temperatur im Rektum gemessen sogar ansteigen, und umgekehrt kann nach dem Bade die Hauttemperatur steigen, die Rektaltemperatur aber sinken. Deshalb kann man nicht von einem unbedingten Parallelismus zwischen der Temperatur im Körperinnern und an der Körperoberfläche sprechen. Auch an der Haut setzt örtliche Abkühlung oft nur örtliche Temperaturabnahme, die nicht einmal von der nächsten Umgebung mitgemacht wird, ja in dieser sogar von Erhöhung der Temperatur begleitet sein kann. Vielfach beobachtet man auch einen vollkommen verschiedenen Gang der Temperatur in den Muskeln und in der Haut und ganz auffallende Temperaturdifferenzen infolge vasomotorischer Einflüsse (ein Ohr kann warm und rot, das andere blaß und kalt sein), finden sich oft an symmetrischen Stellen der Körperoberfläche. Unter ganz gleichartigen Bedingungen beobachtet man allerdings auch ein ganz ausgesprochenes Parallelgehen der Temperatur, wie dies von Benedict und seinen Mitarbeitern in sehr gründlichen Untersuchungen nachgewiesen wurde, denn es bleiben dann die Differenzen zwischen den Angaben des Thermometers in der Achselhöhle, im After, in der Hohlhand und im Harnstrahl dieselben. Sehr wechselnd und offenbar abhängig von der Art der Atmung und von Muskelbewegungen ist jedoch die Temperatur in der Mundhöhle, so daß diese nicht zur Messung der Körpertemperatur verwertet werden kann. Es wurden folgende Durchschnittswerte für die Höhe der Temperatur an einzelnen Stellen des Körpers bei 20° Zimmertemperatur gefunden:

Nase und Ohrläppchen	23 bis 29 ° C
Fußsohle	32,5° C
Handrücken	32,8° C
Gesicht	32 „ 35 ° C
Kniekehle	35,0° C
Leistenbeuge	35,8° C
Achselhöhle	36,7° C
Mund	36,7° C
After	37,1° C
Magen	37,2° C

Als mittlere Rektaltemperatur gilt 36,7 bis 37,2 (37,5), als mittlere Temperatur der bekleideten Haut 33 bis 35° C. Nackte Haut ist je nach der Umgebungstemperatur sehr verschieden temperiert. So fand Rubner als Hauttemperatur bei 10° 29,0, bei 15° 29,2, bei 32° 33,0° C.

Die Temperatur des Harnes ist durchschnittlich um 0,34° C niederer als die im Rektum gemessene. Die Lebertemperatur ist bei Menschen und Tieren um 0,15 bis 0,63° C höher als jene im After, auch die Temperatur des Blutes der Vena hepatica ist höher als jene der Vena Portae, was als Ausdruck der lebhaften Umsetzungen in der Leber anzusehen ist. Das Blut des rechten Herzens ist wärmer als jenes des linken. Für das Zustandekommen dieser Differenz kann eine Reihe von Ursachen namhaft gemacht werden.

Einesteils ist daran zu denken, daß durch die Wasserverdunstung und Entbindung der Kohlensäure aus dem Blute diesem in der Lunge Wärme entzogen wird, ferner ist es möglich, daß die höhere Temperatur der Leber durch das Zwerchfell auf das rechte Herz wirkend dessen Temperatur steigert und die Zufuhr des wärmeren Blutes der Vena hepatica zur Erwärmung beiträgt, endlich wird man wohl annehmen müssen, daß die Summe der Verbrennungen in den Geweben überhaupt zu einer Erhöhung der Bluttemperatur des Venenblutes beiträgt. Allerdings spricht gegen den ausschlaggebenden Einfluß dieser wärmesteigernden Prozesse eine Reihe von Momenten, denn es gibt auch vielerlei Gründe, die für eine höhere Temperatur des Blutes im linken Herzen sprechen würden, obwohl gerade das Gegenteil beobachtet wird. So ist das arterielle Blut um so weniger warm, je weiter vom Herzen entfernt es untersucht wird, und ferner das Blut der Körpervenen an der Körperoberfläche kühler als das der Arterien. Auch am Herzen, das nicht der Leber auflag und durch diese nicht erwärmt werden konnte, wurde dieselbe Temperaturdifferenz zwischen rechtem und linkem Ventrikel beobachtet. Endlich ist zu berücksichtigen, daß in der Lunge selbst Wärmebildung stattfindet, und zwar sowohl durch die Oxydation des Hämoglobins wie auch durch die Oxydationen, die im Lungengewebe selbst ablaufen. Sollte es sich bestätigen, daß Sauerstoff und Kohlensäure in der Lunge entgegen dem Druckgefälle befördert werden können, so wäre auch diese Leistung von Arbeit nicht ohne Wärmetönung denkbar.

Es sind daher, da die quantitative Größe aller dieser Prozesse nicht genau bekannt ist, die Ursachen für das Zustandekommen der Temperaturdifferenz zwischen dem rechten und dem linken Herzen nicht vollkommen geklärt. Auch dürfen die im Voranstehenden angeführten Zahlen, welche die Temperaturtopographie des Körpers betreffen, keineswegs als Standardwerte angesehen werden, da die Höhe der Temperatur an den einzelnen Körperstellen nicht nur im Laufe eines Tages ganz wesentliche Unterschiede aufweist, sondern weil auch eine ganze Summe von Momenten, Arbeit, psychische, mechanische Reize, Nahrungsaufnahme usw. die lokale Temperatur zu beeinflussen vermögen.

2b) Der tägliche Gang der Körpertemperatur. Ueber die Frage, ob eine gemessene Temperatur normal oder abnormal ist, kann man auf Grund der „mittleren“ Temperatur ein Urteil nicht abgeben, denn es zeigen sich bei fortlaufender Beobachtung der Körperwärme während eines Tages, an ein und derselben Person und bei ganz gleichartiger Messung, ganz beträchtliche Schwankungen, die einen ausgesprochen gesetzmäßigen, täglich gleichartig wiederkehrenden Charakter haben und auch bei allen Menschen in ganz ähnlicher Weise beobachtet werden. Man spricht daher von einer normalen Temperaturkurve. Der Umfang der Tagesschwankung, die auch bei vielen Tieren beobachtet wird, ist je nach der Tierart verschieden, Ziegen, Rinder und Schafe haben keine ausgesprochene Tagesschwankung, dagegen betragen die Tagesschwankungen des Pferdes 1 bis 1½° bei analogem Verlauf wie beim Menschen, jene des Hausgeflügels 1° C, jene von Tauben und Möven 1½° C und jene von Drossel und Star sogar 3 bis 4° C. Beim Kaninchen ist die Tagesschwankung recht unregelmäßig, sie beträgt wie beim Hunde etwa 1° C. Bei Affen wurden Tagesschwankungen von 2 bis 4° C beobachtet und auffallenderweise noch größer sind sie beim Kamel, das eine Tagesschwankung von 4 bis 5° C besitzt, bei ihm sind übrigens auf den Verlauf der Schwankung Temperatur und Wetter sowie Ernährungszustand von großem Einfluß. Das vielfache Vorkommen von Trypanosomenerkrankungen kann gleichfalls mit Ursache für die großen Temperaturdifferenzen sein. Das Tagesmaximum und Minimum des Menschen differiert um 1° C. und zwar liegt das erstere um die Zeit der späteren Nachmittagsstunden, während das Minimum in die frühen Morgenstunden fällt. Sehr gründliche Untersuchungen über den Verlauf der Tagestemperatur unter verschiedenen Einflüssen wurden von Benedict und seinen Mitarbeitern durchgeführt (1902 bis 1911). Als ganz allgemein gültiges Verhalten kann angegeben werden, daß die normale Rektaltemperatur von etwa 1 Uhr früh bis 6 Uhr früh unter 36,7° C liegt, dann allmählich ansteigt, bis um etwa 5 Uhr nachmittags ein Wert von rund 37,5° C erreicht ist, der ca. 2 Stunden eingehalten wird. Von 8 Uhr abends an sinkt die Temperatur dann wieder auf das Minimum von 36,5 bis 36,7 in den frühen Morgenstunden. Zu dieser Tageszeit bedeutet eine Rektaltemperatur von 37,5° C in den allermeisten Fällen das Bestehen von Fieber, während dieselbe Temperatur von 37,5 nachmittags noch als normal anzusehen ist.

Ueber die Ursache des Zustandekommens der Tagesschwankung wurde eine Summe von Vermutungen aufgestellt. Die Höhe der Umgebungstemperatur, die Nahrungsaufnahme, Muskelarbeit, Licht, oder der Wechsel zwischen Wachen und Schlaf sollten den Ausschlag geben. Der typische Verlauf der Tagesschwankung ist umso bemerkenswerter, als es auch fieberhafte Erkrankungen gibt, bei denen das Fieber die normale tägliche Temperaturkurve erkennen läßt, jedoch mit dem Unterschiede, daß diese nach oben verschoben ist.

Auffallend und von vornherein wichtig für die Erklärung des täglichen Ganges der Körpertemperatur ist die Tatsache, daß man bei den Nachtraubvögeln eine vollkommene Umkehr der Temperaturkurve findet. So hat die Eule ihr Temperaturmaximum zwischen 1 und 4 Uhr früh und das Minimum zwischen 1 und 7 Uhr nachmittags. Ganz übereinstimmend beobachteten Toulouse und Piéron (1907), daß Krankenschwestern, die dauernd Nachtdienst zu verrichten hatten, eine ganz ähnliche Temperatur-

umkehr aufwiesen (s. auch Goldstein 1913). Auch sie zeigten das Tagesminimum am späten Nachmittag, das Maximum in den Morgenstunden. Fast noch entscheidender ist das Experiment Gibsons (1905), der während der Fahrt von New Haven nach Manila und zurück Temperaturmessungen vornahm. Da die Differenz der Ortszeit zwischen beiden Städten 11 Stunden beträgt, hatten sich die Lebensgewohnheiten im Verlaufe der je 5- bis 7wöchentlichen Reise täglich nur um etwa eine Viertelstunde verschoben, so daß aber schließlich doch das Mittagsmahl in Manila fast zur selben Zeit stattfand, zu der Mitternachtsstunde in New Haven war. Die Tagesschwankung hatte sich genau der zeitlichen Verschiebung angepaßt. Immer trat das Tagesmaximum in den der Ortszeit entsprechenden Nachmittagsstunden ein. Ganz ähnliche Beobachtungen stellte mit demselben Ergebnis Osborne (1912) auf der Reise von London nach Melbourne an. Auch bei Affen, die dauernd zur Nachtzeit belichtet, zur Tageszeit im dunklen Raum gehalten wurden, war eine analoge Umkehr der Tagesschwankung zu beobachten.

Es ist daher nur die Frage zu entscheiden, welche Komponente in dem Wechsel zwischen Tag und Nacht die eigentliche Ursache der Verschiedenheit der Körpertemperatur zu den den einzelnen Tagesstunden bildet. Diese Frage kann wohl nur in dem Sinne beantwortet werden, daß es die Summe der Unterschiede im Verhalten bei Tag und Nacht sein müsse, die die Erscheinung hervorruft, denn die Experimente, die die Wirkung der einzelnen Faktoren für sich klären sollten, haben zu keinem eindeutigen Resultat geführt, dies hauptsächlich wohl darum, weil nur eine langdauernde, vollkommene Anpassung an die geänderten Wirkungen einen Einfluß auf den Gang der gewöhnlichen Temperaturkurve ausübt, an der der Mensch vorerst mit einer gewissen Zähigkeit festhält. Ein rascher Wechsel zwischen Tag und Nacht führt eben noch lange nicht dazu, daß nun der Schlaf während der Tagesstunden so fest und andauernd ist wie sonst während der Nachtstunden, auch die Summe der Reize, die das Tagesleben der Umgebung auf den bei Tag schlafenden Menschen ausübt, kann nicht so leicht vollkommen eliminiert werden. Es ist darum begreiflich, daß Versuche über den Einfluß von Vermehrung oder Verminderung geringer Muskelarbeit allein (Benedict und Snell, Johansson) keine typische Verschiebung der Temperaturkurve zeigen konnten. Auch Nüchternheit gegenüber Nahrungsaufnahme vermochte den Verlauf der Tagesschwankung wohl zu beeinflussen und die Ausschläge zu vermindern, nicht aber ganz zu verändern. Wurden Menschen bei vollkommener, vorsätzlicher Muskelruhe beobachtet, so fand sich ebenfalls eine ausgesprochene Verminderung der Tagesschwankung, doch auch hierdurch wurde diese nicht vollkommen aufgehoben. Bemerkenswert hierbei ist es, daß die Größe des zu verschiedenen Tagesstunden beobachteten Umsatzes parallel mit dem Steigen und Fallen der Temperatur verläuft (Sondén und Tigerstedt). Kann es auch keinem Zweifel unterliegen, daß Muskelbewegungen, Verdauung und Verdauungsarbeit, lebhafterer Muskeltonus u. a. m. an und für sich die Größe der Wärmeproduktion und damit auch die Höhe der Körpertemperatur beeinflussen, so wird doch der typische Gang nur durch das Zusammenwirken aller dieser und sicherlich noch mancherlei anderer Faktoren bewirkt. Die theoretischen Erklärungen für das Auftreten der Tagesschwankung und der Grund, warum diese nicht durch Wärmeregulation verwischt wird, sind derzeit noch nicht befriedigend.

Die Tagesschwankung ist nicht von allem Anfange an ausgebildet. Säuglinge zeigen an den ersten Lebenstagen keinerlei typische Temperaturkurve und kein dem Erwachsenen entsprechendes Maximum und Minimum; nach Ablauf des ersten Lebensmonates ist die Schwankung jedoch deutlich ausgebildet.

2c) Einflüsse auf die Höhe der Körpertemperatur. Die als Durchschnitt angegebene Höhe der menschlichen Rektaltemperatur zwischen 36,5 und 37,5° C gilt nicht für alle Menschen. Man beobachtet bei einwandfreier Messung, daß es vollkommen normale Menschen gibt, deren Körpertemperatur um 0,2 bis 0,3° C von den genannten extremen Werten abweicht. Es ist daher zur Feststellung geringer abnormaler Temperaturveränderungen (subfebriler Temperaturen) nötig, nicht nur die Tagesstunde, zu der die Messung erfolgte, genau zu berücksichtigen, sondern auch das individuelle Verhalten der Körpertemperatur des betreffenden Menschen zu kennen. Geringfügige Temperatursteigerungen sind klinisch diagnostisch von wesentlicher Bedeutung, eine Ausnahme hiervon machen insoferne im allgemeinen die Kinder, als diese auch auf geringfügigste Störungen im Stoffwechsel hin mit Temperaturerhöhungen reagieren.

Der Fötus des Menschen ist um 0,3° C wärmer als die Mutter. Nach der Geburt sinkt die Temperatur des Kindes um 0,5 bis 0,8° C, wofür von mancher Seite die Wirkung des ersten Bades verantwortlich gemacht wird. Später steigt die Temperatur auf höhere Werte an. Dasselbe Fallen der Temperatur nach der Geburt beobachtet man bei vielen Tieren, so z. B. bei Kaninchen. Auch bei diesen ist der anfängliche Temperaturabfall von einem späteren Anstieg gefolgt. Bei Haustieren und beim Hund ist die Temperatur des neugeborenen Jungen um 0,5 bis 2,0° C unter der der Mutter gelegen.

Nach manchen Angaben soll die Körpertemperatur an sehr heißen Tagen höher sein und auch bei Menschen, die in ein heißes Klima übersiedeln, sollen Temperatursteigerungen zustande kommen. Es ist recht naheliegend, für dieses offenbar nur ganz individuell beobachtete Verhalten leichte Verdauungsstörungen, die beim Wechsel der Kost und unter der Wirkung des ungewöhnt heißen Klimas häufig auftreten, verantwortlich zu machen. Bei den eingeborenen Bewohnern der Tropen wie bei Bewohnern der Eisregion und Leuten, die dauernd in mittleren Breiten leben ist dieselbe Körpertemperatur gefunden worden. Glogner, Eijkman und Plehn konnten nachweisen, daß Malaien und Kamerunneger genau dieselbe Körpertemperatur besitzen und die nämliche Tagesschwankung derselben mitmachen wie der Europäer, sei es,

daß dieser in seiner Heimat oder in den Tropen lebt. Die Temperatur von Ratten und Mäusen scheint jedoch von der Umgebungstemperatur stark beeinflußt zu werden (Congdon 1912); von dem Verhalten der Monotremen war bereits oben die Rede.

In großer Meereshöhe wurde bei zahlreichen Personen ganz ausgesprochen gesteigerte Körpertemperatur gefunden. Aus vielen Beobachtungen geht auch hervor, daß die Körpertemperatur im Hochgebirge eine labilere ist und viel leichter Schwankungen aufweist, als in der Ebene. Ob hierfür eine bestehende Reizwirkung auf das „Wärmezentrum" durch den Einfluß unvollkommener Sauerstoffversorgung als Erklärung herangezogen werden darf, ist noch nicht festgestellt.

Rasse, Alter und Geschlecht sind nicht ohne jeden Einfluß auf die Körpertemperatur, doch bestehen keine ausgesprochenen Gesetzmäßigkeiten. Vielleicht kommt der Frau eine etwas höhere Körpertemperatur als dem Manne im Durchschnitte zu. Kinder sind bis zum Ende des ersten Lebensjahres im Mittel um 0,3° C wärmer als Erwachsene (Jundell). Vor dem Beginne der Menses ist die Körpertemperatur der Frau etwas höher als gewöhnlich. Der Truthahn ist wärmer als die Henne, der Fasan niedriger temperiert als die Henne, bei der Gans besteht kein Geschlechtsunterschied in bezug auf die Körpertemperatur, dagegen wechselt die Temperatur der Gans sehr nach dem Lebensalter (Löer 1909). Beim Tiere bedingt die Brunst eine Erhöhung der Körpertemperatur. „Kaltblütige" Pferde sollen eine um 0,1 bis 0,2°C höhere Körpertemperatur haben als „warmblütige", doch wird diese Angabe bestritten.

Wie erwähnt, hat Nahrungsaufnahme im allgemeinen keine ausgesprochene Temperatursteigerung zur Folge, es vermag die Körpertemperatur nach Nahrungsaufnahme wohl um 0,1 bis 0,4° C höher zu werden, das größere Wärmegefühl nach Nahrungszufuhr ist aber meist nur auf reichlichere Durchblutung der Haut und ev. größere Wärmeproduktion durch gesteigerte Muskelspannung zurückzuführen. Bei sehr reichlicher Eiweißnahrung wurde geringe Temperaturerhöhung beobachtet. Nach Blutentziehungen sinkt die Körpertemperatur.

Im Gefolge der Schur kommt bei den Haustieren nach anfänglicher Steigerung der Körpertemperatur ein Sinken der Körperwärme zustande, das 0,4 bis 0,6° C beträgt und wochenlang andauert.

Von großem Einfluß ist die Muskelarbeit auf die Körperwärme. Selbst geringfügige Muskelarbeit, z. B. Schreien der Kinder, führt schon zur Temperaturzunahme, während angestrengte Muskelarbeit sogar Steigerungen der Körpertemperatur um 3° bis 4° C hervorrufen kann. Bei Dauerläufern wurde 40° C Körpertemperatur gemessen. Die Wärmeproduktion ist bei derartigen Anstrengungen so groß, daß die Wärmeabgabe unzureichend wird. Im Tetanus wurden bei Menschen Temperaturen von 44° C beobachtet. In der Nacht nach körperlichen Anstrengungen sinkt die Körpertemperatur unter den Wert, der bei derselben Person und zur selben Zeit normalerweise beobachtet wird. Im Schlafe sinkt die Körpertemperatur nur auf jene Werte, die bei voller Bewegungslosigkeit gefunden werden, als Zeichen, daß Muskelarbeit und Muskelspannungen weggefallen sind. Die Angaben über ein Steigen der Körpertemperatur bei geistiger Arbeit sind wohl sämtlich auf ein gleichzeitiges Bestehen lebhafteren Muskelstoffwechsels zurückzuführen. Trinken von Kaffee und heißer Flüssigkeit erhöht die Körpertemperatur etwas, Trinken von kaltem Wasser drückt sie vorübergehend etwas herab. Beim Rinde steigt die Körpertemperatur während der Trächtigkeit um 1° C über die Norm, das Fallen der Körpertemperatur zeigt den Eintritt der baldigen Geburt an.

Nach dem Tode sinkt die Körpertemperatur nicht sofort ab, sondern es tritt entweder eine Steigerung der Temperatur oder ein kurzes Konstantbleiben ein, dem dann erst die allmähliche Abnahme der Körperwärme folgt. Die Ursache dieser Erscheinung ist die, daß mit dem sichtbaren äußeren Tode, der als „zentraler Tod" durch Außerfunktiontreten der lebenswichtigeren Zentren gekennzeichnet ist und sich im Ausfall der Reflexe ausdrückt, nicht auch der Tod sämtlicher Zellen im Körper parallel läuft. Wohl sistiert die Atmung und die Zirkulation, die Gewebe bleiben aber noch geraume Zeit lebensfähig und können sogar als „überlebende" Organe unter geeigneten Versuchsbedingungen zu normaler Funktion außerhalb des Körpers zurückgeführt werden. Sie dissimilieren somit zur Zeit des äußeren Todes noch weiter und zeigen eventuell zum Teile sogar gesteigerten Umsatz und Zerfall unter der Fortdauer bestehender Reizwirkungen. Da gleichzeitig die Wärmeabgabe durch das Fehlen der Zirkulation und der Wasserverdunstung von der Lunge und von der Haut verringert ist, kann sogar ein Steigen der Körperwärme eintreten; ein solches findet sich besonders nach plötzlichem Tode und hauptsächlich dann, wenn intensive Muskelarbeit vorangegangen ist. Auch nach gewissen Verletzungen des Zentralnervensystem tritt eine postmortale Temperatursteigerung auf, die 1 bis 2° C betragen kann. Die Gerinnung des Muskeleiweißes bei der Totenstarre ist mit positiver Wärmetönung verbunden.

III. Die Wärmeproduktion.

1. Beziehung der Körpertemperatur zur Wärmeproduktion. Als Quellen der Wärmeproduktion kommen hauptsächlich in Betracht Stoffwechselvorgänge, die unter positiver Wärmetönung verlaufen. Zu diesen gehören beim höher stehenden Tier in erster Linie oxydative, in zweiter Linie anoxybiotische Vorgänge. Ferner können auf Grund chemischer Umsetzungen andere Energieformen entstehen, durch deren Umwandlung wieder Wärme erzeugt wird. So können mechanische Arbeit, elektrischer Strom oder osmotische Energie, die ursprünglich aus chemischer Energie entstanden, zu Wärmequellen werden. Die bei chemischen Prozessen frei werdende Energie kommt im Tierkörper in derselben Größe zur Geltung, welche dieselben Umsetzungen außerhalb des Körpers schaffen würden. Da der Energieinhalt der Summe der Spaltungs-

produkte beim anoxydativen Zerfall viel größer ist als beim Oxydationszerfall, bei dem die entstandenen Stoffe entweder Endprodukte sind oder diesen nahestehen, ist die Energiemenge, die bei der oxydativen Spaltung eines Stoffes im Körper geliefert wird, viel größer als jene, die bei anoxydativer Spaltung entstehen kann. Niedere Lebewesen, denen große Nahrungsmengen zur Verfügung stehen und deren Energiebedarf relativ gering ist, vermögen mit anoxybiotischen Umsetzungen das Auslangen zu finden, so leben z. B. Eingeweidewürmer im Menschen anoxybiotisch in der Fülle zubereiteter Nahrungsstoffe, die im Darm vorhanden sind. Uebrigens ist es keine ausschließliche Eigenschaft niederer Lebewesen, anoxybiotisch Wärme und mechanische Arbeit zu produzieren, denn man findet vorübergehend auch beim Protoplasma höherstehender Tiere, ja selbst bei dem der Säugetiere vollständige oder teilweise Anoxybiose, wenn kein oder wenig Sauerstoff zur Verfügung steht oder der Energiebedarf ein so großer ist, daß das vorhandene Sauerstoffangebot nicht zureicht.

Kurz sei noch die Frage gestreift, ob bei den energiespendenden Nahrungsmitteln, deren voller kalorischer Wert in gleicher Weise für die Produktion von Wärme wie für die Produktion von Arbeit eingestellt werden dürfe. Es ist ja eine auf die Anschauungen v. Liebigs zurückzuführende, vielfach verbreitete Meinung, daß es Nahrungsstoffe gäbe, die als Wärmebildner aufzufassen sind, und solche, die Spender von Muskelkraft sein sollen. Energetisch ist es selbstverständlich, daß es keinen Nahrungsstoff geben kann, der bei seiner Umsetzung nur Arbeit, aber keine Wärme liefern würde, aber auch davon abgesehen steht heute fest, daß jedes Nahrungsmittel sowohl als Wärmespender wie als Kraftspender wirken kann.

Eine der Hauptgrundlagen für die Beurteilung der Energieentfaltung der Nahrungsmittel im Tierkörper bildet das von Rubner formulierte Isodynamiegesetz, nach welchem sich im Durchschnittswert die Hauptnahrungsstoffe Eiweiß, Fett und Kohlehydrat im Verhältnis ihrer nutzbaren Brennwerte wie 4,1:9,3:4,1 Kal. pro Gramm vertreten können. Hieran reiht sich der Alkohol mit seinem Brennwert von 7,07 Kalorien. Keinem dieser Nahrungsmittel kommt eine spezifische Wirkung in der Form zu, daß es ausschließlich nur für Wärmeerzeugung, nicht aber für die Produktion von Arbeit verwendet werden könnte und es hängt das Ausmaß, in welchem das einzelne Nahrungsmittel für diese oder jene Leistung herangezogen wird, ganz von den gegebenen Umständen, und zwar insbesondere von der Beschaffenheit und Menge der gegebenen Kost wie auch von dem vorwaltenden Ernährungszustand ab. Bei überreichlicher Kohlehydraternährung steigt der respiratorische Quotient auf den Wert Eins als Ausdruck dafür, daß nun für Wärme wie für Arbeitsproduktion fast oder nur Kohlehydrat verbrannt wird. Wird Alkohol gegeben, so tritt an Stelle eines beträchtlichen Teiles des Kohlehydrates der Alkohol sofort als Wärme und Kraft liefernder Stoff ein. Beim Hungernden sinkt der respiratorische Quotient auf den Wert für reine Fettverbrennung ab als Ausdruck dafür, daß nunmehr die Herz- und Atemarbeit, aber auch der Energiebedarf für die Einhaltung der Körperwärme, der nicht durch die Wärme aus der Arbeit gedeckt ist, hauptsächlich durch Fettkalorien bestritten wird, und analog liegen die Verhältnisse bei reiner Eiweißfütterung.

Die Frage, ob nicht ungeachtet dieser prinzipiellen Uebereinstimmung manchen Stoffen eine spezifische Wirkung bei ihrem Umsatz im Körper zuzuschreiben sei, wurde in zahlreichen Beobachtungen insbesondere von Rubner und Zuntz, sowie deren Schulen untersucht und dabei festgestellt, daß die Arbeit, die bei der Verdauung und Resorption einzelner Nahrungsstoffe aufgewendet werden muß, keine ganz gleiche ist, so daß z. B. bei der Verdauung manchen Futters ein beträchtlicher Teil des Energiegehaltes desselben erforderlich ist, um die Ausgaben für diese Leistungen zu bestreiten die — als innere Arbeit — schließlich in ihrer Wirkung im Körper nur als Wärme in Betracht kommen und somit einen Abstrich von der Größe der nutzbar zu verwertenden Energie des betreffenden Nahrungsstoffes vorstellen. Außer dieser besonders mit der Verarbeitung der Nahrung zusammenhängenden spezifischen Wirkung kommt noch ein weiterer Unterschied in Betracht. Reiner Traubenzucker oder reine Lävulose, insbesondere aber verfüttertes Eiweiß führen zu einer Steigerung der Verbrennungsvorgänge, die sich derzeit wohl nicht mehr ausschließlich auf Verdauungsarbeit beziehen läßt und als eine im Ausmaße nach dem Nährstoff verschiedene aber spezifische Wirkung auf die Verbrennungsvorgänge kennzeichnet. Inwieweit hierbei ein momentan als Ueberschuß auftretendes Plus dieser Stoffe gewissermaßen im Regelungsstoffwechsel (v. Wendt 1913) eine Steigerung des Umsatzes im Protoplasma auslöst oder durch die Wirkung dieser Stoffe lebhafterer Muskeltonus erzeugt wird, ist derzeit nicht zu entscheiden und von sekundärer Bedeutung gegenüber der Tatsache, daß Fett, Kohlehydrat und Eiweiß sich wohl nach der Gesamtgröße ihrer Energielieferung im Tierkörper so verhalten wie außerhalb desselben, sich aber in verschiedenen Nahrungsmitteln unterscheiden in bezug auf die Größe der Energiemengen, die von dem Körper für Arbeit oder Ansatz oder den Grundumsatz verwertet werden können. Hierbei möge betont sein, daß der bei Eiweiß und Kohlehydrataufnahme gesteigerte Energieverbrauch dann, wenn im Körper zur Deckung von Wärmeverlust, Wärmeproduktion erforder-

lich ist, zu seinem vollen Wert als Wärme nutzbringend verwendet wird. Ausführlicher handelt über diese Fragen der Artikel „Stoffwechsel"; vgl. ferner Rubner, Gesetze des Energieverbrauches und der Ernährung, Zuntz in Oppenheimers Handbuch IV1 S. 868, von Wendt in der Festschrift für Tigerstedt 1913, Tigerstedt, Wärme und Wärmehaushalt in Wintersteins Handbuch III 1910.

Da alle Muskelarbeit mit Wärmeproduktion verbunden sein muß, ist die Frage zu beantworten, ob die bei der unumgänglich nötigen Muskeltätigkeit des Körpers und die durch die unvermeidlichen Lebensvorgänge in den Zellen bei normaler Körpertemperatur sich bildende Wärme groß genug ist, um den ganzen Wärmebedarf des Körpers zu decken, somit ob vom Körper überhaupt Wärme um ihrer selbst willen gebildet werden muß, damit die Körpertemperatur konstant erhalten werden kann, die für das Lebewesen eine optimale ist und eine gewisse Reaktionsgeschwindigkeit gewährleistet, die zum Leben der Zellen erforderlich ist.

Beobachtet man die Größe der Verbrennungen bei einem Menschen unter verschiedenen Verhältnissen, so findet man, daß der nüchterne, bewegungslos ruhig Liegende wie der Schlafende einen Minimalumsatz aufweisen, der, insolange keinerlei Muskeltätigkeit stattfindet, keine Nahrungsaufnahme erfolgt, und insolange die Körpertemperatur keine Veränderung zeigt, einen vollkommen konstanten Wert vorstellt. Unter normalen Verhältnissen ist es nicht möglich, die Größe der Verbrennungen weiter einzuschränken, weshalb man hierfür mit Recht den Ausdruck Grundumsatz (Magnus-Levy) oder Erhaltungsumsatz (Loewy) gewählt und jedes Mehr an Verbrennungen, bedingt durch lebhaftere Zelltätigkeit, insbesondere durch Muskeltätigkeit als Leistungszuwachs bezeichnet hat. Der Grundumsatz stellt das für das Fortbestehen normalen Lebens unbedingt erforderliche Minimum dar, das gegeben ist durch den unabweislichen Aufwand für Herz- und Atemarbeit sowie für den Stoffwechsel der Zellen bei der gegebenen Körpertemperatur. Doch auch den Grundumsatz kann man zu einem guten Teil als Arbeitsstoffwechsel auffassen, da z. B. Nieren und Leber dauernd tätig sind und der Rest von rund 1000 Kal. pro Tag den Abnutzungsstoffwechsel der übrigen Zellen vorstellt, die ja, solange sie leben dissimilieren, also Energie verbrauchen und Wärme produzieren müssen, wenn sie auch äußere Arbeit nicht leisten. Diesen Stoffumsatz darf man daher nicht als eine zum Zwecke der Wärmeproduktion eingeleitete Verbrennung auffassen. Daß dem so ist, ergibt sich auch aus der Tatsache, daß ein bewegungslos liegender Mensch, den man vor Wärmeverlust vollkommen schützt, indem man ihn in körperwarmes Wasser gibt und wasserdampfgesättigte, warme Luft atmen läßt, desungeachtet keinen geringeren Grundumsatz aufweist. Es wird ihm durch die Vermeidung von Wärmeausgaben nicht das mindeste an „Brennmaterial" erspart, so daß jene Wärme, die normalerweise zur Einhaltung der Körpertemperatur führt, nur als ein Nebenprodukt, das bei den grundsätzlich nötigen Lebensvorgängen entsteht, aufgefaßt werden muß. Ja man kann sogar behaupten, daß durch diese Vorgänge überschüssig Wärme produziert wird, da selbst der bewegungslos ruhige und nackte Mensch zum mindesten bei einer Umgebungstemperatur von 27° C noch das Gleichgewicht seiner Körpertemperatur einzuhalten vermag und der Bekleidete sogar bei Umgebungstemperaturen von 10° C und darunter noch keiner gesteigerten Wärmeproduktion bedarf, um auf Normaltemperatur eingestellt zu bleiben. Berücksichtigt man, daß der nichtarbeitende jedoch nicht bewegungslose Mensch einen rund 25% höheren kalorischen Umsatz aufweist, als der ruhende, der bei Zimmertemperatur ruhig lebende aber um rund 70% mehr Kalorien erzeugt, und daß der Umsatz beim angestrengt arbeitenden während der Arbeit zirka auf das Zehnfache des Ruhewertes ansteigt, so ergibt sich, daß beim Menschen immer dann, wenn nicht besondere Bedingungen zu wesentlich gesteigerter Wärmeentziehung führen, eine solche Ueberproduktion von Wärme vorhanden ist, daß für Wärmeabfuhr gesorgt werden, nicht aber zum Zwecke der Einhaltung der Körpertemperatur Energie aufgewendet werden muß.

Bei intensiver Wärmeentziehung, bei niedriger Umgebungstemperatur oder bei ausgiebigem Wärmeverlust durch Luftbewegung setzt kräftigere Wärmesperrung ein, um den Verlust einzuschränken. Dadurch kann vorerst die Körpertemperatur noch ohne jede Steigerung der Verbrennung konstant gehalten werden. Dies deutet darauf hin, daß die sonst überschüssige Wärme, die dem Grundumsatz entstammt, zureicht, den Verlust eben noch zu decken. Die normale Körpertemperatur ist demnach wohl nicht so sehr als das Resultat einer Wärmeproduktion zum Zwecke der Erzielung einer optimalen Temperatur des Protoplasmas aufzufassen, sondern als die natürliche Folge der Lebensvorgänge im Körper im Zusammenhang mit den gegebenen Bedingungen der Wärmeabgabe. Größere Ansprüche an die Leistungsfähigkeit bei weiter fortgeschrittener Differenzierung haben beim Warmblüter gegenüber dem poikilothermen Tier zur Steigerung der Herz- und Atemarbeit führen müssen und dadurch zu dauernd höherer Wärmeproduktion; als zweckmäßig muß es

bezeichnet werden, wenn die Wärmeisolation nach außen und die Wärmesperrung gleichzeitig so abgestimmt wurden, daß zur Erzielung optimaler Leistungen und Einhaltung einer so hohen optimalen Temperatur die das Protoplasma eben noch nicht schädigt, doch aber möglichst hohe Reaktionsgeschwindigkeit gewährleistet, nicht eigens Wärme gebildet, aber auch nicht allzuviel Wärme ungenutzt abgeführt werden muß. Daß diese Einrichtung für mittlere Verhältnisse, mittlere Umgebungstemperatur und geringe Arbeit getroffen ist, während oberhalb und unterhalb derselben Regulationen für die Temperaturkonstanz kräftig eingreifen müssen, fügt sich ebenfalls in den Rahmen einer Zweckmäßigkeit.

Zum Grundumsatz addiert sich der Leistungszuwachs, dieser kann bei sehr schwerer Arbeit im Laufe eines ganzen Tages auf das Fünffache, für Augenblicke auf das Fünfzigfache des Grundumsatzes steigen und ist in seinem Wesen durch Muskelarbeit bedingt. Je nachdem diese Muskelarbeit nur innere Arbeit vorstellt oder je nachdem ein beträchtlicher Anteil derselben nach außen übertragen wird, tritt die ganze oder nur ein Teil der Energie aus den Umsetzungen für den Leistungszuwachs in Form von Wärme auf. Da im günstigsten Falle bei der Leistung von Muskelarbeit 20 bis 35% der aufgewendeten Energie als nutzbringende äußere Arbeit gewonnen werden, müssen also mindestens 80 bis 65% des Umsatzes für den Leistungszuwachs als Wärmeüberschuß erscheinen, der über den Grundumsatz mehr produziert und nutzlos abgegeben werden muß, ausgenommen den einzigen Fall, wenn die Wärmeentziehung vom Körper bei niederer Umgebung so groß ist, daß über die Kalorien des Grundumsatzes hinaus Wärmeproduktion stattfinden müßte, um die normale Körpertemperatur einhalten zu können.

2. Ort und Größe der Wärmebildung. Nach unseren heutigen Kenntnissen über die Gewebe können wir mit Sicherheit annehmen, daß es im normalen Tierkörper kein Gewebe gibt, das nicht lebt, ja man muß annehmen, daß nicht nur die Zellen, sondern auch die Interzellularsubstanz am Stoffwechsel und damit an der Wärmeproduktion beteiligt sind. Knochen und Knorpel haben sicherlich ebenso ihren eigenen Stoffwechsel wie Nervenfasern und Nervenendigungen. Leben ist ein steter Wechsel zwischen Assimilation und Dissimilation, und selbst dann, wenn die Möglichkeit einer Assimilation verhindert ist, dauert die Dissimilation unter Unterwertigwerden des Protoplasmas fort. Da keine Dissimilation ohne Wärmetönung verlaufen kann, ergibt sich daraus die Folge, daß alle Gewebe, ja wahrscheinlich auch die Zwischensubstanz nicht ausgenommen, an der Produktion von Wärme beteiligt sein müssen. Das Ausmaß der Wärmeproduktion wird allerdings je nach der Lebhaftigkeit des Stoffwechsels im einzelnen Gewebe verschieden groß sein — klein bis zur Unmeßbarkeit im Nerven- und im Zwischengewebe —, mächtig im Muskel bei dessen Tätigkeit. Die Wärmeproduktion im Gewebe ist nach dem Verhalten der Winterschläfer und der Poikilothermen, aber auch nach dem der Homoiothermen, ursprünglich nicht Selbstzweck, sondern nur Begleiterscheinung. Zum größten Teile erfolgt die Wärmebildung jedenfalls intrazellulär, und zwar entweder auf Grund von Oxydationen, die in der Zelle ablaufen, oder durch die Wirkung intrazellulärer Fermente, die in vielen Fällen zu anoxydativer Spaltung Anlaß geben können. Sicherlich verlaufen auch extrazellulär mit positiver Wärmetönung einhergehende Prozesse, doch spielt deren Vorkommen im ganzen Wärmehaushalt eine ebenso geringe Rolle wie die Quellungs- und Lösungswärme. Die Deutung der intrazellulären Umsetzungen ist durch Untersuchungen mit dem Mikrorespirometer, dem Mikrokalorimeter, sowie durch die Experimente über intrazelluläre Fermente, über Autolyse und über speziell die Verbrennung in den Geweben beeinflussende Stoffe (Pnein, Battelli und Stern) wesentlich gefördert worden, es muß jedoch diesbezüglich auf die betreffenden Abschnitte dieses Handbuches und die Spezialliteratur hingewiesen werden (vgl. ferner Jakoby, Intrazelluläre Fermente. Ergebn. d. Physiologie I 1).

Die Untersuchungen über die Größe der Wärmebildung ganzer Organe fußen zum größten Teile auf der Analyse des Gaswechsels und insbesondere auf der Bestimmung des Umsatzes durch künstliche Durchblutung. Das Verfahren stößt allerdings auf nicht unbeträchtliche Schwierigkeiten in bezug auf die richtige Bestimmung der durchgetretenen Blutmenge. Direkte Temperaturmessungen am Organe geben weitere Aufschlüsse über die Wärmebildung. Am allermeisten Aufmerksamkeit wurde seit jeher der Wärmebildung des tätigen Muskels zugewendet, da man hoffte, auf diesem Wege dem Vorgange der Muskelkontraktion nähertreten zu können. Aus neuester Zeit liegen auf diesem Gebiete die vorzüglichen Untersuchungen Bürkers vor (vgl. den Artikel „Muskeln. Allgemeine Physiologie der Muskeln").

Von der direkten Kalorimetrie des ganzen Menschen und der Tiere zur Bestimmung der Gesamtgröße der Wärmeproduktion war bereits oben die Rede, so daß hier noch die Aufzählung der wichtigsten Daten er-

übrigt. Für den bewegungslos liegenden ruhenden Menschen wurde in zahlreichen Untersuchungen ein Umsatz von 1 Kalorie pro Kilogramm und Stunde, somit beim 70 kg schweren Menschen von 1680 Kal. pro Tag gefunden.

Die meisten Angaben über die Größe der Verbrennungsvorgänge bei verschiedenen Tieren beziehen sich auf das ruhende aber nicht vollkommen bewegungslose Tier, weshalb die Werte, die von einzelnen Autoren gefunden wurden, nicht unbeträchtlich schwanken. Nachstehende Tabelle stellt einige Zahlen für die Wärmeproduktion in Kalorien pro 24 Stunden und Körper-Kilo zusammen.

Mensch	24,0 Kal.
Rind	31,7 ,,
Pferd	28,0 ,,
Schaf	30,0 ,,
Hund (31 kg)	35,7 ,,
,, (9,6 ,,)	65,7 ,,
,, (3,2 ,,)	88,1 ,,
Kaninchen	51,9 ,,
Meerschweinchen	153,2 ,,
Maus	227,2 ,,
Weiße Maus	639,0 ,,
Singvögel	828 ,,
Frosch	14—40 Kal.
Kröte	58 ,,
Eidechse	36 ,,
Schnecke	14 ,,
Spulwurm	18 ,,
Regenwurm	9 ,,
Maikäfer	91 ,,
Schmetterling (Fuchs)	120 ,,
Blattwanzen	172 ,,
Goldfisch	5 ,,
Oktopus	8 ,,
Karpfen	19 ,,

Als Aufwand für die Herz- und Atemarbeit ergeben sich nach den Berechnungen von Zuntz folgende Näherungswerte für den ruhenden Menschen:

Arbeit des Herzens	70 Kal.
Arbeit der Atemmuskeln	150 ,,
Leberarbeit	368 ,,
Nierenarbeit	74 ,,
	662 Kal.

Bei einem Hunde von 7,5 kg fand Barcroft die Größe der Wärmeproduktion (des Stoffwechsels ausgedrückt in der Größe des Sauerstoffverbrauches pro Minute):

Muskel	12,9 ccm O_2
Herz	2,0 ,, O_2
Speicheldrüsen	1,1 ,, O_2
Leber	7,9 ,, O_2
Nieren	1,6 ,, O_2
Darmkanal	7,0 ,, O_2
Fett, Haut, Knochen, Gehirn usw. zusammen	7,5 ,, O_2
	40,0 ccm O_2

Nach Tangls und seiner Mitarbeiter Ergebnissen beträgt die Größe der Nierenarbeit beim Hunde 8% jene der Leberarbeit 12% des Umsatzes was ein wesentlich anderes Verhältnis zum Gesamtstoffwechsel bedeuten würde.

Beim ruhenden Menschen entfällt nach obigen Zahlen noch ein Betrag von rund 1000 Kal. auf die Tätigkeit der übrigen Körperzellen, da jedoch die Körpermuskeln weitaus die Hauptmasse des Gewebes vorstellen (40% des Körpergewichts) und da auch die Muskulatur dauernd erregt wird, entfällt die Hauptmenge der 1000 Kal. auf den Muskelstoffwechsel. Daß es sich hierbei nicht um aktive Muskelarbeit im gewöhnlichen Sinne handelt, geht aus der Tatsache hervor, daß der Grundumsatz eines Hundes, der sich im Temperaturgleichgewicht befindet, also weder abgekühlt noch übererwärmt wird, genau derselbe bleibt, ob das Tier durch Curare gelähmt ist oder nicht. Auch nach Durchtrennung ihrer Nerven bilden die Muskeln weiter Wärme (Meade Smith, Blix).

Je mehr Muskelarbeit der Mensch leistet, um so mehr steht die Wärmeproduktion im Muskel gegenüber der Wärmeproduktion durch alle anderen Zellen zusammen im Vordergrund, ja sie kann, wie oben erwähnt, augenblicksweise auf das 50 fache des Ruheumsatzes und auf das 100 fache jenes Anteils des Ruheumsatzes steigen, von dem wir wenigstens nicht mit Bestimmtheit sagen können, daß er auch auf Muskelumsatz beruht.

Für die Beurteilung der Größe der Wärmemengen, die als Nebenprodukt bei gewöhnlicher Muskelarbeit entstehen, möge folgendes Beispiel dienen. In einem Versuche mit angestrengter Arbeit wurden pro Minute 10,145 Kal. umgesetzt. Geleistet wurden 1270 mkg Arbeit mit einem Aequivalent von rund 3 Kalorien, es sind also 7,145 Kalorien dem Körper als Wärme zugeführt worden, der mit 1,024 Kal. als Grundumsatz schon mehr Wärme produzierte, als seinem Bedarf für die Einhaltung der Körpertemperatur entsprach, es mußte demnach das Siebenfache der Wärme des Grundumsatzes durch die Haut abgegeben werden.

Die Wärmeproduktion im Muskel wurde übrigens sowohl vom Standpunkte der Muskelphysiologie aus unter Berücksichtigung des Verlaufes der Zuckungskurve, sowie in bezug auf Dehnung und Belastung des Muskels untersucht, als auch eingehender Analyse durch die Methoden der Stoffwechselforschung unterworfen (vgl. die Artikel „Muskeln. Allgemeine Physiologie der Muskeln“ und „Stoffwechsel. Spezielle Physiologie des tierischen Stoffwechsels“).

Die Angabe, daß bei der tätigen Speicheldrüse Temperatursteigerung bestehen soll, ist durch die Untersuchungen von Bayliss und Hill widerlegt worden. Auch im Magen wurde bei seiner Tätigkeit eine nennenswerte Temperatursteigerung nicht beobachtet (Rancken, Tigerstedt 1908), wenn auch sicher angenommen werden muß, daß bei der Tätigkeit jedenfalls Wärme produziert werden muß, so ist deren Menge doch zu gering, um einen zureichend verläßlichen Ausschlag des Thermometers zu erzeugen.

Besonders in der Mitte des vergangenen Jahrhunderts war die Frage nach der Größe des Hirn-

stoffwechsels bei der Denkarbeit ein beliebtes Gebiet für die Diskussion. Unsere Kenntnisse über Wärmeproduktion und Energieumsatz beim Denken und bei geistiger Tätigkeit sind desungeachtet noch recht unbefriedigend geblieben. Direkte Temperaturmessungen durch das Einführen eines Thermometers in die Großhirnrinde des Menschen (Berger 1910 u. a.) hat wohl ein Steigen der Hirntemperatur während der zentralen Auslösung von Krämpfen ergeben, diese Erhöhung darf jedoch keineswegs als Ausdruck der Größe des Hirnstoffwechsels angesehen werden oder gar etwa zur Berechnung des Umsatzes und des Wirkungsgrades bei geistiger Arbeit dienen, da die Unterschiede in der Durchblutung eine zwanglose Erklärung des Verhaltens ermöglichen.

Auch die neusten Untersuchungen von v. Révész über die Wirkung optischer Reize auf den Gaswechsel vermögen nicht voll zu überzeugen, daß die beobachteten Umsatzsteigerungen durch erhöhte Zelltätigkeit des Gehirns veranlaßt gewesen sei. Benedict und Carpenter konnten im Respirationskalorimeter einen sicheren Einfluß selbst angestrengter geistiger Tätigkeit auf die Höhe der Verbrennungsvorgänge nicht nachweisen (1909). Es ist übrigens bei der Frage nach dem Gehirnstoffwechsel stets zu bedenken, daß von der grauen Substanz, und zwar nur vom engbegrenzten erregten Bezirk derselben jeweilig eine Umsatzsteigerung zu erwarten sein kann. Bei der geringen Größe und Ausdehnung der in Betracht kommenden Bezirke, in denen wieder nur ein Bruchteil tätiger Zellkomplex ist gegenüber dem gewaltigen Zellbestand des ganzen Körpers, steht wohl kaum zu erhoffen, daß es möglich sein werde, den Hirnstoffwechsel durch Unterschiede im Gesamtstoffwechsel erkennen zu können (Speck), um so mehr, wenn man bedenkt, daß eine Temseraturerhöhung in der sezernierenden Speicheldrüse oder im tätigen Magen nicht gefunden wurde — in Organen, in denen, wie wir wissen, beträchtliche Arbeit geleistet wird. Bemerkt sei, daß auch Lehmann (1912) glaubt durch Gaswechselmethodik die Größe des Hirnstoffwechsels bestimmt zu haben, während Peritz (Oppenheimers Handbuch) die Anschauung vertritt, daß der Hirnstoffwechsel zum größten Teil auf osmotischen Prozessen beruhe.

3. Einflüsse auf die Wärmeproduktion. 3a) Bei Körperruhe. Es wurde schon darauf hingewiesen, daß die Einflüsse auf die Größe der Wärmeproduktion sich zu einem guten Teile decken mit jenen auf den Gesamtstoffwechsel. Im gesamten normalen Stoffwechsel gibt es sicher nur wenige Vorgänge, welche die Wärmeproduktion als solche und um ihrer selbst willen beeinflussen. Vermehrung der Wärmeproduktion durch gewollte oder regulatorisch erzwungene gesteigerte Muskeltätigkeit, sei es auch zu dem Zwecke, um einem Sinken der Körpertemperatur entgegenzuarbeiten, bleibt immer Muskelarbeit, in deren Begleitung Wärme auftritt, ohne daß hierbei nur Wärmebildung für sich angeregt worden wäre.

Wohl gibt es, wie an späterer Stelle noch ausgeführt werden wird, direkte Wirkungen auf das Zellprotoplasma, welche die Größe des Umsatzes und damit die Größe der Wärmeproduktion im Protoplasma zu beeinflussen vermögen, diese Wirkungen sind aber chemischer oder thermischer Natur. Chemische Wirkungen üben z. B. auf den Zellumsatz, die Stoffe aus, welche die Drüsen mit „innerer Sekretion" bilden. Ob Kälte bei manchen Tieren einen Reiz vorstellt, der geeignet ist, den Umsatz in der Zelle zu steigern, kann zurzeit zwar nicht unbedingt verneint werden, doch erwiesen ist ein solcher Vorgang keineswegs, dagegen ist es sicher, daß Wärme die Verbrennungsvorgänge in den Zellen erhöht, dies gilt nicht nur für den Kaltblüter, sondern auch für die Zellen des Warmblüters, und zwar in voller Uebereinstimmung mit jenen Wirkungen, die bei leblosen Stoffen beobachtet werden und die sich außerhalb des tierischen und pflanzlichen Körpers abspielen. Temperaturerhöhung erhöht die Reaktionsgeschwindigkeit in der belebten und unbelebten Natur, und wie bei dieser gilt, die „RGT. Regel", das van 't Hoff-Arrheniussche Gesetz der Reaktionsbeschleunigung. Man findet das Gesetz wieder bei fermentativen Spaltungen, bei der Assimilation und Kohlensäureabgabe der Pflanzen, beim Stoffumsatz der Kaltblüter, bei der Zellteilung von Frosch- und Seeigeleiern, ja sogar bei der Wirkung der Uebererwärmung am Menschen. Soll es nebenbei eine noch ganz entgegengesetzte Wirkung auf das Protoplasma geben können in dem Sinne, daß Kälte umsatzbeschleunigend wirkt?

Außer einem Sinken des Stoffwechsels, das durch Herabsetzung der Reaktionsgeschwindigkeit ausgelöst ist, gibt es viele Prozesse, welche den Umsatz zu vermindern vermögen, meist handelt es sich aber nur um den Wegfall eines Leistungszuwachses — eines Arbeitsstoffwechsels, und darum sinkt der Umsatz auch nicht unter den Grundumsatz. Werden aber chemische Stoffe im Körper wirksam, deren Einfluß durch andere paralysiert wurde, oder wirken gewisse Stoffe direkt auf das Protoplasma, so fällt die Wärmebildung unter die Normalwerte oder sie steigt über diese an — es tritt ein krankhafter Zustand ein. Kommt es unter der Wirkung von Giften zu einem Sinken der Verbrennung unter den Wert des Grundumsatzes, so ist dies ebenfalls ein Zeichen einer Schädigung des Protoplasmas, während der Wegfall des normalen Muskeltonus nach Curaresierung oder Rückenmarksdurchschneidung kein Argument für ein Sinken der Wärmeproduktion als solcher vorstellt.

Da die Temperatur der poikilothermen Tiere mit der Temperatur der Umgebung steigt und sinkt, so steigt und sinkt mit dieser auch ihr Stoffwechsel, darum ist die Umgebunstemperatur von ausschlaggebendem Einfluß für die Wärmeproduktion dieser Tiere, dies um so mehr, als mit höherer Körpertemperatur die Bewegungen und sonstigen Lebensäußerungen der „Kaltblüter" lebhafter werden, was zu weiterer Erhöhung der Wärmeproduktion führt.

Das homoiotherme Tier hält mit großer Zähigkeit an seiner Normaltemperatur fest, doch wirkt auch bei ihm eine Erhöhung der Körpertemperatur umsatzsteigernd, wäh-

rend eine Temperaturabnahme, meist von einer gewissen Grenze nach abwärts an, regelmäßig eine Verminderung der Verbrennungsvorgänge herbeiführt. Oberhalb dieser Grenze, das ist bei Wärmeentziehungen, die entweder ein geringes Sinken der Körpertemperatur bereits herbeigeführt haben oder ein solches herbeiführen könnten, wie auch bei Einwirkung höherer Temperatur, die zur Steigerung der Körperwärme führen könnten, unterstützt der Warmblüter seine Regulation der Wärmeabgabe meist durch eine Aenderung der Wärmeproduktion. Es tritt dem drohenden, übermäßigen Wärmeverlust gegenüber Mehrbildung von Wärme auf Grund gesteigerten Umsatzes in den Muskeln ein, gegenüber der Uebererwärmung findet eine Einschränkung des Muskelumsatzes statt, als deren Ausdruck sich u. a. eine gewisse Schlaffheit geltend macht. Es bedeutet daher für das homoiotherme Tier die Regelung des Muskelstoffwechsels, die sich teils willkürlich unter bewußter und beabsichtigter Muskeltätigkeit, teils reflektorisch unter Muskelzittern und Muskelspannungen vollzieht, einen mächtig wirksamen Faktor, der das Konstanterhalten der Körpertemperatur außerordentlich erleichtert, so daß das Gesamtbild der Veränderungen der Wärmeproduktion ganz wesentlich beeinflußt ist durch die Veränderungen des Umsatzes, der sich in den Muskeln abspielt. In diesem Sinne soll im folgenden bei der Besprechung der Einflüsse auf die Wärmeproduktion im allgemeinen zwischen jenen Wirkungen, welche den Grundumsatz als solchen beeinflussen und solchen, welche nur die Folge eines Zuwachses an Leistung sind, getrennt werden.

Untersucht man den Umsatz verschiedener Menschen und Tiere unter sonst scheinbar gleichen äußeren Umständen, so findet man, daß das Resultat selbst bei ganz gleichartigen Individuen derselben Spezies ein außerordentlich wechselndes ist, ja daß man sogar bei ein und demselben Menschen oder Tier differente Werte erhält, wenn sich das Versuchsobjekt nicht sehr lange Zeit in Beobachtung befindet oder — bei kurzdauernder Beobachtung — sich während des Versuches vollkommen bewegungslos ruhig verhielt. Die Ursache für diese Erscheinung liegt darin, daß die Größe der Muskelspannungen, sowie jene kleinerer oder größerer Nebenarbeit, die wir ganz unbewußt leisten, innerhalb sehr bedeutender Grenzen schwankt. Es sind daher Beobachtungen an aufgebundenen Tieren wegen der Abwehrbewegungen und variablen Muskelspannungen ganz ungeeignet, Aufschlüsse über die Beeinflussung des Umsatzes und des Wärmehaushalts unter verschiedenen Umständen zu liefern. Auch das Narkotisieren der Tiere ermöglicht nicht die Resultate einwandfreier zu gestalten, weil immobilisierte, aufgebundene Tiere sehr rasch an Wärme verlieren und hierdurch Aenderungen des Stoffwechsels aufweisen. Ueberläßt man jedoch Versuchstiere frei ihrem eigenen Willen, so ist das Ausmaß der willkürlichen Bewegung ein sehr verschiedenes. Aehnliches gilt auch für das Verhalten des Menschen. Bei diesem erhält man unter sonst gleichen Bedingungen nur dann konstante Werte für den kalorischen Umsatz, wenn dieser entweder bei vollkommener Nüchternheit und Bewegungslosigkeit untersucht wird oder wenn die Versuchsdauer sehr lang ist. Nur dann können Verschiebungen im Stoffumsatz, die die Fehlergrenzen der Methodik übersteigen, genau und sicher erkannt werden.

Körpergröße, Körperoberfläche und Körperbeschaffenheit. Berechnet man die Zahl der Kalorien die von einem Warm- oder Kaltblüter erzeugt werden, auf das Kilogramm Körpergewicht, so sieht man, daß je nach der Größe der Tiere der Umsatz wechselt, und zwar steigt die Wärmeproduktion pro Kilogramm Tier auf um so höhere Werte an, je kleiner das Tier ist, bezieht man jedoch die Verbrennung auf die Einheit der Körperoberfläche, so gelangt man zu mehr übereinstimmenden Werten. Aus dieser Tatsache, die dafür spricht, daß das Ausmaß der Wärmeproduktion, welche mit der Wärmeabgabe gleichen Schritt halten muß, abhängig sei von der Größe der Körperoberfläche, als dem ausschlaggebenden Faktor für die Höhe des Wärmeverlustes, leitete Rubner das sogenannte „Oberflächengesetz" ab, das heute allgemein anerkannt ist. Nichtsdestoweniger gilt dieses Gesetz nicht ohne jede Ausnahme.

Es ist nämlich zu berücksichtigen, daß die Körperoberfläche nicht die alleinige Quelle des Wärmeverlustes ist, sowie daß das Ausmaß des Wärmeverlustes keineswegs an der ganzen Körperoberfläche ganz dasselbe ist. Es unterscheiden sich z. B. schon behaarte und nicht behaarte Haut voneinander in bezug auf die Größe des Wärmeverlustes sehr. Aber auch die Art der Behaarung und Bekleidung verändert die Wärmeabgabe bedeutend. Es ist ferner zu bedenken, daß z. B. Hund, Rind und Ziege nicht schwitzen und deshalb nur wenig Wasser durch die Haut abzugeben vermögen, also nur wenig Wärme durch Wasserverdampfung verlieren; auch die wärmeisolierende Wirkung des Fettpolsters ist großen Schwankungen wegen der wechselnden Dicke desselben unterworfen. Ein besonders wichtiger Einwand, den Rubner selbst erhoben hat, ist auch der, daß Meerschweinchen ganz verschiedener Größe, die in körperwarmem Wasser gehalten werden und deren Wärmeverbrauch somit ganz ausgeschaltet ist, desungeachtet eine Wärmeproduktion aufweisen, die proportional der Körperoberfläche ist. Endlich wäre zu erwähnen, daß auch Fische und andere Kaltblüter eine Proportionalität zwischen Wärmeproduktion (Umsatz) und Körperoberfläche zeigen, obwohl für sie die Hautoberfläche als Maß für die Größe des Wärmeverlustes ja gar nicht in Betracht kommt, da sie die Wärmeproduktion nicht dem Wärmeverlust anpassen müssen. Dazu kommt noch der Umstand, daß die Größe der Körperoberfläche nach der üblichen Art der Berechnung nur bis auf eine Fehlergrenze von 15% möglich ist. Man verfährt

nämlich in der Weise, daß man die dritte Wurzel aus dem Quadrate des Körpergewichts mit einer je nach der Tierart verschiedenen, empirisch ermittelten Konstante multipliziert nach der Formel $O = K\sqrt[3]{G^2}$, worin O die Körperoberfläche, K die Konstante und G das Körpergewicht bedeutet. Die Werte für K sind folgende: Mensch 12,3 (Meehsche Konstante), Hund 12,3, Kaninchen 12,9, Ratte 9,13, Meerschweinchen 8,9. Hierbei wird als Grundlage immer das Körpergewicht angenommen, dies ist jedoch keineswegs immer der Ausdruck einer gleichen Menge atmenden und dissimilierenden Protoplasmas, so wurde z. B. durch Magnus-Levy gezeigt, daß der Sauerstoffverbrauch des Fettleibigen pro Körperkilo um zirka 25% niederer ist als der des normalen Menschen, weil ein großer Teil seines Gewichtes nicht auf atmendes Protoplasma, sondern auf Fett entfällt, ähnliche Verhältnisse, nur im entgegengesetzten Sinne, scheinen beim Training der Muskulatur zu bestehen, denn es stieg die Größe der Verbrennung in absoluter Körperruhe beim muskeltrainierenden Individuum, ohne daß hierfür eine Gewichtsänderung als Ursache angenommen werden konnte. Bei mittleren Durchschnittsmenschen und bei vielen Tieren besteht aber desungeachtet eine gewisse Gleichartigkeit des Umsatzes (z. B. Tigerstedt 1910), die mit der Größe der Körperoberfläche parallel geht, man wird jedoch dabei bedenken müssen, daß dieser annähernde Parallelismus nicht so aufgefaßt werden kann, daß die Beeinflussung der Größe der Wärmeabgabe durch die Körperoberfläche als ausschließliche Ursache angesehen werden dürfe (Zuntz in Oppenheimers Handb. IV 1). Daß es auch ganz normale Menschen gibt, deren Grundumsatz ganz wesentlich unter dem Werte von rund 0,55 Kal. pro Minute und Quadratmeter Körperoberfläche gelegen ist, wurde durch A. Loewy erwiesen. Aus jüngster Zeit stammen Beobachtungen an einem Zwerge (Crudden und Lusk 1913), dessen Verbrennung mit 0,77 Kal. pro qm Körperoberfläche gefunden wurde.

Es ist selbstverständlich, daß das „Oberflächengesetz in seiner beschränkten Gültigkeit nur für den Grundumsatz Geltung haben kann, da ja die variable Größe der Leistungszuwächse das Bild der Wärmeproduktion und Wärmeabgabe vollkommen verschiebt. Wenn wir aber in den früheren Ausführungen (s. o. S. 435) den Grundumsatz in seinem Hauptwesen als einen unumgänglich nötigen Stoffwechsel der Zellen insbesondere der Muskulatur (Herz, Atemarbeit, Muskeltonus) gekennzeichnet haben, der sich ganz unbeeinflußt von der Wärmeabfuhr nur für die Erhaltung des Tieres abspielen muß und der durch Einschränkung des Wärmeverlustes nicht verändert wird, wenn man ferner beobachtet, daß nach angestrengter Muskelarbeit unter sonst vollkommen gleichartigen Bedingungen und bei absoluter Körperruhe die Größe der Verbrennung wesentlich gesteigert ist und auch alle die sonstigen Einflüsse auf die Größe der Wärmeproduktion berücksichtigt, so wird man dem Stoffwechsel in der Muskulatur — selbst beim ruhenden Menschen und Tier — einen größeren kausalen Einfluß auf die Höhe der Verbrennung zuschreiben als der Abgabe durch die Haut und eher schließen, daß die Masse der Muskulatur und der Stoffwechsel in derselben in einem dem obigen Gesetz entsprechenden annähernden, proportionalen Verhältnis zum Gewicht des Tieres steht und ursächliches Moment für das Zustandekommen der im „Oberflächen“gesetz ausgedrückten Gesetzmäßigkeit ist. Hierfür sprechen auch die Ergebnisse der Versuche über den Umsatz beim Gehen (Hößlin, Zuntz).

Einfluß von Alter, Geschlecht und Rasse. Wie bereits erwähnt ist die Wärmeproduktion jugendlicher Menschen und Tiere größer als jene der Erwachsenen. Auch dann, wenn man die Verbrennungsvorgänge auf die Einheit der Körperoberfläche bezieht, bleibt der Umsatz im jugendlichen Alter ein höherer.

Im Greisenalter sinkt die Wärmeproduktion wieder auf niedrigere Werte. Ganz analoge Verhältnisse beobachtet man wie beim Menschen auch bei Tieren. Magnus-Levy fand bei Kindern und Erwachsenen folgende Werte:

Alter Jahre	Gewicht kg	Kal. pro qm u. Minute
2½—10	11,5—26,5	0,834—0,740
10 —16	30,6—57,5	0,764—0,632
22 —56	43,2—88,3	0,620—0,534
64 —78	47,7—69,8	0,495—0,418

Das Verhältnis der Größe des Umsatzes von Erwachsenen, Kind und Greis ist wie 100:110:78.

Die Ursache dieser Erscheinung ist nicht vollkommen geklärt, es ist wohl möglich, daß der Muskeltonus jugendlicher Individuen größer ist als der älterer; doch dürfte dies gerade für die ganz Jugendlichen nicht zutreffen, so daß das Verhalten eher dafür sprechen würde, daß der Zellstoffwechsel mit dem Alter an Lebendigkeit abnimmt. Es ist aber ebensogut möglich, daß die bei Kindern gewonnenen Werte keine Grundumsatzwerte im strengsten Sinne des Wortes sind und darum höher liegen als beim Erwachsenen, der bei vollkommener, willkürlicher Entspannung der Muskulatur, wie sie selbst Kinder im Schlafe kaum zeigen, untersucht wird. Beim Greise ist ein Nachlassen des Muskeltonus wohl als naheliegende Ursache anzunehmen. Uebrigens muß auch daran gedacht werden, daß die nach der Formel berechnete Körperoberfläche, selbst wenn die Körperoberfläche hierdurch richtig bestimmt wäre und im allgemeinen ausschlaggebend für die Größe der Wärmebildung sein würde, beim Kinde, Erwachsenen und Greisen kein vergleichbares Maß für die Größe des Wärmeverlustes sein kann. Die Haut des Kindes ist zart und durchfeuchtet, die des Erwachsenen derber und gespannt, die des Greises meist runzelig, faltig und trocken, sowie vielfach mit spärlichem Fettpolster versehen. Neugeborene und Kinder der ersten Lebensjahre neigen daher wegen ihrer zarten feuchten Haut zu größeren Wärmeverlusten, Greise frösteln leicht durch geringere Wärmeproduktion und schlechtere Wärmeisolation.

Der Säugling weist in den ersten Lebensmonaten einen niederen Umsatz auf, der in den ersten Tagen nach der Geburt auch relativ niedriger als jener des Erwachsenen gefunden wird, wenn man ihn auf Körperkilo oder Körperoberfläche bezieht. Erst nach Wochen übersteigt

er die für die Erwachsenen pro Quadratmeter Körperoberfläche geltenden Werte. Ob die Annahme, daß sich die Oxydationskraft der Gewebe erst ausbilden müsse, richtig ist, scheint noch fraglich und bedarf weiterer Prüfung, ebenso wahrscheinlich ist es, daß das Neugeborene, dessen Fettpolster meist sehr kräftig entwickelt ist, dessen Muskulatur aber noch sehr zart ist, sich in seinem Stoffwechsel etwa ähnlich verhält wie der fettleibige Erwachsene, bei dem im Körpergewicht auch eine Menge nicht atmenden Gewebes einbezogen ist.

Das Geschlecht dürfte keinen wesentlichen Einfluß auf die Größe der Verbrennungen ausüben, doch scheint der Umsatz des Mannes eher größer als jener der Frauen zu sein, ähnliches dürfte für Knaben und Mädchen gelten, da Sonden und Tigerstedt fanden, daß der Umsatz der Knaben jenen der Mädchen etwas übertraf. Magnus Levy und Falk konnten Verschiedenheiten nicht bemerken.

Es ist wohl wahrscheinlich anzunehmen, daß sich bei beiden Geschlechtern Unterschiede im Muskeltonus vorfinden dürften, wenn diese nicht durch Erziehung beseitigt werden. Da auf die körperliche Ausbildung des weiblichen Geschlechtes immer mehr Gewicht gelegt wird und Frauen und Mädchen sich mehr dem Turnen, dem Sport und sonstiger körperlicher Arbeit zuwenden, dürften sich die Unterschiede ganz verwischen.

Die Werte, die für die Höhe des Grundumsatzes gefunden wurden, waren bei Leuten, die in Amerika, Finnland, Dänemark, Deutschland, Italien, auf Java (Malayen) und in Oesterreich, also in den verschiedensten Ländern der Erde gefunden wurden, vollkommen übereinstimmende, so daß angenommen werden darf, daß weder die Rasse noch der Aufenthaltsort die Wärmeproduktion beeinflußt.

Die Wirkung des Klimas. Nach dem Gesagten ist nicht zu erwarten, daß das Klima einen wesentlichen Einfluß auf die Größe der Verbrennungen ausübt, was auch im großen und ganzen zutrifft, indem Versuche in verschiedenen Klimaten diese Annahme bestätigten, aber immerhin erwiesen, daß einige Ausnahmen bestehen.

Man war lange Zeit der Meinung, daß das Nahrungsbedürfnis in den Tropen geringer und deshalb auch der Appetit ein herabgesetzter sei und nahm an, daß der Stoffwechsel in den Tropen geringer sei, da der Bedarf an Wärme ein geringerer ist. Schon die oben entwickelte Anschauung, daß der Erhaltungsumsatz nicht durch den Bedarf an Wärme vorgeschrieben ist, sondern durch die unbedingt erforderlichen Umsetzungen, spricht dafür, daß selbst durch die größte Hitze des Tropenklimas nichts an diesen Verbrennungen erspart werden könne. In der Tat ergab sich aus den Versuchen Eijkmans, Glogners u. a., daß der Kalorienbedarf des Tropenbewohners genau jenem des Bewohners geringer Breiten entspricht, auch die Art der Deckung des Kalorienbedarfes ist, soweit nicht persönlicher Geschmack und die örtlichen Verhältnisse dies mit sich bringen, genau derselbe wie in gemäßigtem Klima. — Die Werte, die für den kalorischen Umsatz bei Tropenbewohnern auf Grund der indirekten Bestimmung durch den Gaswechsel gefunden wurden, decken sich vollständig mit denen, die stets bei Europäern und bei Leuten, die in die Tropen eingewandert waren, zur Beobachtung gelangten.

Im Polarklima wurden ebenfalls Untersuchungen über den kalorischen Umsatz angestellt, doch ist deren Zahl gering und nur auf eine Versuchsperson beschränkt. Nach den Angaben Lindhards (1910) soll der Umsatz im Polarklima ein etwas erhöhter sein und ein periodisches Steigen und Sinken der Verbrennungsvorgänge zustandekommen, das mit Zunahme und Abnahme der Helligkeit zusammenhängt, so daß der Umsatz in den Sommermonaten am höchsten, in den Wintermonaten am niedrigsten wäre. Nach den Ergebnissen der Beobachtungen von Hasselbalch, Lindhard, sowie jenen von Durig, Zuntz und v. Schrötter über den Einfluß des Lichtes ist diese Erklärung nicht recht wahrscheinlich. Sollte also die erwähnte periodische Schwankung für das Polarklima wirklich charakteristisch sein, müßte für diese nach einer anderen Erklärung gesucht werden.

Das Seeklima übt keinen Einfluß auf die Größe der Verbrennungsvorgänge aus, sowohl in den Versuchen von Loewy und seinen Mitarbeitern wie in jenen von Durig und Zuntz, während einer länger dauernden Seefahrt wurden Unterschiede in der Höhe des Sauerstoffverbrauches und der Kohlensäureproduktion nicht gefunden.

Im Höhenklima wurde von den verschiedensten Autoren, die Beobachtungen über die Wirkung eines Aufenthaltes im Gebirge anstellten, eine Steigerung der Verbrennungsvorgänge nachgewiesen; die Ursache dieser Umsatzsteigerung ist nicht bekannt, da weder die Erhöhung der Atem- und Herzarbeit, noch die Wirkung spezifischer, dem Höhenklima eigener Reize zur Erklärung ausreichen. Im pneumatischen Kabinett oder bei Atmung sauerstoffarmer Gemische, also in einem gewissermaßen künstlich geschaffenen Höhenklima wurden mäßige Veränderungen in der Größe des kalorischen Umsatzes erst bei sehr hochgradiger Abnahme des Sauerstoffdruckes gefunden, eine Abnahme des Luftdruckes bis auf 450 mm war ohne charakteristischen Einfluß auf die Größe der Verbrennungen (Loewy, Zuntz und Mitarbeiter), es ist hierbei wohl möglich, daß die kurze Dauer der Einwirkung der Luftverdünnung den Anlaß zum Fehlen der Umsatzsteigerung, die im Höhenklima beobachtet wird, bildet.

Einfluß der Umgebungstemperatur. Die Wirkung der Temperatur auf die Höhe des Umsatzes wurde im Voranstehenden wiederholt gestreift und auch bereits hervorgehoben, daß der Umsatz der Kaltblüter mit der Höhe der Umgebungstemperatur sich gleichsinnig ändert, so fand Schulz am Frosch nachstehende Werte:

Temperatur des Tieres	CO_2 pro kg und Stunde mg
1,00	10,2
1,55	14,5
6,40	67,2
15,03	78,7
25,15	160,3
33,37	626,0

Viel weniger einfach sind die Verhältnisse beim Warmblüter, und es liegen darum auch kaum über eine physiologische Frage so viele Untersuchungen vor und kaum über ein zweites Problem der Physiologie wurde so viel und heftig diskutiert wie darüber, ob auch beim Warmblüter die Temperatur die Höhe des Umsatzes zu beeinflussen vermöge. Viel Verwirrung wurde und wird wohl auch heute noch dadurch in die Frage gebracht, daß nicht hinlänglich scharf zwischen dem Einfluß der Temperatur auf den Grundumsatz und auf den Leistungszuwachs unterschieden wird.

Zum guten Teile fallen die Erörterungen, die über diesen Gegenstand nötig wären, mit jenen über die Wärmeregulation zusammen. Es soll daher hier an dieser Stelle das Verhalten der Homoiothermen, abgesehen von der Regulation durch Leistungs- oder Arbeitszuwachs besprochen werden und die prinzipielle Frage erörtert werden, ob das Protoplasma des Warmblüters sich grundsätzlich dadurch von jenem des Kaltblüters unterscheidet, daß bei ihm unter dem Einfluß erniedrigter Temperatur eine Steigerung der Verbrennung auftritt. Die Entscheidung hierüber ist nur dann möglich, wenn man die Temperatur rein auf den Grundumsatz allein wirken läßt und jede andere Regulation ausschaltet. Zuerst hat Speck (1883) den Beweis erbracht, daß man einen ruhenden Menschen abkühlen könne, ohne seinen Umsatz zu steigern und nach ihm hat im Jahre 1890 Loewy in außerordentlich gewissenhaften Versuchen dargetan, daß dann, wenn jedes Muskelzittern und jede Muskelspannung von dem mit dem Versuch und dessen Zweck Vertrauten vollständig hintangehalten wird, der Grundumsatz bei der Abkühlung, selbst wenn diese zu einem Sinken der Körpertemperatur Anlaß gibt, nicht steigt. Senator gelangte zum selben Befunde, und auch Johansson bestätigte (1897) die Angabe, daß eine Verminderung der Körpertemperatur beim Menschen zu keiner Erhöhung des Umsatzes beim bewegungslos Ruhenden führt. In neuerer Zeit haben Ignatius Wärri und Lund (1908) durch neue Versuche gezeigt, daß bei einer Umgebungstemperatur von 26 bis 29° ein Optimum gelegen sei oberhalb und unterhalb welches eine geringe an die Fehlergrenzen der Methode heranreichende Steigerung der Verbrennungsvorgänge eintritt. Auch aus ihren Versuchen ergibt sich jedoch abermals, daß Temperaturverminderung nicht zur Umsatzsteigerung Anlaß gibt (s. a. Sjöström 1913). Ob die genannte optimale Temperatur wirklich besteht, müßte wohl erst durch weitere Versuche festgestellt werden.

Auf Grund dieser Angaben kann als feststehend angenommen werden, daß das Sinken der Temperatur des Protoplamsas beim Menschen keinen Anlaß zu einer Steigerung der Verbrennungsvorgänge gibt. Bei intensiver Wärmeentziehung sinkt die Temperatur des Körpers wesentlich, und wenn sie Werte erreicht hat, die bei den meisten Warmblütern unter 26° Körpertemperatur liegt, findet ein rasches Fallen der Verbrennungsvorgänge statt.

Gesteigerte Wärmezufuhr führt zu einer Erhöhung des Umsatzes durch gesteigerte Herz- und Atemarbeit und dann, wenn die Temperatur des Protoplasmas erhöht ist, auch zu einer Vermehrung der Verbrennungen, niemals jedoch zu einer Einschränkung des Grundumsatzes. Diese Tatsache ist erwiesen durch das Verhalten des Menschen im warmen Luft-, Wasser- der Sandbad (z. B. Pflüger, Speck, Winternitz u. a.) und ist besonders bei Kindern zu beobachten, die sehr zur Hyperthermie neigen (Schloßmann und Menschenhauser 1911). Auch dann, wenn die Körpertemperatur dadurch gesteigert wird, daß im Körper selbst mehr Wärme produziert wird, ohne daß daran jedoch dessen Zellen aktiv beteiligt wären wie bei der Zufuhr von Energie durch Hochfrequenzströme, die sich in Wärme umwanden, findet entweder Steigerung des Umsatzes statt, wenn die Körpertemperatur steigt oder die Verbrennung bleibt konstant, wenn die Regulation ausreicht die überschüssige Wärme abzuführen — es wird nicht an Wärme gespart (Durig und Grau 1913). Nach Pflüger beträgt die Erhöhung der Verbrennungsvorgänge, die durch gesteigerte Herz- und Atemarbeit und Beschleunigung des Abnutzungsstoffwechsels erklärt werden kann, für jeden Grad rund 10%, was für eine Steigerung der Temperatur um 10° rund einer Erhöhung des Stoffwechsels auf das Doppelte gleich käme. Dieser Wert steht in schöner Uebereinstimmung mit dem Temperaturkoeffizienten 2, den van't Hoff als typisch für die Reaktionsgeschwinidkeit bei verschiedenen chemischen Prozessen fand und der besagt, daß die Reaktionen bei einer Temperaturerhöhung um 10° C doppelt so schnell verlaufen. Besonders schön ist dieses Verhalten bei Kaltblütern zu beobachten, deren Temperatur in weitem Umfange variiert werden kann.

Alle die genannten Resultate können als vollständig sichergestellt für den Menschen angesehen werden. Anders liegen die Verhältnisse gegenüber dem warmblütigen Tiere. Auch bei diesem fällt die Wärmeproduktion und der Umsatz bei intensiver Abkühlung, wenn die Körperwärme bereits mehrere Grade unter die Norm gesunken ist, hierin besteht also vollkommene Uebereinstimmung. Auch bei Erhöhung der Körpertemperatur über die Norm findet man analog beim Tier wie beim Menschen die Umsatzsteigerung, die eventuell beim Hund im heißen Bade 100% des Normalwertes betragen kann, dagegen tritt aber immer dann, wenn das normale Tier einem Wärmeverlust ausgesetzt ist, eine Steigerung der Wärmeproduktion

ein. Wie diese zu erklären ist, ist die strittige Sache. Entweder ist diese Wärmeproduktion nur Ausdruck einer Regulation die auf vermehrter Muskelarbeit, Zittern und Muskelspannung beruht, oder es handelt sich um eine Wirkung auf die Zellen in dem Sinne, daß die Tiere unter dem Einflusse des Kältereizes mehr Wärme produzieren um die Konstanz der Körpertemperatur zu gewährleisten. Zur Erklärung der Verhältnisse wurden die an curaresierten und rückenmarks durchschnittenen Tieren ausgeführten Versuche herangezogen (Zuntz und Röhrig, Pflüger u. a.). Bei so behandelten Tieren fällt und steigt der Umsatz mit Erwärmung und Abkühlung, die Tiere verhalten sich wie wechselwarme, und die Wirkung der Temperatur auf das Protoplasma ist dieselbe wie bei diesen. Da durch beide Eingriffe eine Lähmung der Muskeln herbeigeführt wird, ist die Annahme naheliegend, daß der ganze Vorgang der Mehrbildung von Wärme bei der Abkühlung durch eine reflektorisch oder willkürlich ausgelöste Steigerung von Muskelarbeit und Muskeltonus bedingt sei. Auch durch die Narkose vollkommen bewegungslos gemachten Tiere verhalten sich ähnlich wie curaresierte. Allen diesen Versuchen stehen Einwände gegenüber die besagen, daß durch die genannten Eingriffe nicht nur eine Lähmung der Muskulatur erzeugt werde. Bezüglich der Curarewirkung wurde jedoch durch Zuntz (1884), sowie Frank, Voit und Gebhard (1901) nachgewiesen, daß der Stoffwechsel des curaresierten Tieres vollkommen dem des normalen, bewegungslosen entspricht (vgl. auch Tangl 1911). Andererseits ist es aber nicht möglich, die Wärme produktion von Tieren unter dem Einflusse von Abkühlung aber unter Ausschluß von Muskelspannung und Muskelzittern zu untersuchen, da das Tier nicht so wie der mit dem Versuchszweck vertraute Mensch dazu veranlaßt werden kann, durch seinen Willen jede Muskelleistung zu unterdrücken; bedarf es doch selbst bei geübten Versuchspersonen der Aufbietung äußerster Willensenergie, um im kalten Bade bei der Abkühlung jede Muskelspannung vollkommen zu vermeiden, und führt doch schon das leiseste Zittern zu ausgesprochener Umsatzsteigerung (Sjöström 1913). Können wir auch auf Grund der sonstigen Analogien mit großer Sicherheit annehmen, daß die Verhältnisse beim homoiothermen Tiere ebenso liegen wie beim Menschen und wird diese Annahme durch die Befunde beim curaresierten, rückenmarksdurchschnittenen und narkotisierten Tiere gestützt, so ist doch bisher der zwingende Beweis nicht erbracht, daß bei allen Warmblütern so wie beim Menschen eine Mehrproduktion von Wärme infolge eines Kältereizes nur auf dem Wege von Muskelspannung, Muskelzittern und Muskelarbeit zustande kommt, ohne daß eine spezifisch der Wärmeproduktion allein dienende Erhöhung der Verbrennung im Protoplasma eintritt (vgl. Abschnitt **V** „Wärmeregulation“).

Einfluß der Nahrungszufuhr. Da man mit Recht auch den Sauerstoff, der zur Unterhaltung der Oxydationsprozesse nötig ist, den Nahrungsmitteln zuzählt, so ist vorerst die Wirkung verschiedener Sauerstoffzufuhr auf die Verbrennungsvorgänge im Tierkörper zu erörtern. Es wurde lange Zeit hindurch die Anschauung verfochten, daß reichlichere Sauerstoffzufuhr die Oxydationen im Tiere ebenso zu beschleunigen vermöge, wie jene lebloser Körper. Dies ist jedoch nicht der Fall.

Durch reiche Sauerstoffzufuhr wird weder der Umsatz noch die Wärmeproduktion erhöht, ja es gibt niedrig stehende Lebewesen für die Sauerstoff sogar ein Gift vorstellt, das sie tötet. Es besteht diesbezüglich aber doch insofern eine Uebereinstimmung mit dem Verhalten höherer Tiere, als sehr hohe Sauerstoffkonzentrationen auch den Menschen oder andere Warmblüter zu töten vermögen. Bringt man nämlich z. B. Mäuse oder Ratten in ein Gefäß, in dem der Sauerstoffdruck einige Atmosphären wesentlich übersteigt, so verenden die Tiere unter Erstickungserscheinungen. Daß hierbei die Höhe des Druckes an und für sich nicht ausschlaggebend ist, sondern der Sauerstoff schädlich wirkt und die Verbrennungen sistiert, geht aus der Tatsache hervor, daß in sauerstoffärmerer Luft Ueberdruck von mehreren Atmosphären anstandslos vertragen wird. Beim Absinken der Sauerstoffzufuhr unter einen Gehalt von rund 10 Prozenten einer Atmosphäre, tritt in der Regel Zunahme des kalorischen Umsatzes auf (vgl. den Artikel „Atmung“).

Im Gefolge jeder Nahrungsaufnahme tritt eine Steigerung der Wärmeproduktion ein, deren Ursache derzeit noch nicht ganz genau geklärt ist. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß die bei der Verdauung erhöhte Muskelarbeit und die gesteigerte Tätigkeit der Drüsen eine Umsatzsteigerung und damit eine Erhöhung der Wärmebildung zur Folge haben muß.

In diesem Sinne sprechen auch zahlreiche Versuche. So wies z. B. Cohnheim nach, daß bei Scheinfütterung der Umsatz steigt, ebenso wissen wir aus A. Loewys Untersuchungen, daß eine Erhöhung der Darmperistaltik (Abführmittel) zur Vergrößerung des Umsatzes führt, ein Ergebnis, das allerdings durch neue Versuche von Benedict (1912) bestritten wird. Wie gewaltig die Leistungen des Verdauungsapparates bei der Verarbeitung von Nahrung sind, erkennt man, wenn man bedenkt, daß ein Pferd, das 2 kg Hafer und 4 kg Heu frißt, zur Verdauung dieser Nahrung 20 kg Speichel, 2 kg Magensaft und 6 kg Galle und Pankreassaft sezernieren muß. Nach der Art der Nahrung sind diese Werte beim Rind nur noch wesentlich höher, ja es läßt sich leicht nachweisen, daß der ganze Nährwert manchen Rauhfutters nicht einmal dazu ausreicht, den Bedarf an Kalorien

für die Verdauungsarbeit bei Verzehr dieses Futters zu decken. Nach Magnus-Levy beträgt die Steigerung des kalorischen Umsatzes durch die Nahrungsaufnahme und Verarbeitung beim Menschen ungefähr 8% des Brennwertes der genossenen Kost, was jedenfalls keinen Maximalwert vorstellt, da Johansson, Landergren, Sondén und Tigerstedt in ihren Versuchen durch reichliche Ernährung eine Steigerung des Umsatzes um 35% erzielten. Man dürfte im Mittel für die Erhöhung der Stoffwechselvorgänge durch die Kau-, Schluck-, Verdauungs- und Resorptionsarbeit einen Wert von etwa 10 bis 15% der zugeführten Kalorien annehmen können (Zuntz). Bei sehr leicht resorbierbaren Nahrungsmitteln ist der auf solche Arbeitsleistung entfallende Wert wohl wesentlich geringer zu veranschlagen, da das Fehlen einer Temperaturerhöhung in den Speicheldrüsen und im Magen bei der Verdauung ebenso wie der eben erwähnte Befund Benedicts dafür spricht, daß man die Größe der Verdauungsarbeit beim Menschen nicht allzusehr überschätzen dürfe (vgl. auch Mendel, Ergebn. d. Physiologie 1911).

Viel umstritten ist auch die Frage, welchen Anteil man bei der Erhöhung des Umsatzes während und unmittelbar nach der Nahrungsaufnahme auf eine spezifische Wirkung der resorbierten Stoffe auf den Zellstoffwechsel und dadurch auf die Verbrennungsvorgänge zurückzuführen habe. Rubner, der anfänglich die Bedeutung der Verdauungsarbeit sehr niedrig einschätzte, glaubte sogar die ganze Umsatzsteigerung bei der Nahrungszufuhr durch eine solche spezifische Wirkung der resorbierten Substanzen erklären zu können. Er wies nach, daß die Umsatzsteigerung nach Eiweißzufuhr größer als nach Kohlehydrat und Fettzufuhr ist. Durch zahlreiche Versuche verschiedener Autoren wurde demnach auch gezeigt, daß Fleisch und im Fleisch speziell das Eiweiß zur Erhöhung des Umsatzes beiträgt, während bei Fettverabreichung eine solche Erhöhung des Umsatzes fehlt oder sehr niedrig ist (Koraen, Magnus-Levy, u. a.). Für Eiweiß wurden 17%, für Kohlehydrat 9% und für Fett 2,5% Umsatzsteigerung gefunden (vgl. Magnus-Levy). Da nach Zuntz und v. Mering die intravenöse Injektion der genannten Nährstoffe keine Umsatzsteigerung auslöst, andererseits jedoch weder die Erwärmung des Magens noch die Größe der Verdauungsarbeit bei der Verarbeitung konzentrierter Nahrung einen hinlänglich zureichenden Grund für die ganze Größe der Umsatzsteigerung vorstellt, so können entweder Zwischenprodukte es sein, die in die Blutbahn gelangt den Stoffumsatz erhöhen, oder es wirkt die Nahrungsaufnahme und Resorption dadurch, daß hierbei die „gehobene Stimmung" zu lebhafterem Muskeltonus Anlaß gibt. Für erstere Erklärung (speziell bei der Eiweißresorption) spricht der Befund, den v. Mering und Zuntz erhoben, daß Albumosen, die in die Blutbahn gebracht werden, den Umsatz steigern und die Tatsache, daß eine Synthese von Eiweiß aus dessen Bausteinen, die bereits im Blute kreisen, zum Teil jedenfalls erst im Gewebe stattfindet (Steck 1913). Eine gewisse Analogie zu der den Stoffumsatz, also die Größe der Verbrennung anregenden Wirkung der Eiweißstoffe und Kohlehydrate bildet die Tatsache, daß auch Harnstoff und Kochsalz in die Blutbahn gebracht unter Ausschließung der Nierenarbeit den Stoffwechsel, und zwar durch eine direkte Wirkung auf das Protoplasma einzelner Organe erhöhen, da die gesteigerte Herzarbeit allein den Umsatz kaum zu erklären vermag (Tangl). Hierher würde auch die das Herz anregende Wirkung der Kalisalze zu zählen sein.

Als weitere Einflüsse, die auf die Größe der Wärmeproduktion wirken könnten, wurden die Wirkung von Belichtung, Bestrahlung, ferner von Ionisation der Luft und Feuchtigkeitsgehalt der Luft angesehen. Alle einschlägigen Untersuchungen haben zu negativen Resultaten geführt. Wohl ergaben manche Beobachtungen eine Veränderung des kalorischen Umsatzes, eine einheitliche Gesetzmäßigkeit konnte jedoch nicht abgeleitet werden, dagegen hat sich gezeigt, daß verschiedene Hautreize (Kohlensäurebäder, Senfteige, Seebäder u. a.) den Stoffumsatz zu erhöhen vermögen.

Von vielen Stoffen wurde angegeben, daß sie die Wärmeproduktion spezifisch zu beeinflussen vermöchten. Unter diesen ist es in erster Linie das Curare, dessen Wirkung die Nervenendigungen der Muskeln lähmt und hierdurch sofort den gesamten Muskelwechsel auf die Größe des Grundumsatzes der Muskulatur drückt. Daß hierbei der Stoffwechsel der Zellen an und für sich nicht beeinflußt wird, ergibt sich, wie erwähnt, aus den Beobachtungen von Zuntz, Frank und Voit und Tangl. Der Umsatz curaresierter Tiere sinkt um 35 bis 37% (Zuntz-Röhrig) und fällt sogar auf noch tiefere Werte, wenn das Tier nicht vor Abkühlung geschützt ist, wird ein solches Sinken der Körpertemperatur verhindert, dann entspricht die gefundene Größe der Verbrennungsvorgänge vollkommen jener, die beim bewegungslosen, schlafenden Tier beobachtet wird. Analog wie das Curare vermindern auch die Narkotika die Wärmebildung, doch geschieht dies genau im selben maximalen Ausmaße wie beim Curaresieren, der Stoffwechsel sinkt hiebei nach den Versuchen Loewys am Menschen auf den Grundumsatz unter Wegfall des gesamten Leistungszuwachses durch Arbeit ab. Alkoholdosen, die nicht zu überschüssiger Bewegung führen, verändern ebenfalls den Grundumsatz nicht oder nur in einem geringeren Ausmaße, das durch gesteigerte Herz- und Atemarbeit hinreichend erklärt werden kann.

Kohlenoxyd, Blausäure und Phosphor führen ein Sinken der Wärmeproduktion herbei, indem sie offenbar die Oxydationskraft des Gewebes schädigen. Zahlreiche Gifte führen zu einer Steigerung der Wärmeproduktion und zur Er-

höhung der Körpertemperatur, zu diesen zählen alle Krampfgifte, deren Wirkung nur insofern als Wärmewirkung aufzufassen ist, als Wärme als Begleiterscheinung intensiver Muskelarbeit auftritt. Andere Gifte wirken auf die Weite der Blutbahn und lösen dadurch auf dem Wege der Vasomotoren oder durch direkte Beeinflussung Veränderungen in der Wärmeabgabe eventuell auch Wärmeregulation aus. Als ein Stoff, dessen Wirkung auf die „Wärmezentren" Temperatursteigerung erzeugt und der hier zu erwähnen wäre, ist das Tetrahydronaphthylamin (Jonescu, Sacharoff 1909); an gefesselten Hunden tritt die Temperatursteigerung angeblich jedoch nicht ein. Endlich sind noch Gifte zu erwähnen, die ebenfalls auf die sogenannten Wärmezentren wirken und hierdurch Aenderungen im Wärmehaushalt auslösen, die aber kaum als Aenderung der des Grundumsatzes aufzufassen sind, hierher gehören viele Stoffe, die durch Mikroorganismen im Körper erzeugt werden.

Im Körper selbst werden Substanzen gebildet, deren Einfluß auf die Größe des Grundumsatzes unverkennbar ist,hier handelt es sich offenbar um Wirkungen, die direkt den Zellstoffwechsel und zwar speziell den Erhaltungsstoffwechsel, der für den Ablauf normaler Lebensvorgänge unbedingt erforderlich ist, beeinflussen. Nicht nur Veränderungen im Habitus, in Körperbau und Körpergröße sind die Folgen der Wirkungen dieser Substanzen, sondern auch Veränderungen in der Wärmeproduktion. Zuerst wurde der Einfluß der Schilddrüse als ein stoffwechselsteigernder erkannt. Verabreichung von größeren Mengen von Schilddrüsensubstanz führt zur Erhöhung der Wärmebildung, Entfernen der Schiddrüse vermindert die Wärmebildung. Die in mancher Richtung ähnliche Wirkung der Hypophyse kennzeichnet sich ebenfalls dadurch, daß Wegfall ihrer Funktion eine Verringerung des Stoffwechsels bedingt. Erkrankungen wie Myxödem und Basedowsche Krankheit sind mit Störungen der Wärmeproduktion verbunden, im ersten Falle mit einer Abnahme des Umsatzes bis zu 60% und Sinken der Körpertemperatur um 1 bis 2°, bei „Basedow" eine Zunahme des Umsatzes bis zu 80%, Hitzegefühl und Schweißausbruch. Sicherlich spielt bei der Umsatzsteigerung die durch übermäßige Schilddrüsenwirkung ausgelöst wird, Steigerung der Herzarbeit und Aenderung des Muskeltonus eine Rolle, daß aber die Wirkungen tiefergehende sind, ergibt sich aus der Beobachtung Andersons, der einen Patienten mit mangelndem Schilddrüsensekret beobachtete, dessen Tagesstoffwechsel nur 1260 Kal. betrug. Da eine veränderte Wärmeregulation im Sinne vollkommenerer Sperrung der Wärmeausfuhr nicht angenommen werden kann, spricht das subjektive Kältegefühl des Schilddrüsenkranken für so stark herabgesetzte Dissimilation der Zellen, daß der Wärmebedarf nur mehr unvollkommen gedeckt wird. Der herabgesetzte Muskeltonus des Kretins legt die Vermutung nahe, daß die Verminderung hauptsächlich in den Muskeln zu suchen sei. Es wäre wertvoll, diesen Fragen durch Versuche im Kalorimeter näherzutreten. Auch die Wirkung der Epithelkörperchen auf den Wärmehaushalt ist nicht geklärt. Auch bei Entfernung der Nebennieren stellten sich Veränderungen der Wärmeproduktion ein, die jedoch noch genaueren Studiums bedürfen. Wird das Pankreas exstirpiert, tritt Diabetes ein. Diese Erkrankung ist nach den Untersuchungen Benedicts von einer Steigerung der Verbrennungsvorgänge begleitet, deren Ursache vielleicht in der Azidosis, vielleicht in der Umbildung von Fett oder Eiweiß in Kohlehydrat und damit verbundenem Wärmeverlust ihre Erklärung findet. Besser gekannt sind die Wirkungen der Geschlechtsdrüsen. Es hat sich gezeigt, daß Kastration bei weiblichen wie bei männlichen Versuchstieren eine Verminderung der Verbrennungsvorgänge um 15 bis 20% auslöst (Loewy und Richter, Paechtner). Bei kastrierten Hündinnen führten Gaben von Ovarialextrakt zu einer Steigerung der Stoffwechselvorgänge. Ob die Krafterhöhende Wirkung des Hodenextraktes im selben Sinne gedeutet werden darf, ist nicht bekannt, ebensowenig wissen wir, inwieweit die ausgeprägte Neigung der Kastraten, Fettdepots anzulegen, auf eine Verminderung des Zellstoffwechsels zurückzuführen ist. Nicht bekannt ist es auch, ob die Reize der Stoffe, die von den Geschlechtsdrüsen produziert werden, sich zu den normalen sonstigen Reizen, die das Protoplasma zur Dissimilation veranlassen, addieren, oder ob sie die Wirkung jener Stoffe nur steigern, wissen wir doch auch nicht bestimmt, ob all die Sekrete „innerer Sekretion", die auf den Stoffwechsel wirken, direkt oder nur durch Hemmung oder Förderung der Wirksamkeit anderer Stoffe den Zellstoffwechsel und damit die Wärmeproduktion beeinflussen.

3b) **Bei der Arbeit.** Unter der Arbeit im weiteren Sinne des Wortes haben wir jeden Leistungszuwachs zu bezeichnen, somit nicht nur die Arbeit der Muskulatur, sondern auch jene der Drüsen und der Zellen, welche entgegen dem osmotischen Druck oder dem Gasdruck Arbeit leisten, einzubeziehen und endlich auch an die Leistungen der Zellen des Gehirnes und der Sinnesorgane bei ihrer Tätigkeit zu erdenken. Weitaus den größten Einfluß auf die Höhe der Wärmeproduktion übt die Arbeit der Muskulatur.

Scheinbar nebensächliche, unserem Bewußtsein kaum zur Kenntnis gelangende Muskeltätigkeit erhöht den kalorischen Umsatz um beträchtliche Werte, ja im bewegungslos ruhigen Liegen

schafft größere oder geringere Uebung in der Erschlaffung der Muskulatur bereits Unterschiede von 5 bis 10%. Der nur im Bette ruhende aber nicht beabsichtigt vollkommen bewegungslose Mensch setzt rund um 25% Kalorien mehr um, als der schlafende oder jener, der absichtlich seine Muskulatur ganz entspannt und auch die leiseste Bewegung vollkommen vermeidet. Fingerübungen wie beim Klavierspiel vermehrten bei vollkommen ruhig gehaltenem Arm die Größe des respiratorischen Umsatzes um 12,5% und Einhaltung behaglicher Ruhe ohne Leistung beabsichtigter, größerer Arbeit führt zu Steigerung der Verbrennungen um Werte, die auf 70% des Grundumsatzes wachsen. Mit der Größe der Leistung steigt auch die Höhe der Wärmeproduktion, während der Anteil der auf die Produktion von Wärme gegenüber der Produktion von Arbeit entfällt, wechselt je nach der Art der geleisteten Arbeit. Je mehr von dieser nach außen nutzbar übertragen wird, und je günstiger die Bedingungen sind, unter denen gearbeitet wird, um so geringer sind die Wärmeverluste, die sich bis auf etwa 65% des Gesamtumsatzes im Minimum vermindern, bis auf 100% bei ausschließlich innerer Arbeit steigern können. Die so gebildete Wärme steht dem Körper für die Regulation zur Verfügung. Je nach der Größe der geleisteten Muskelarbeit kann die Wärmeproduktion durch Muskelarbeit von Null auf ein Vielfaches des Ruheumsatzes steigen. Wenn Blix fand, daß ein Mensch für Augenblicke sogar eine Arbeit zu leisten vermag, die 6000 mkg pro Minute entspricht, ergibt sich dafür unter Annahme eines 30% Wirkungsgrades eine Verbrennung, die fast das Fünfzigfache des Ruheumsatzes beträgt und von der rund 30 Kalorien pro Minute als Wärme auftreten müssen; bei länger dauernder Arbeit wird selbst unter großer körperlicher Anstrengung nur etwa ein Fünftel dieser Wärmeproduktion erreicht. Als maximaler kalorischer Tagesumsatz wurden 9000 Kalorien beobachtet (Benedict). Näheres vgl. im Artikel „Energetik der Organismen.

IV. Die Wärmeabgabe.

1. Die Größe der Wärmeabgabe. Als physikalische Grundlagen der Wärmeabgabe sind Wärmeverlust durch Leitung und Strahlung sowie durch Wasserverdunstung anzuführen. Biologisch wird man den Wärmeverlust am besten gliedern in 1. die Ausgaben an Wärme, die durch Leitung und Strahlung von der Körperoberfläche aus erfolgen, 2. die Wärmeverluste durch die Wasserverdunstung von der Haut, den Schleimhäuten und der Lunge, 3. die Wärmeverluste, bedingt durch die Erwärmung der Atemluft und der eingeführten Kost, 4. die Wärmeverluste durch die Ausscheidungen. Genauer gekannt sind nur die Verhältnisse der Wärmeverluste beim Menschen, und zwar insbesondere durch die direkten Messungen im Respirationskalorimeter durch Atwater und Benedict, sowie letzteren und seine Mitarbeiter.

Als Beispiel seien folgende Zahlen angeführt, die am ruhenden Menschen gewonnen wurden, und Mittel aus 14 tägigen Versuchen mit 49 Versuchstagen vorstellen. In Parallele damit soll gestellt werden die nach Helmholtz und Rosenthal zusammengestellte Berechnung, die vor den Untersuchungen der amerikanischen Autoren stets als das Standard-Beispiel aufgeführt wurde und als drittes Beispiel fügt sich die Berechnung der Amerikaner für den arbeitenden Menschen an.

I. Ruhender Mensch.

Wärmeabgabe durch Leitung und Strahlung	1683 Kal.
Wärmeabgabe durch Harn und Kot	31 ,,
Wärmeabgabe durch Wasserverdunst.	548 ,,
	2262 Kal.

II.

Erwärmung der genossenen Kost und der eingeatmeten Luft	129 Kal.
Abgabe von Wasserdampf und Kohlensäure bei der Atmung	336 ,,
Wärmeverlust durch Leitung, Strahlung und Wasserverdunstung durch die Haut	1935 ,,
	2400 Kal.

III. Arbeitender Mensch.

Wärmeabgabe durch Leitung und Strahlung	3340 Kal.
Wärmeabgabe durch Harn und Kot	26 ,,
Wärmeabgabe durch Wasserverdunst.	859 ,,
	4225 Kal.
Wärmeäquivalent der Arbeit	451 ,,
Summe	4676 Kal.

Die Wärmeabgabe durch Leitung und Strahlung ist je nach den gegebenen Verhältnissen, und zwar insbesondere nach der herrschenden Temperatur; nach der Feuchtigkeit der Luft, der Ventilation, nach künstlichem und natürlichem Wärmeschutz selbst unter sonst vollkommen gleichem Verhalten der Versuchsperson eine recht schwankende Größe. Aber auch zwei in bezug auf Körpergewicht und Körpergröße gleiche Menschen werden sich unter ganz analogen Versuchsbedingungen in bezug auf ihre Wärmeverluste durch Leitung, Strahlung und Wasserverdunstung keineswegs gleichartig verhalten, so daß oben genannte Zahlen als orientierende Werte aufzufassen sind. Aus diesem Grunde ist natürlich eine Aufteilung der Wärmeverluste auf Leitung und Strahlung an und für sich noch weniger in einer allgemeingültigen Weise möglich. Grundlegend bleiben hierbei jedoch für die Bewertung des Wärmeverlustes die Daten: Bei der Verdunstung von 1 g Wasser werden dem Körper 0,540 Kalorien entzogen. Die spezifische Wärme der Luft ist 0,24. Wasser erfordert für die Erwärmung um 1° C eine Kalorie, eine Zahl, die für die der Erwärmung des Tränkwassers unserer Haustiere mächtig ins Gewicht fallen kann wenn man bedenkt, daß z. B. ein Rind 40 bis 60 l Wasser eventuell von 10° auf 38° C zu erwärmen hat und hierfür 1120 bis 1680 Kalorien aufwenden muß, wobei letztere Zahl dem vollkommenen Tagesbedarf eines ruhenden Menschen entspricht. Die spezifische Wärme der meisten sonstigen Nahrungsmittel ist wohl nicht bekannt, näherungsweise zur schätzenden Orientierung kann für ihre Erwärmung der Wert einer entsprechenden Menge Wassers angenommen werden.

Im Durchschnitt soll der ruhende Mensch bei Zimmertemperatur etwa 240 Kalorien durch Wasserverdunstung von der Lunge, 300 Kalorien durch Wasserverdunstung von der Haut an Wärme verlieren. Im allgemeinen kann wohl angenommen werden, daß 80% des Wärmeverlustes durch die Haut erfolgen, 12% auf Wasserverdunstung und 8% auf Erwärmung der Nahrung zu beziehen sind. Je wärmer und trockener die Luft ist, um so größer werden die Wärmeverluste durch Wasserverdunstung und in mehr als körperwarmer trockener Umgebung ist überhaupt Wasserverdunstung der einzige Weg für Wärmeverlust neben der Erwärmung zugeführter kalter Flüssigkeit. Bei zureichender Wasserzufuhr wird der Wärmeverlust durch Wasserverdunstung daher in heißer Luft 100% der ganzen Wärmeabgabe betragen, doch schon in 29° C warmer Umgebung steigt der Wärmeverlust durch Wasserverdunstung auf 70% der Gesamtwärmeabgabe (Rubner).

Versuche über die Aufteilung des Wärmeverlustes auf Wärmeleitung und Wärmebestrahlung von Masje haben ergeben, daß der Wärmeverlust durch Strahlung beim ruhenden Menschen 1728 Kalorien betragen soll, wogegen von Stewart, allerdings am Bekleideten, nur ein halb so großer Wert gefunden wurde, der aber nach Rubner zu niedrig sein soll. Dies kennzeichnet wohl zur Genüge die Unsicherheit derartiger Angaben.

Auch bei niederer Umgebungstemperatur verliert der Mensch an Wärme durch Wasserverdunstung von der Haut. So wurde nachgewiesen, daß bei 12° C. 10,5 g Wasser pro Stunde von der Haut verdampften, die nicht als Schweiß sezerniert worden waren, sondern nur Zellfeuchtigkeit gewesen sein können.

2. Einflüsse auf die Größe des Wärmeverlustes. Der Wärmeverlust ist unter sonst gleichen Bedingungen um so größer, je größer die Oberfläche ist, von der Wärme abgegeben werden kann, und je größer die Temperaturdifferenz zwischen der Körperoberfläche und der Umgebung ist. Je mehr die umgebende Luft Wasserdampf aufzunehmen vermag und je besser leitend das Medium ist, an das der Körper Wärme abzugeben imstande ist, um so rascher erfolgt auch die Entwärmung. Die Schnelligkeit der Wärmeabgabe hängt ferner davon ab, ob der Ausgleich der Temperaturdifferenz sich ungehindert vollziehen kann oder ob er durch Kleider, Pelz- oder sonstige Wärme isolierende Schichten verzögert oder durch lebhaften Wechsel der Schichten, die der Haut anliegen, beschleunigt wird. Weil kleinere Tiere eine relativ größere Körperoberfläche besitzen als große, verlieren sie auch relativ viel mehr Wärme als diese. Da nämlich mit der Zunahme der Größe der Tiere ihr Körpergewicht nach der dritten Potenz, die Oberfläche nur nach dem Quadrat wächst, ist die Oberfläche der Tiere, bezogen auf ihr Körpergewicht, um so größer, je kleiner sie sind, was sich auch vielleicht, wie bereits oben bei der Besprechung der Einflüsse auf die Wärmeproduktion erwähnt, in der Größe der Wärmeproduktion ausdrückt.

Wenn sich das Murmeltier im Winterschlaf zusammenrollt, so daß seine Oberfläche fast der einer Kugel gleichkommt, wenn Hund und Katze bei niedriger Umgebungstemperatur zusammengekauert liegen, so verfolgen sie damit den Zweck, durch Verringerung der Oberfläche den Wärmeverlust einzuschränken. Bei großer Wärme im Sommer versucht dagegen das Tier die Oberfläche möglichst zu vergrößern und auch der Mensch trachtet größere Flächen der Wärmeentziehung preiszugeben. Wird die Temperatur der Haut erhöht, so sind die Wärmeverluste größer. Die reichlich durchblutete, heiße Haut des angestrengt Arbeitenden gibt mehr Wärme ab als die des blassen Fröstelnden. Werden unter der Wirkung genossenen Alkohols die Hautgefäße erweitert und wird dabei die Hauttemperatur erhöht, so geht die Entwärmung des Körpers rascher vor sich. Die Wärmeverluste vom nackten Körper sind größer als jene vom bekleideten und von diesem um so geringer, je zweckmäßiger die Art der Bekleidung ist. Durch Wasser sowie durch Stein, Metalle und andere gute Wärmeleiter wird dem Körper rascher Wärme entzogen als durch Luft derselben Temperatur, darum scheinen sie uns bei gleicher Temperatur auch kälter zu sein.

In fließendem, kaltem Wasser, in bewegter kalter Luft werden die dem Körper anliegenden und von diesem vorgewärmten Schichten immer wieder rasch entfernt, neue kalte Schichten treten an die Haut, machen das Temperaturgefälle zu einem steilen und beschleunigen dadurch den Wärmeverlust. Ganz besonders kommt die Luftbewegung in Betracht für die Menge von Wasserdampf, die vom Körper verdunstet, dieselbe Luft vermag bei lebhafter Bewegung die doppelte Menge Wassers in der gleichen Zeit vom Körper zu verdunsten als ruhende. In trockener, kühler und bewegter Luft erreicht die Wärmeentziehung bei Wasserverdunstung sehr hohe Werte. Bei dem mit Schweiß bedeckten Menschen, der von schwerer Arbeit ausruht, tritt plötzliche intensive Wärmeentziehung ein, wenn er sich kalter „Zugluft" aussetzt, und ein Sinken der Körpertemperatur unter die Norm ist nicht allzu selten die Folge, das dann von Erscheinungen regulatorischer Mehrproduktion von Wärme — dem Frösteln — begleitet wird. Sicherlich können auf ähnliche Weise rein örtlich lokalisierte Wärmeentziehungen zustande kommen, wenn kalte, wenig mit Wasserdampf gesättigte Luftströmungen schlecht geschützte, schweißbefeuchtete Stellen des Körpers treffen, an denen die Haut warm und reich von Blut durchströmt ist. Dann kühlt trotz gleichzeitig normaler oder sogar übernormaler Körper- und Bluttemperatur die betreffende Stelle ab, was das Auftreten lokaler rheumatischer Erkrankungen im Gefolge solcher Wirkungen begünstigt.

Ueber den Einfluß verschiedenen Gehaltes der umgebenden Luft an Wasserdampf liegen Angaben von Rubner vor, aus denen hervorgeht,

daß in feuchter Luft mehr Wärme durch Leitung und Strahlung abgegeben wurde als in trockener, wogegen der Wärmeverlust durch Verdunstung verkehrt proportional zur relativen Feuchtigkeit erfolgte. Es verliert ein Mensch in mäßig warmer, wasserdampfreicher Luft jedenfalls mehr Wärme durch Leitung und Strahlung, als durch Wasserverdunstung in gleichwarmer trockener Luft. Als eine Gesetzmäßigkeit wird man aber nach dem verschiedenen Verhalten von Mensch und Tier die von Rubner beobachtete Proportionalität schon deshalb kaum ansehen dürfen, da ja viele Tiere keine Schweißdrüsen besitzen und auch von den Schleimhäuten weg nicht allzuviel Wasser verdunsten (z. B. Ziegen).

Die Menge von Wärme, die durch Wasserverdunstung entzogen werden kann, hängt nicht so sehr von der Größe der Körperoberfläche des Tieres oder Menschen ab, als von der Ausbildung der Schweißdrüsen an derselben und der Menge von Schweiß, die von dem betreffenden Lebewesen produziert werden kann, beziehungsweise von der Art, wie das Tier atmet und ob es die Schleimhäute für die Wasserverdunstung frei gibt. Am ganzen Körper schwitzen nur der Mensch, Pferde und Schafe. Nach manchen Angaben haben Neger ganz besonders stark entwickelte Schweißdrüsen. Beim Menschen wie bei den genannten Tieren liegen daher die Verhältnisse für rasche Wärmeentziehung sehr günstig, was allerdings wieder die Gefahr nachteiliger Folgen durch zu rasche und unvermittelte Wärmeverluste näher rückt, die beim Menschen und Pferde ungleich größer ist als bei dem mit dichtem Wollfließ bekleideten Schaf. Bei Hund, Katze und Igel, die nur an den Pfoten schwitzen, kommt Wärmeverlust durch Verdunstung von Schweiß von der Haut nicht in Frage, merkwürdigerweise bietet aber nur der Hund durch Aufsperren des Maules und Heraushängen der Zunge eine größere Fläche für die Wasserverdunstung dar, wenn mehr Wärme dem Körper entzogen werden soll. Rind und Schwein schwitzen nur an der Schnauze, bei Ziegen, Kaninchen, Ratten und Mäusen fehlen Schweißdrüsen vollständig, sie können desungeachtet wohl beträchtliche Wärmeverluste durch Wasserverdunstung von der Haut erfahren, da an schweißdrüsenlosen Menschen von Loewy und Wechselmann nachgewiesen wurde, daß trotz fehlender Schweißdrüsen beträchtliche Mengen Wassers, das nur Gewebswasser sein kann, zur Verdunstung von der Haut gelangen. Die Hautfarbe scheint auf die Wärmeabgabe keinen Einfluß auszuüben.

3. Natürlicher und künstlicher Wärmeschutz. Von großer Bedeutung für die Größe der Wärmeabgabe ist die wärmeisolierende Wirkung des Fettpolsters, die insbesondere bewirkt, daß die in den Muskeln gebildete Wärme nur langsam der Haut zugeleitet wird, so daß dann, wenn niedere Außentemperaturen auf den Körper wirken, ein steileres Temperaturgefälle zwischen der Außenseite der Fettschicht und der Hautoberfläche besteht, als zwischen Muskel und Hautfett. Das Hautfett wirkt als schlechter Wärmeleiter.

Ein Stückchen Haut von 2 mm Dicke, das bei 18,2° Temperaturdifferenz pro Minute 0,00248 kleine Kalorien durchließ, zeigte eine auf 0,00123 Kal. verminderte Durchlässigkeit für Wärme, wenn eine 2 mm dicke Fettschicht zugelegt wurde (Klug). Es ist also die Wirkung der Wärmeisolation durch das Fettgewebe um so ausgiebiger, je mächtiger die Fettschicht ist. Diese scheint in ihrer Zusammensetzung dem Temperaturgefälle in der Weise angepaßt zu sein, daß der Schmelzpunkt des Fettes um so niedriger liegt, je niedrigerer Temperatur die betreffende Stelle der Fettschicht ausgesetzt ist. Demnach besitzt das näher der Hautoberfläche befindliche Fett einen niederigeren Schmelzpunkt als das dem Muskel anliegende. Bei Robben und Walen, die im kalten Wasser des Polarmeeres leben, ist der Schmelzpunkt besonders erniedrigt, wie auch der Schmelzpunkt des Fischfettes bei niederer Temperatur liegt, als bei den Landsäugern. Bei allen im Wasser lebenden Polartieren ist die Dicke des Fettpolsters mächtig erhöht. So können jene Tiere, bei denen die Unmöglichkeit besteht sich durch Pelzwerk vor der Wärmeentziehung durch das Wasser zu schützen, auch bei den sehr niederen Temperaturen des Eismeeres eine Körperwärme wie die homoiothermen Landtiere bewahren.

Dem Vorteil der vorzüglichen wärmeisolierenden Wirkung des Fettpolsters stehen aber auch Nachteile gegenüber, die sich dann geltend machen, wenn in wärmerer Umgebung mehr Wärme abgegeben werden soll, und insbesondere, wenn die Körpertemperatur bei der Leistung von Muskelarbeit zu steigen droht. Fettleibige Leute leiden daher z. B. beim Marschieren in heißer Luft viel mehr unter dem Gefühl von Uebererwärmung als magere, sie müssen früher und ausgiebiger durch Schweißproduktion regulieren und werden desungeachtet doch kaum jemals zu gleich großen Marschleistungen befähigt sein als andere, fettarme. So wies Zuntz am marschierenden Soldaten nach, daß bei gleicher und gleichzeitiger Marschleistung sowie bei gleicher Bekleidung der Fettleibige 2575 g Schweiß produzierte, während der Magere nur 953 g Schweiß abgab. Auch überfette Hunde, die wegen der mangelnden Schweißsekretion ausschließlich auf gesteigerte Wärmeabgabe durch Maul und Atmung angewiesen sind, beginnen schon bei mäßig hohen Temperaturen zu keuchen und hitzematt zu werden. Ganz besonders ist das mit dem dicksten Fettpolster begabte Haustier, das Schwein, gegen Erwärmung überempfindlich. In der Sonne geführte Schweine, insbesondere aber Schweine, die im Sommer in Eisenbahnwaggons transportiert werden, gehen sehr leicht infolge von Uebererwärmung zugrunde.

Ein weiterer Faktor, der für die Größe der Wärmeabgabe von Bedeutung ist, ist die Behaarung der Tiere und das Gefieder an deren Stelle beim Menschen der künstliche Ersatz durch die Kleidung tritt. Durch die schützenden Hüllen wird nicht nur die Wärmeabgabe durch Leitung und Strahlung, sondern auch der Wärmeverlust durch Wasserverdunstung vermindert. Der bekleidete Arm des Menschen verliert um 30% weniger Wärme als der unbekleidete. Für diesen Wärmeschutz ist nicht das Material der Federn, Haare oder des Gespinstes maßgebend, das die Wärme etwa 100 mal besser leiten als die Luft, sondern ausschlaggebend sind die in den Hüllen durch das Faserwerk gebildeten Lufträume, in denen ruhende beziehungsweise nur allmählich gewechselte Luft als schlechter Wärmeleiter eine rasche Abfuhr — aber auch eine übermäßige Zuleitung und Zustrahlung von Wärme hintanhält.

Während bei nackter Haut die an der Oberfläche des Körpers angewärmte Luft als spezifisch leichter emporsteigt und immer wieder kältere Luftschichten nachrücken, die der Haut neue Wärme entziehen, verzögert das schützende Kleid das Abfließen der erwärmten Luft. Der Körper befindet sich dadurch nicht mehr in der Temperatur der weiteren Umgebung, sondern in jener der hüllenden, vorgewärmten Luftschicht die ihm anliegt. Dies hat zur Folge, daß das kalte Medium der Umgebung, das nun nicht mehr an die Haut angrenzt, die Endigungen der Temperaturnerven nicht mehr zu erregen vermag. Außer der Verminderung von Wärmeverlust durch Verflachung des Temperaturgefälles und Verzögerung des Temperaturausgleiches ist hierdurch auch eine Verminderung oder vollständige Aufhebung des Kältegefühls herbeiführt.

Obwohl die Wärmeisolation um so vollkommener wird, je größer die Lufträume sind und je ruhiger die Luft in diesen Räumen ist, so würde doch eine vollständige Fixierung der Luft in den Hohlräumen keinen Vorteil für die Wirkung des Kleides oder Pelzes als Wärmeschutz bedeuten, da die Luft in den Maschen dann bald mit Wasserdampf gesättigt wäre und als solche einen wesentlich besseren Leiter vorstellt. Ist die Luft in den Maschen allzuleicht verschieblich, so strömt die erwärmte Luft zu rasch ab und bei Luftbewegung ist dann der Wärmeschutz der Hülle ein vollkommen unzulänglicher. Es ist demnach weder das Gewicht noch die Dicke einer Hülle an und für sich ausschlaggebend für deren Güte als Schutz gegen Wärmeverlust. Beim Menschen, der mehrere Kleidungsstücke trägt, kommt für deren Bedeutung als Schutz gegen zu große Wärmeabgabe, aber nicht nur die Beschaffenheit des Stoffes des einzelnen Kleides in Betracht, sondern auch die Größe der Lufträume, die zwischen den einzelnen Kleidungsstücken vorhanden sind. So erzeugen z. B. ganz weitmaschige, direkt am Körper getragene Leibchen, die das Anliegen des Hemdes verhindern, schützende Lufträume, weitere solche Räume werden bei niederer Temperatur zwischen Unterkleidern und Kleidern eventuell auch den Ueberkleidern (Mantel) geschaffen.

Nach Rubner beträgt die Luftmenge, welche die Kleidung eines Menschen enthält, ungefähr 10 l, zu der noch mindestens 10 bis 20 l kommen, wenn der Raum zwischen Rock und Ueberrock zugezählt wird. Die wärmeerhaltende Wirkung des Schlafsacks der Alpinisten und Polarfahrer beruht ebenfalls auf der Schaffung eines geschlossenen ruhenden Luftraumes. Die Hülle verliert ihre wärmeschützenden Eigenschaften, wenn die Lufträume durch Wasser gefüllt werden. Die durch das trockene Kleid eingeschränkte Wärmeabgabe wird durch das nasse Kleid entweder verringert oder vergrößert, was auf den ersten Blick paradox erscheint. Das nasse Kleid leitet die Wärme besser. Trifft auf ein von Schweiß durchfeuchtetes Gewebe, das der Haut anliegt, trockene Luft, so verdunstet von demselben Wasser und dem Körper wird mehr Wärme entzogen, die Wärmeausgabe steigt, und zwar ganz besonders bei bewegter Luft, so daß günstige Bedingungen für unvermittelte und nicht durch Regulation kompensierte Wärmeentziehungen auftreten, die als Krankheitsursache wirksam werden können. Im Gegensatz hierzu kann aber feuchte Kleidung (z. B. ein durchfeuchteter Mantel) die Entwärmung behindern, indem die Luft nun nicht mehr durch die Poren der feuchten Kleidung abströmt, daher an der Haut mit Wasserdampf gesättigt wird und so die Wärmeentziehung durch Wasserverdunstung von der Haut hintanhält.

Es ist daher für die Beurteilung des Wärmeschutzes, den ein Kleidungsstoff bietet, außer dem Luftvolum, das dieser enthält und außer dem Ort, an dem die Luft fixiert ist, auch die Hygroskopizität des Stoffes von Bedeutung.

In bezug auf das Verhalten der Kleidung bei der Wasserverdunstung scheint es wichtig zu betonen, daß das Kleid bis zu einem gewissen Grade sogar das Verdampfen des Schweißes zu unterstützen vermag. Da die unter den Kleidern der Haut anliegenden Schichten wärmer sind als jene, die unter sonst gleichen Verhältnissen der nackten Haut anliegen würden, so wird dadurch das Sättigungsdefizit der Luft an der Haut für Wasserdampf erhöht; diese Luft vermag daher mehr Wasser aufzunehmen.

Die Größe des Schutzes, den die Kleidung gegen den Verlust des Körpers an strahlender Wärme bietet, kennzeichnen folgende Zahlen Rubners. Setzt man die Abgabe durch Strahlung von der nackten Haut gleich 100, so sinkt diese unter sonst gleichen Verhältnissen durch das Anziehen eines Wollkleides auf 73, durch Woll- und Leinenhemd auf 60, durch Woll-, Leinenhemd und Weste auf 46 und durch Woll-, Leinenhemd, Weste und Rock auf 33.

Mit einem gewissen Recht sagt man deshalb, daß der Mensch Kleider anzieht, „damit diese an seiner Stelle frieren", führt die Bekleidung doch dazu, daß die niedere Außentemperatur auf den Kleiderstoff und nicht auf die Nervenenden der Haut wirkt. Sehr charakteristisch sind in dieser Hinsicht wieder Angaben von Rubner. Bei 14,8° C warmer, ruhender Luft betrug die Hauttemperatur 31,8° C, die Temperaturdifferenz betrug somit 17,0° C., bei Bekleidung mit einem Wollhemd erreichte die Temperatur an der Oberfläche des Hemdes nur mehr 28,5° C, die Temperaturdifferenz zwischen dem Medium, das der Haut

anlag und dieser selbst war somit wesentlich gesunken. Bei Bekleidung mit einem Wollhemd und einem Leinenhemd erreichte die Temperatur an der äußeren Oberfläche des Wollhemdes nur mehr 24,8°, über Wolle, Leinenhemd und Weste nur mehr 19,9° C, man sieht somit, wie allmählich die Temperatur durch die Kleider hindurch abnimmt und wieweit von der Haut durch das Kleid die Wirkung der niederen Temperatur abgehalten wird.

Unter Umständen können die Kleider nicht nur ein Wärmeschutz sein, sondern sogar eine Wärmequelle vorstellen. Die Stoffe, aus welchen die Kleider gewoben sind und ebenso Haare und Federn vermögen strahlende Wärme, die vom Körper abgegeben wird, aufzufangen und in Körperwärme umzuwandeln. Ebenso werden Wärmestrahlen die Kleider, Haare und Federn von außen her treffen, von diesen zum Teil reflektiert, zum Teil aber absorbiert. Helle Kleider reflektieren mehr strahlende Energie, dunkle absorbieren mehr und können, wie z. B. dunkler Samt, in der Sonne geradezu heiß zu werden. Pettenkofer hat die Größe der Absorption strahlender Wärme durch verschiedenfarbige Kleidung bestimmt und gefunden, daß, wenn man die Absorption eines weißen Stoffes gleich 100 setzt, bei dunkelgelbem 140, bei hellgrünem 152, bei rotem 168, bei hellbraunen 198 und bei schwarzem Stoff 208 Teile strahlender Energie in Körperwärme umgewandelt werden. Darauf ist auch die Gepflogenheit zurückzuführen, im Sommer bei Seefahrten und in den Tropen helle Kleider zu tragen, für Winterkleidung jedoch dunkle Stoffe zu wählen.

Befremdlich mag es demgegenüber erscheinen, daß die Neger schwarz pigmentiert sind, müßte doch Weiß, das am meisten Licht reflektiert, für sie zweckmäßiger erscheinen. In der Tat wird die Negerhaut durch die Umwandlung gestrahlter Sonnenenergie sehr heiß. Die wahrscheinlichste Erklärung ist darin zu suchen, daß die Pigmentierung es den Negern ermöglicht, auch bei intensiver Besonnung nackt zu gehen, weil durch das Pigment die chemisch wirksamen Strahlen nicht durchgelassen werden und deren schädliche Wirkung auf das Zellgewebe hintangehalten wird. Nach Versuchen von Schmidt (Arch. f. Hyg. Bd. 65) absorbiert die Negerhaut auch mehr Wärmestrahlen, läßt weniger Wärme in die tieferen Schichten der Haut gelangen. Die starke Erwärmung der Haut selbst führt zu maximaler Erweiterung der Gefäße, reichlichem Blutzufluß zu den Schweißdrüsen und reichlicher Schweißsekretion. Durch die hohe Hautwärme verdunstet der Schweiß leichter an Ort und Stelle, bevor er ungenützt für Wärmeentziehung abläuft. Nach mehrfachen Angaben ist die Haut des Negers stellenweise reichlicher und von mächtigeren Schweißdrüsen, sowie mehr Blutgefäßen durchsetzt als beim Europäer. Diese günstigen Bedingungen für die Entwärmung, deren Voraussetzung die schwarze Haut ist führen zu einer Ueberlegenheit des Negers gegenüber dem Weißen in den Tropen, da der Weiße gezwungen ist, Kleider zu tragen und sich dadurch mit einer Atmosphäre warmer sehr wasserreicher Luft zu umgeben. Pigmentärmere Weiße akklimatisieren sich in den Tropen schwerer als dunkle.

Ueber die Bedeutung der Bekleidung der Füße geben folgende Zahlen Aufschluß. Das Ueberziehen eines dünnen Strumpfes genügt bereits, den Wärmeverlust des Fußes um 5% zu verringern, durch Strumpf und Schuh setzte sich der Wärmeverlust des Fußes um 10% herab, da feuchtes Gewebe ein guter Wärmeleiter ist, ist der Wärmeschutz des durch Schweiß oder Nässe durchfeuchteten Strumpfes ein viel geringerer.

Ueberblickt man die Wirkung des Kleides im ganzen, so ergeben sich noch folgender bemerkenswerte Gesichtspunkte.

Bei Zimmertemperatur kann die Einschränkung des Wärmeverlustes durch die Kleidung auf 20% der Abgabe vom nackten Menschen geschätzt werden. Gegenüber der Abgabe in kalter und besonders kalter und bewegter Luft ist das Ersparnis ein noch viel größeres. In warmer Umgebung setzt das Kleid natürlich ein gewisses Hemmnis für die Entwärmung des Körpers, und zwar nicht nur dadurch, daß die Wärme schlechter abgeleitet wird und in der Kleidung absorbierte Wärmestrahlen noch dazu beitragen, die Temperatur in der Kleidung zu erhöhen, sondern insbesondere durch den Umstand, daß der Schweiß sich in die Poren der Kleidungsstoffe einsaugt und daher langsamer verdunstet. Die direkte Wärmeentziehung von der Haut, welche durch die Verdunstung des Schweißes von der Körperoberfläche weg herbeigeführt wird, erfolgt beim Bekleideten zum größten Teile in den Kleidern und ist deshalb von geringerer Wirkung für die Entwärmung des Körpers. In warmer Umgebung gibt daher der Bekleidete viel mehr Wasser ab als der Unbekleidete, und deshalb ist der Unbekleidete, wie z. B. der Neger, dem Bekleideten in sehr heißer Luft durch günstigere Bedingungen der Entwärmung überlegen.

Bei den Tieren vertritt der Pelz als natürlicher Schutz den künstlichen Schutz, den der Mensch sich durch die Kleidung zulegt. Auch der Pelz wirkt nur insolange, als guter Wärmeschutz als er nicht durchfeuchtet ist.

Während Polarpelztiere bei trockenem Pelz Temperaturdifferenzen von 80° C und darüber unter Konstanz der Körpertemperatur auszuhalten vermögen, oder Enten und Gänse im kältesten Wasser behaglich schwimmen, sind sie bei durchnäßtem Pelz- oder Gefieder nicht imstande, der Entwärmung zu entgehen. Gänse mit künstlich durchnäßtem Gefieder gehen ebensowenig ins Wasser wie gerupfte. Zur Vermeidung der Durchnässung sind Federn und Haare mit Fett oder wachsartiger Masse überzogen und eng aneinander gelegt, um so ein Eindringen des Wassers zu vermeiden. Sicherlich tragen zu dem lockeren Liegen des Haar- und Federkleides auch die elektrischen Erscheinungen bei, denn es hat sich gezeigt, daß Flaumhaare und Flaumfedern negativ elektrisch geladen werden, wenn sie sich mit Deckhaaren und Deckfedern reiben, während die Deckfedern positive Ladung annehmen (Exner). Hierdurch wird bedingt, daß die Haare an den Spitzen aneinander liegen und in der Tiefe sich gegenseitig auseinanderhalten, so daß Lufträume entstehen, die in ihrer Wirkung der unserer Doppelfenster bei den Wohnungen ähnlich ist.

Je nachdem ein ausgiebiger Wärmeschutz

erforderlich ist oder günstigere Bedingungen für die Abgabe der Wärme geschaffen werden müssen, ändert sich die Dicke der Haut und auch das Fettpolster, ganz besonders paßt sich aber der Pelz der Forderung nach einer Unterstützung der Wärmeregulationen an. So haben Voit und Hößlin durch Versuche an Hunden vom selben Wurf nachgewiesen, daß jene Tiere, die in trockener kalter Luft gehalten wurden, ein feines wolliges Haarkleid ausbildeten, während die Kontrolltiere, die bei 30° C in wasserdampfgesättigter Luft lebten, grobe Haare ohne Wollhaar ausbildeten.

Aehnliches beobachtet man beim Schaf, das im trockenen kalten Klima bei sonst gleicher Fütterung eine feinere Wolle erzeugt. Auch der Winterpelz der Tiere, welche ihre Haare wechseln, ist feiner und daher mehr zur Wärmeisolation geeignet. Colin ließ ein Pferd, das sein Haar noch nicht gewechselt hatte, im Dezember bei einer Außentemperatur von 3 bis 4° C neben anderen Pferden mit Winterhaar im geöffneten Stalle stehen und fand beim erst genannten Tiere eine um 5° C niedere Hauttemperatur. Ein Ziegenbock mit dichter Winterwolle zeigte bei mehrstündigem Aufenthalte in — 8° kalter Luft eine Hauttemperatur von 36° C, ein grobhaariger Widder mit Sommerhaar dagegen nur 32° C.

Schert man Tiere, so verlieren sie meistens stark an Wärme, wenn die Umgebungstemperatur niedriger ist. Aber auch bei Zimmertemperatur steigt z. B. der Umsatz geschorener Meerschweinchen um 30% zwecks Konstanterhaltung der Körpertemperatur und dennoch ist die Gefahr, daß sie Infektionen, denen sie ausgesetzt werden, infolge von Wärmeverlust des Körpers erliegen, eine ungleich größere (Lode). Nach Richet sind langhaarige Hunde höher temperiert als kurzhaarige.

Der Mensch besitzt in seinem Kopfhaar gleichfalls einen Wärmeschutz, der ihn vor plötzlichen Wärmeentziehungen von der Kopfhaut bewahrt, ihn aber auch schützt vor der Gefahr einer Uebererwärmung bei direktem Auftreffen intensiver Sonnenbestrahlung.

Viele Kahlköpfige neigen bei jähem Temperaturwechsel durch lokale Wärmeentziehung von der Kopfhaut ganz besonders leicht zu „Verkühlungen" (Katarrhen), da plötzliche Wärmeentziehung meist rascher erfolgt, als die Wärmeregulation einzusetzen vermag. Bestrahlt man einen glattrasierten Menschenschädel mit dem intensiven Licht einer Bogenlampe und vergleicht man dann den Erfolg gleicher Bestrahlung am behaarten Kopfe, so sieht man, daß beim glatt geschorenen die Temperatur der oberflächlichen Hirnpartien rasch und auf beträchtliche Höhe ansteigt, während jene am gut behaarten unverändert bleibt.

Ein Schutz gegen Wärmeverlust wird außer durch Kleidung, Umhüllungen, natürlichen Pelz und das Federkleid auch durch das Wohnhaus und die Stallung, bei wild lebenden Tieren durch das Nest, durch Schlupfwinkel und Unterstände erzielt. Wieder ist der Zweck derselbe — nämlich der, das Temperaturgefälle zwischen der Haut und der kalten Umgebung weniger steil zu gestalten und dafür zu sorgen, daß die Temperatur der der Haut anliegenden Schichten möglichst wenig von der Temperatur der Haut selbst abweichend sei, um eine Reizung der Temperaturnerven durch den Kältereiz zu vermeiden.

Nicht nur vor Wärmeverlust hat das Obdach zu schützen, sondern es soll auch vor Uebererwärmung bewahren. Bei niederer Temperatur vermindert das Haus den Wärmeverlust durch die Kleider und damit jenen des Körpers. Die ruhende Luftmasse des Hauses ist ein schlechter Wärmeleiter wie die Luft, die die Hohlräume der Kleidungsstoffe erfüllt. Die Mauern sind bessere Wärmeleiter, sind sie feucht und ist die Luft feucht, so ist die Wärmeleitung noch größer und der Wärmeverlust des Menschen bei sonst gleicher Temperatur bedeutender. Im nur zeitweilig geheizten Zimmer, dessen Mauern durchkühlt sind, wird dem Körper durch Leitungs- und Strahlungsverlust gleichfalls mehr Wärme entzogen. Aufenthalt in überhitzten Räumen führt zu ausgesprochener Verwöhnung — zu einer Abstumpfung der Promptheit der Wärmeregulation bei Temperaturwechsel.

Im dicht mit Menschen erfüllten Zimmer ist die Temperatur in der unmittelbaren Umgebung des Menschen keineswegs jener des Raumes gleich. Die von den Nachbarpersonen ausgestrahlte und abgeleitete Wärme umgibt den ganzen Menschenknäuel mit einer Hülle wesentlich erwärmter aber auch wasserdampfreicherer Luft. Wenn nicht für zureichende Ventilation gesorgt ist, wird dadurch die Gefahr einer Uebererwärmung ungleich näher gerückt. Es wird daher für den Wohnraum gerade so wie für die Luft des Winterrockes oder des Hemdes hinreichender Wechsel der Luft gefordert. Dieser kann übrigens sogar im Freien unzulänglich sein. Marschiert eine Truppe in enggeschlossener Formation bei großer Hitze und windstiller Luft, so führt sie eine eigene Atmosphäre wasserdampfreicher heißer Luft mit sich, die bei den in der Mitte der Formation Marschierenden die Gefahr des Hitzschlages viel näher rückt.

V. Die Wärmeregulation.

Mit dem Fortschritt zum höher stehenden Tier hat sich die Fähigkeit entwickelt, die Körper- und Protoplasmatemperatur auf einer bestimmten Höhe konstant zu erhalten. Es wird dadurch erreicht, daß das Tier in weiten Grenzen unabhängig von der Umgebungstemperatur jederzeit zu denselben Leistungen befähigt ist. Durch die Ausbildung dieser Eigenschaft hat das Zellprotoplasma der Homoiothermen (mit Ausnahme jenes der Winterschläfer) die Fähigkeit verloren ungeschützt bei Temperaturen, die nicht der Normaltemperatur sehr nahe liegen, auf die das Tier eingestellt ist, zu leben. Der Vorteil der Unabhängigkeit des Warmblüters von den Schwankungen der Temperatur des umgebenden Mediums, der durch die Ausbildung einer Regulation auf konstante Körpertemperatur erreicht ist, befähigt den Warmblüter, zu jeder Zeit der Nahrungsaufnahme nachzugehen und zur Abwehr der Feinde bereit zu sein, während der Kaltblüter bei niederer Umgebungstemperatur

zu träger Untätigkeit und Hilflosigkeit verurteilt ist und nur unzulängliche Einrichtungen besitzt, die ihn vor Uebererwärmung schützen (s. o.). Eine wertvolle Stütze findet die Annahme einer phyllogenetischen Entwickelung der Wärmeregulation in dem Verhalten der Monotremen, deren Körpertemperatur jener der Warmblüter nahesteht, aber noch innerhalb weiter Grenzen schwankt und mit der Umgebungstemperatur steigt und fällt.

Zur Einhaltung einer konstanten Höhe der Körpertemperatur stehen dem Homoiothermen dreierlei Möglichkeiten zu Gebote: 1. die Veränderung der Wärmeproduktion, 2. die Veränderung der Wärmeabgabe, 3. der künstliche Schutz, der den Verhältnissen angepaßt, vor Wärmeverlust oder Uebererwärmung bewahrt.

Man ist gewöhnt zu trennen zwischen chemischer und physikalischer Wärmeregulation und versteht unter ersterer jene Regulation, die durch eine Steigerung der Verbrennungsvorgänge gekennzeichnet ist, während man als physikalische Wärmeregulation die Veränderung der Wärmeabgabe durch die Haut und durch Wasserverdunstung zusammenfaßt.

Die Bezeichnung „chemische Regulation" bringt die Gefahr mit sich, daß übersehen werden kann, daß die ganze chemische Regulation, die in einer Aenderung des Stoffwechsels besteht, in ihrem Wesen — wenn nicht ausschließlich wie beim Menschen — auf Muskelaktion (Muskelspannung, Muskelzittern und grobe Muskelarbeit) beruht und daß eine chemische Regulation gegenüber Uebererwärmung nur insofern bestehen kann, als der gesamte Arbeitsstoffwechsel, der dem Grundumsatz superponiert ist, eingeschränkt werden kann, ohne daß jedoch eine Verminderung des Grundumsatzes selbst möglich ist. Die chemische Regulation beruht also auch hierbei ausschließlich auf einem Wegfall von Muskelumsatz. Weder drohender Wärmeverlust noch die Gefahr einer Uebererwärmung führt zum mindesten beim Menschen dem Hauptwesen nach zu einer chemischen Regulation des Stoffumsatzes in den Zellen, um durch die Veränderung der Wärmeproduktion in den Zellen, die Zell- und Körperwärme auf der erforderlichen Höhe zu halten, sondern es besteht die Regulation nur in einer Abstufung der Größe willkürlich gewollter oder reflektorisch erzwungener Muskelleistung, bei der als Nebenprodukt Wärme entsteht, die für die Regulation verwendet wird (s. oben S. 439 den Artikel „Wärmeproduktion"). Wird durch die Muskulatur nur innere und keine äußere Arbeit im Körper geleistet, so kann hierbei sogar die ganze aufgewendete potentielle Energie in Form von Wärme nutzbar gemacht werden. In diesem Sinne ist die Regulation der Wärmeproduktion beim Menschen wahrscheinlich aber auch beim Tiere als eine chemische Wärmeregulation aufzufassen, nicht aber in der Form, als würde Kälte an und für sich durch den Reiz der niederen Temperatur die Oxydationsvorgänge in den Zellen steigern.

1. Regulation der Produktion. Ueber die Einflüsse, welche die Größe der Wärmeproduktion zu verändern vermögen, wurde oben ausführlich gesprochen. Die Auslösung gesteigerter Wärmebildung ist zweifellos zu einem Teil auf das Gefühl der Kälte, das durch die Hautnerven übermittelt wird, zurückzuführen, keinesfalls ist dies aber das alleinige und ausschlaggebende Moment, das zum Eintritt einer regulatorischen Produktionssteigerung Anlaß gibt. Das Kühlwerden der Haut im Bade oder bei einem in kühler Umgebung Arbeitenden gibt an und für sich noch nicht zum Frösteln und zum Bestreben durch Muskeltätigkeit mehr Wärme zu schaffen Anlaß. Auch kann man stundenlang im kühlen Raum bei angestrengter geistiger Arbeit fast bewegungslos sitzen, ohne durch das allmähliche Durchkühlen der Haut zum Zittern und Frösteln veranlaßt zu sein. Erst wenn der nicht Abgehärtete dem kalten Bade entsteigt oder wenn das körperwarme Blut nach Beendigung der geistigen Arbeit bei den ersten Bewegungen in die sich nun erweiternden Gefäße der durchkühlten Haut einströmt, kommt das Kältegefühl und damit das Bestreben, durch Muskelarbeit Wärme zu produzieren, zustande. Dasselbe lehrt der Versuch über die Größe der Verbrennung bei absoluter Körperruhe. In diesem beginnt der Gaswechsel unter dem Einflusse reflektorisch erzwungener Muskelleistung meist erst dann zu steigen, wenn die Körpertemperatur im Rektum gemessen absinkt. Es ist demnach die Temperatur des Blutes, das das Körperinnere durchströmt eine Hauptursache für die Auslösung der reflektorischen Mehrproduktion von Wärme, während die Erregung der Temperaturnerven der Haut mehr zur willkürlich erhöhten Muskeltätigkeit Anlaß geben dürfte, sicherlich ist dies aber individuell verschieden. Jedenfalls ist die Regulation durch vermehrte Produktion eine außerordentlich präzise, wenn auch keine prompt und plötzlich einsetzende. Letzteres mag seinen Vorteil darin haben, daß der Körper durch das langsame Ansprechen der Produktion auf Wärmeentziehungen vor unnützen Umsatzsteigerungen bei rasch vorübergehendem örtlichem Wärmeverlust geschützt ist. Die Wärmewerte, die durch die Produktionssteigerung erzielt werden, sind recht bedeutende, es ergibt sich dies z. B. aus einem von Rubners Versuchen, in dem der Umsatz bei niederer Temperatur doppelt so hoch gefunden worden ist als bei hoher. Zahlreiche Versuche Pflügers und anderer Autoren besagen ebenfalls ganz eindeutig, daß die Umsatzsteigerung mit dem Sinken der Umgebungstemperatur wächst, hierbei handelt es sich teils um willkürliche, teils um unwillkürliche Mehrproduktion.

Mäuse laufen bei niederer Temperatur im Käfig lebhafter herum, der Hund zeigt größere Unruhe als in behaglicher Wärme, beim Menschen

drückt sich der Bewegungstrieb in einem Schlagen und Reiben der Hände aus, oder in lebhaftem Hin- und Hergehen und sonstiger verschiedenartigster Muskeltätigkeit. Reflektorisch und dem Willen entzogen stellt sich Muskelspannung „Gänsehaut“ und ganz besonders das Muskelzittern ein. Da die Ausgaben für die Mehrarbeit gedeckt werden müssen, ist das kalorische Erfordernis an Nahrung größer und dadurch das Kostmaß für Mensch und Tier in kalter Umgebung erhöht, wenn nicht durch die zu leistende Tagesaufgabe so viel Muskelarbeit ohnedies geschafft werden muß, daß der dabei auftretende Ueberschuß an Wärme zur Deckung des Wärmebedarfs hinreicht. Da das Verzehren der Nahrung mit Wärmeproduktion verbunden ist und durch die Verdauungsarbeit innerlich Kalorien dem Körper zur Verfügung gestellt werden, fühlt sich der Mensch nach Nahrungsaufnahme in kalter Umgebung behaglicher. Dem Hungernden fehlt diese Wärmequelle, ihm fehlt auch das Plus an Umsetzungen, das nach reichlicher Eiweißnahrung eintritt und darum frösteln hungernde oder unterernährte arme Leute, deren Nahrung sehr eiweißarm ist, leichter, sie scheinen uns viel kälteempfindlicher, denn sie müssen durch Muskelzittern erst jene Kalorien erzeugen, die dem Wohlgenährten eventuell im Ueberschuß zur Verfügung stehen.

Die oft erwähnte Angabe, daß bei niederer Temperatur speziell Fett wegen seines hohen Brennwertes als Nahrungsmittel gewählt werden, im warmen Klima aber vermieden werden soll, hat keine allgemeine Gültigkeit. Die zweckmäßigste Wahl der Kost ist nicht dadurch gegeben, daß durch sie die Regulation der Wärmeproduktion unterstützt werden könnte, denn eine Trennung in speziell wärmespendende und speziell arbeitliefernde Stoffe kennen wir heute nicht mehr. Die Wahl der Kost hängt daher nicht vom Klima, sondern wie die Untersuchungen in verschiedenen Klimaten ergeben haben, von den sozialen Verhältnissen, der Geschmacksrichtung und der Möglichkeit der Beschaffung ab. Wenn ein Nahrungsmittel auch jetzt noch ganz besonders zum Zwecke rascher und vermehrter Wärmeproduktion bevorzugt wird, so ist dies der Alkohol. Die Annahme, daß Alkohol jedoch ein besonders wertvoller Wärmespender sei, ist irrig. Wohl täuscht die Erweiterung der Hautgefäße, die im Gefolge der Alkoholwirkung eintritt, durch eine bessere Durchwärmung der Haut ein gesteigertes Wärmegefühl vor, es steigert sich dadurch aber nur der Wärmeverlust, ohne die Wärmeproduktion zu heben, denn es ändert sich die Größe der Verbrennungsvorgänge nicht, oder nur ganz unbedeutend, wenn Alkohol andere Stoffe im Stoffwechsel verdrängt. Durch seine Wirkung auf die nervösen Organe hemmt der Alkohol aber den Eintritt produktiver Regulation, es wird das Muskelzittern hintangehalten, der Wille zur Ausführung willkürlicher Muskelaktion geschwächt und dadurch die Gefahr eines Wärmeverlustes, der zum Sinken der Körpertemperatur führt, ganz wesentlich gesteigert. Immerhin muß aber auch eingeräumt werden, daß bei der Schnelligkeit, mit der Alkohol resorbiert wird und zur Verbrennung gelangt, so besonders beim Mangel anderer Nahrungsmittel, dem Körper durch den Alkohol rascher Kalorien für produktive Regulation zur Verfügung gestellt werden können, als durch ein anderes Nahrungsmittel.

Wenn auch nicht als Wärmeproduktion aufzufassen, so doch als positiver Wert in die Wärmebilanz einzustellen sind jene Kalorien, die durch warme Flüssigkeit dem Körper zugeführt werden. Hierbei kann es sich jedoch kaum um die wirkliche Wärmemenge handeln, die dem Körper zugute kommt, denn selbst in zwei Tellern heißer Suppe erhält der Körper kaum mehr als 10 Kalorien und doch ist die Wärmewirkung eine ganz andere als jene bei Verzehr eines halben Stückchens Würfelzucker. Ebenso, wie bei heißem Grog und „Glühwein“ wirkt wohl die Zufuhr warmer Nahrung, auf die Weite der Blutgefäße in der Haut und anregend auf den Tonus der Muskulatur (s. o.) und führt dadurch zu gesteigerter Erwärmung der Haut und gesteigerter Wärmeproduktion, für die der schnell resorbierbare Alkohol und der Zucker des Grogs, oder das bereits vorgewärmte und auf Verdaungstemperatur gebrachte, gequollene Kohlehydrat der Suppe rasch zur Verfügung gestellt werden kann. Eine in neuester Zeit erschlossene Möglichkeit, dem frierenden Körper rasch Kalorien zuführen zu können und eventuell auch den Abbau von Stoffen zum Zwecke der Ausgaben für Wärmeproduktion bei erforderlicher Regulation hintanzuhalten, ist die Zufuhr von Wärme durch Hochfrequenzströme, die im Körper, ohne die leiseste sonstige Empfindung, auszulösen in Wärme umgewandelt werden (Diathermie).

Auch durch Verminderung der Produktion kann reguliert werden, dies jedoch, wie erwähnt, nur insoweit, als die Höhe der Produktion dabei auf den Wert des Grundumsatzes gedrückt wird. Das Bestreben, in heißer wasserdampfgesättigter Luft die Muskeltätigkeit möglichst einzuschränken, die Trägheit und mangelnde Arbeitslust im heißen Klima bei den nicht Gewöhnten sind der Ausdruck des Bestrebens, die Größe der Produktion so weit als möglich zu drücken und dadurch die Regulation der Abgabe zu unterstützen.

2. Die Regulation der Wärmeabgabe. Würde die Wärmeabgabe bei einem Menschen vollkommen verhindert werden, so würde selbst der ruhende Mensch pro Minute je eine Kalorie zur Erwärmung des Körpers verwenden, also bei einer mittleren spezifischen Wärme der Leibessubstanz von 0,83 je 1,2 kg um 1° C erwärmen. Demnach müßte die Temperatur eines 72 kg schweren Mannes ohne Wärmeverlust pro Stunde sich um rund 2° C erhöhen. Diese Wärmemenge muß also zum allermindesten abgegeben werden, sei nun die Körpertemperatur hoch oder niedrig, da der Körper nicht über die Fähigkeit verfügt, seinen Grundumsatz einzuschränken. Der Mensch (und analog das warmblütige Tier) ist gegen Uebererwärmung viel weniger geschützt als gegen Wärmeentziehung, die mit einer auf ein Vielfaches gesteigerte Wärmeproduktion beantwortet werden kann.

Während ein Mensch in einer weit unter

Null Grad warmen Luft eventuell sogar nackt noch ziemlich lange verweilen kann, wenn er die Gelegenheit hat, hinreichend kräftig Muskelarbeit zu leisten und auch in Wasser von 7° C ohne Gefährdung der Gesundheit zu schwimmen vermag, also Temperaturen die 30 bis 40 unter seiner Körperwärme sogar schutzlos verträgt, genügt die Erwärmung des Wassers eines Bades auf Körpertemperatur, um bereits eine Erhöhung der Körperwärme um 1° C nach einem einstündigen Aufenthalt herbeizuführen und in einem Bade von 45° C. ist selbst ein Aufenthalt von wenigen Minuten mit Lebensgefahr verbunden.

Die Wärmeregulation behufs Abgabe vollzieht sich in zweierlei Weise: 1. durch die Regulation der Wärmeabgabe durch die Atmung und 2. durch Beeinflussung der Wärmeabgabe durch die Haut.

1. Durch die Atmung kann der Wärmeverlust insofern reguliert werden, als von der Lunge und den Schleimhäuten beträchtliche Mengen Wasser abdunsten, was z. B. besonders für den Hund, der keine Schweißdrüsen besitzt, von großer Bedeutung ist. Eine Luft, die kühler als die Temperatur des Körpers oder wasserdampfärmer als die Ausatmungsluft ist, entzieht dem Körper Wärme, indem sie annähernd auf Körpertemperatur erwärmt und mit Wasserdampf gesättigt wird (Galeotti, Loewy 1913). Zur Vermehrung der Wasserdampfabgabe sperrt der Hund das Maul weit auf, hängt die Zunge heraus, seine Atmung wird „hachelnd" und in kurzen, raschen, oberflächlichen Atemzügen sorgt er für möglichst schnellen Luftwechsel. Man kann bei Hunden, die man in heißes Wasser steckt, eine Erhöhung der Atemfrequenz auf 170 Atemzüge pro Minute beobachten. Nach Abkühlung des Tieres verschwindet die Polypnoe sofort wieder. Behindert man die Wasserverdunstung von der Maulhöhle dadurch, daß man das Tier tracheotomiert, so tritt bei diesem sehr leicht Ueberhitzung ein (Zuntz).

Nach Exner und Yoshimura vermag die Lunge auch kühlend auf das Herz zu wirken. Als arbeitendes Organ erwärmt sich das Herz, die von ihm gebildete Wärme wird nach den erwähnten Versuchen zu ungefähr einem Zehntel von der Lunge abgeführt (s. o.).

Die Erscheinug der Beschleunigung der Atmung und der Vergrößerung des pro Minute geatmeten Volums wird nicht nur beim Hund beobachtet, sondern genau so auch beim Menschen. Sie wird als thermische Polypnoe bezeichnet und tritt nicht nur bei beginnendem Steigen der Körpertemperatur, sondern auch bei Erwärmung des Carotidenblutes auf (Fick und Goldstein 1872, Kahn). Der Reiz der Temperatur des übererwärmten Blutes superponiert sich auf die chemischen Reize, die das Atemzentrum treffen und kann, solange diese noch nicht hinreichend mächtig sind, ausschlaggebend für den Charakter der Atmung sein. Bei intensiver chemischer Reizung (Kohlensäuredyspnoe) verliert der thermische Reiz seine Wirksamkeit. Wirksamer Reiz ist jedenfalls die Bluttemperatur, denn wenn man ein Tier in warmes Wasser taucht und so Polypnoe auslöst, verschwindet diese wieder, wenn der Kopf und der Hals des Tieres abgekühlt wird (Athanasiu und Carvallo). Ob die Wärmepolypnoe auch durch thermische Reizung der Hautnervenenden ausgelöst werden kann, scheint fraglich, denn gegenüber dem Gesagten ist der Befund, daß intensive Wärmebestrahlung der Haut Wärmepolypnoe erzeugt, sowie daß beim Kaninchen erhöhte Ventilation ausgelöst werden kann, wenn das Ohr in heißes Wasser getaucht wird, noch keineswegs beweisend für eine solche Annahme.

Im Anschlusse an die Wirkung erhöhter Temperatur auf die Atmung sei auch erwähnt, daß die Wirkung erhöhter Temperatur auf das Herz gleichfalls im Sinne einer Regulation der Wärmeabgabe wirken kann, wenn auch anzunehmen ist, daß die Veränderung der Schlagfrequenz des Herzens bei höherer Temperatur nicht primär zum Zwecke einer Unterstützung der Wärmeregulation ausgelöst wird. Ist mit der Beschleunigung der Herzschlagfrequenz auch eine Vermehrung der Blutmenge, die von diesem ausgeworfen wird, verbunden, so kann dies sowohl infolge der intensiveren Durchblutung der Lunge, wie auch wegen des rascheren Blutwechsels in der Haut und reichlicherer Blutversorgung der Schweißdrüsen zu einer Begünstigung der Wärmeabgabe führen; in gleicher Weise wird Verlangsamung der Herzschlagzahl in der Kälte und Verminderung des Blutwechsels in der gekühlten Haut die Wärmesperrung erleichtern.

Bei den Vögeln haben die Luftsäcke eine gewisse Bedeutung für die Wärmeregulation. Nach Victorow führt Tetanus der Flugmuskeln, der sonst zu keiner Temperatursteigerung Anlaß gibt, bei dem der Wirkung der Luftsäcke beraubten Vogel zu Temperatursteigerung.

Die Wärmeregulation durch die Haut. Für den Vorgang der Wärmeabgabe durch die Haut kommen hauptsächlich zwei Momente in Betracht. Erstens die Regulation der Wärmeabgabe von der Haut durch Veränderung der Wärmeleitung und Strahlung infolge veränderter Weite der Blutgefäße und zweitens die Wärmeabgabe durch das Verdunsten von Schweiß. Beide Vorgänge ergänzen sich und sind innig miteinander verknüpft.

Da der Stoffwechsel der Haut selbst außerordentlich gering ist, kommt für die Wärmeabgabe durch diese außer der Blutwärme nur die von den Muskeln zugeleitete Wärme in Betracht, deren Abströmen jedoch durch das im Unterhautzellgewebe eingelagerte Fettpolster wesentlich behindert ist.

Betrachtet man einen Menschen in heißer

Umgebung, so ist seine Haut gerötet, gedunsen, bluterfüllt und feucht. In kalter Luft ist das Aussehen ein ganz verschiedenes. Entweder ist die Haut ebenfalls rot, oder ihre Farbe zeigt fahle Blässe, sie fühlt sich kalt an, endlich im dritten Falle ist sie bläulich cyanotisch mit blaßgelbem Unterton. Schon der erste Anblick lehrt, daß diese Unterschiede durch ein verschiedenes Verhalten der Blutzirkulation in der Haut bedingt sein müssen.

Die Haut ist reichlich von Kapillaren durchsetzt, deren Maschen bis knapp unter das Plattenepithel vordringen. Fließt reichlich Blut durch diese Maschen, so erscheint uns die Haut rot, sind die Schweißdrüsengefäße gleichfalls reich durchblutet und im Zustande der Tätigkeit, wird die rote Haut den Eindruck von Gedunsensein machen und feucht aussehen.

Sowohl die Kapillaren der Haut (Steinach) wie die zuführenden Arterien, wahrscheinlich auch die Venen sind kontraktil und stehen unter dem Einflusse der vasomotorischen Nerven. Außerdem besitzen aber die glatten Muskelfasern wie die Zellen der Kapillaren die Fähigkeit, sich auf Reize, welche sie direkt treffen, zusammenzuziehen, und so die Blutversorgung der Haut zu verändern, auch ohne daß ihnen eine Erregung durch Nerven zugeleitet werden müßte (Lewaschew, Bernstein u. a.).

Die Bedeutung dieser Eigenschaft als regulatorische Einrichtung ist schon längst bekannt, so beschreibt z. B. Currie (1801) in seinem Werke über die Wirkungen des kalten und warmen Wassers, daß die Kälteempfindung der Haut einen Nervenreiz vorstellt, der Anlaß zu Veränderungen in der Haut gibt und als Ursache für das Einhalten der gleichmäßigen Körpertemperatur anzusehen ist. Diese Anschauung hat durch die gründlichen Studien Bergmanns (1845) eine wesentliche Stütze erfahren, der den Schwerpunkt der Wärmeregulation in die Haut verlegte. Seither ist in einer Summe von Untersuchungen, besonders von Murri, Winternitz u. a. der Regulationsvorgang in der Haut genauer studiert worden und insbesondere auf die Wechselbeziehungen zwischen der Hauttemperatur und der Temperatur der Muskeln und der Temperatur im Körperinnern hingewiesen worden. Der fundamentalen Beobachtungen von Speck, Senator, Loewy und Johansson, durch die erwiesen wurde, daß dann, wenn Muskelaktion ausgeschaltet ist, beim Menschen unter dem Einflusse von Abkühlung die Wärmeregulation ausschließlich durch die Regulation in der Haut erfolgt, wurde bereits oben gedacht. Schaltet man die Hautregulation durch Lähmung der Hautgefäße, so z. B. durch Firnissen (bei manchen Tieren), aus, so kühlen die Tiere trotz fortdauernder, unbehinderter Wärmeproduktion immer mehr ab und gehen durch Wärmeverlust zugrunde. Welche Bedeutung der Haut für die Größe des Wärmeverlustes zukommt, sieht man auch, wenn man durch Esmarchbinden das Einströmen des Blutes in die Extremitäten verhindert. Es sinkt dann, wie kalorimetrische Messungen zeigten, der Wärmeverlust so, daß man dann, wenn man berechnet, wie groß die Wärmeverluste wären, wenn die ganze Wärmeabgabe durch die Haut verhindert werden könnte, findet, daß nur mehr 13 % von der Gesamtwärmeabgabe erübrigen würden. Im Gegensatz hierzu müßte möglichste Erweiterung der Hautgefäße bei Zimmertemperatur beim Unbekleideten zu unaufhaltsamem Sinken der Körperwärme führen.

Die Fähigkeit, den Wärmeverlust durch die Haut zu regulieren, ist keineswegs bei allen Menschen gleich ausgebildet. Als Ursache hierfür muß man zum Teil eine ungenügend kräftige Ausbildung der Muskulatur der Gefäße, zum Teil unzulängliche Uebung der vorhandenen Muskulatur und eine verschiedene Erregbarkeit der Temperaturnerven wie Unterschiede in der Art der ablaufenden Reflexe ansehen.

Badet man kräftige Hunde wiederholt bei sehr niederen Temperaturen, so sieht man, daß der Wärmeverlust, den diese anfänglich aufweisen und der sich in einem Sinken der Körpertemperatur um mehrere Grade ausdrückt, bei wiederholten Bädern immer geringer wird. Schließlich bleibt bei gleicher Badedauer und unveränderter Temperatur des Badewassers die Körpertemperatur konstant (Nasaroff). Die Tiere haben also gelernt, der Wärmeentziehung gegenüber besser zu regulieren. Aehnliches beobachtet man beim Menschen. Leute, die ihre Haut wiederholt großen Temperaturdifferenzen aussetzen sind gegen Wärmeverlust und gegen einen Wechsel der Umgebungstemperatur viel weniger empfindlich als Verwöhnte. Der Vorgang, um den es sich dabei handelt, kann, nach der Aussage des Tierexperimentes nicht auf einer Anpassung der Wärmeproduktion, sondern auf einem kräftigen prompten Funktionieren der Wärmesperrung, also auf mechanische Regulation beruhen, da die Wärmeproduktion im angepaßten Tier gegenüber jener im Beginne des Versuches nicht gesteigert ist (Durig und Lode).

Die alte Erfahrung, daß ein „Turnen der Hautmuskeln" zu besserer Wärmesperrung befähigt, und daß derartig abgehärtete Leute viel weniger unter den Folgen von Störungen der Wärmeregulation zu leiden haben, bildet eine Bestätigung des erwähnten Befundes. Der Mechanismus, um den es sich bei dieser Gewöhnung handelt, dürfte darauf beruhen, daß sich sowohl die Kapillarzellen wie die glatten Muskeln der Gefäße auf den Kältereiz hin rascher, ausgiebiger und anhaltender kontrahieren, es ist aber auch möglich, daß der intensive Kältereiz, der zugleich auch als Schmerzreiz wirkt, beim ungewöhnten Tier zu einer Erweiterung der Hautgefäße führt, während beim gewöhnten wohl der Kältereiz aber nicht mehr der Schmerzreiz mit seiner unzweckmäßigen Folge der Erweiterung zur Geltung kommt.

Das vollkommen verschiedene Aussehen an Kälte gewöhnter und nicht frierender Leute gegenüber fröstelnden kann dadurch erklärt werden, daß der Gewöhnte durch energische Wärmeproduktion dem Wärmeverlust entgegenarbeitet. Beim Sportsmann, der im Freien

tätig ist, beim Schlittschuhläufer und Holzhauer, bei lebhaften Kindern wird mehr Wärme produziert als dem Bedarf entspricht, so daß die Haut rot ist und von normalwarmem oder eventuell sogar überwarmen Blut durchflossen wird, weshalb auf Wärmeabgabe, nicht auf Sperrung reguliert wird. Die Haut solcher Leute ist auch bei großer Kälte warm und feucht, ja es kann auch zum Schweißausbruch wie in warmer Umgebung kommen. Diese Form arterieller Hyperämie muß getrennt werden von jener Rötung, der man bei intensiver Kälte begegnet, wenn keine ausgesprochene Ueberproduktion von Wärme vorliegt, so z. B. im kalten Bade von 8° C (Lefever, Winternitz u. a.). Da diese Röte meist mit ausgesprochen unangenehmer oft schmerzhafter Kälteempfindung der betreffenden Stellen verbunden ist, so kann als deren Ursache der Einfluß des Kältereizes, der als Schmerzreiz auf die Nerven wirkt, angenommen werden. Die so durchkältete Haut ist kalt und rot. Auch bei der Abkühlung abgehärteter Menschen im kalten Bade findet sich primär nicht Blässe und Wärmesperrung, sondern Rötung der Haut, auch hierbei dürfte der intensive Reiz zur Erweiterung der Hautgefäße Anlaß geben, die bestehen bleiben kann, da der Abgehärtete durch gesteigerten Muskeltonus und durch kräftige Muskelarbeit so viel Wärme produziert, daß die Körpertemperatur konstant bleibt. Daß dem so ist, besagt die Tatsache, daß der Abgehärtete nach andauerndem kaltem Bade gesteigerte Körpertemperatur, der Ungewöhnte und blaß fröstelnde erniedrigte Körpertemperatur aufweist (Winternitz). Wie unter der Reizwirkung intensiver Belichtung und durch verschiedene Schmerzreize Erweiterung der Blutgefäße und Beschleunigung des Blutstromes auftritt (Heidenhain) und wie bei heftigen Reizen überhaupt die Wirkung der Vesodilataorten jene der Vasokonstriktoren überwindet, so werden auch jene Hautstellen, die am wenigsten vor Abkühlung geschützt sind, weil sie exponiert liegen und durch darunter liegende Muskel- und Fettschichten nicht gewärmt werden, am meisten vom Kältereiz getroffen und mit Gefäßerweiterung reagieren, so z. B. die Ohren und die Nase. Bei nicht so intensiver andauernder Kältewirkung tritt allgemeine Blässe und bläuliche Marmorierung der Haut auf, ohne daß man ein Rotwerden beobachten würde, dies ist die Farbe des Fröstelnden bei dem sich zur Unterstützung unzulänglicher Wärmesperrung ausgesprochene reflektorische Wärmeproduktion (Zittern und Gänsehaut) ausgebildet hat. Ist die Kältewirkung derart, daß es zum Sinken der Körpertemperatur und zur Abkühlung tieferer Hautschichten kommt, so tritt ein Blauwerden der Haut auf, das den Eindruck der venösen Stauung erweckt. Der Mechanismus des Blauwerdens kann so gedeutet werden, daß es bei mäßiger Intensität der Abkühlung zum Blaßwerden der Haut durch Verengerung der Kapillaren kommt, größere Kälte führt wieder zur Erweiterung und weitere Durchkühlung hat nun eine Verengerung tiefergelegener Venen zur Folge, was zu reichlichem Zuströmen zu einer Verlangsamung des Abströmens und Stauungserscheinungen in der Haut Anlaß gibt.

Es ist die Frage aufgeworfen worden, ob nicht eine Lähmung der Gefäßmuskulatur die Ursache für das Auftreten des Blau- und Rotwerdens der stark abgekühlten Haut sein könnte. Gegen eine solche Annahme spricht die Tatsache, daß auch unter intensiver Abkühlung erweiterte Gefäße auf Reize hin noch zur Kontraktion zu bringen sind, ja sogar dauernder Kältereiz, der zur Rotfärbung der Haut Anlaß gibt, kann bei längerer Wirkung unter Umständen folgendes Blaßwerden der Haut auslösen. Die erste Wirkung der Kälte, die das Blaßwerden zur Folge hat, führt ein Kollabieren der Venen herbei und hierdurch bei gleichzeitig verengten Arterien und Kapillaren ein leichteres Abströmen des Blutes aus der Haut (Blässe). Intensivere Abkühlung hat Verengerung der abführenden Venen bis zur Unsichtbarkeit zur Folge und erzeugt dadurch ein Steigen des Druckes in den Kapillaren (Hough und Ballantyne). Eine solche Erschwerung der Blutabfuhr bewirkt dann, wenn unter dem Einflusse des intensiven Kältereizes die Kapillaren und kleinen Hautgefäße sich erweitern, die hyperämische Rötung, insolange durch den herrschenden Blutdruck der Widerstand in den Venen überwunden wird, oder es folgt dann, wenn dies nicht mehr der Fall ist, mehr oder minder ausgeprägte Stase in den Hautgefäßen. Diese drückt sich in der livid blauen Verfärbung der Haut aus oder führt bei großer Intensität und längerer Dauer zur Nekrose, wie sie bei „Erfrierungen" zustande kommt, ohne daß hierbei die Temperatur der Haut jemals nur annähernd auf 0° gesunken zu sein braucht. Es fordert die Erklärung der Vorgänge in der Haut bei intensiver Abkühlung, daher keineswegs die Annahme einer Lähmung der Gefäßmuskulatur.

Zwischen der Weite der Blutgefäße in der Haut und der Blutmenge, welche in der Haut zirkuliert, besteht gegenüber den Gefäßen in den Muskeln und im Körperinneren in mancher Hinsicht ein Wechselverhältnis.

Bei gut regulierender Haut kühlt nur die Hautoberfläche ab, die Temperaturerniedrigung rückt nur ganz wenig in die Tiefe. In den oberflächlichen Schichten der Haut stellt sich die Senkung der Temperatur sofort ein, tiefe Schichten kühlen aber erst bei andauernder und intensiver Wärmeentziehung ab. So fand Murri, daß ein hinter das Präputium gebrachtes Thermometer im kalten Bade fast sofort um 8—10° C sinkt, die tieferen Schichten der Haut bleiben dabei in der Temperatur unverändert und im Körperinnern steigt sogar vielfach zugleich die Körperwärme durch die Menge Blut, die unter gleichzeitiger Verminderung des Wärmeverlustes durch die Haut und Wärmesperrung aus der Peripherie verdrängt in die Gefäße der Eingeweide eingeströmt ist. Strömt nun, nach Beendigung der Wärmeentwicklung das warme Blut aus dem Innern in die Hautgefäße und in die durchkühlte Haut, so erwärmt sich diese, während sich das Blut abkühlt und die Körpertemperatur in den Körperhöhlen sinkt. Mit einem gewissen Recht sprach Winternitz dieses nachträgliche Sinken der Körpertemperatur als Maß für die Größe der Wärmeentziehung an. Soll beim Fiebernden daher ein Sinken der Körpertemperatur durch ein mäßig kühles Bad ausgelöst werden, so ist dies am ausgiebigsten durch Frottieren der Haut im Bade zu erzielen, weil durch den Reiz der Abreibung die Hautgefäße

erweitert werden und nun viel mehr Wärme abgegeben wird, als bei der Einwirkung derselben Temperatur des Badewassers allein.

Allerdings ist der Antagonismus zwischen den Gefäßen im Körperinnern und an der Peripherie kein vollständiger, denn es verändert sich z. B. in der Niere, den Drüsen, der Bauchhöhle und den Geschlechtsorganen die Weite der Blutgefäße ganz unabhängig von der Weite der Eingeweidegefäße, immerhin ist aber der Querschnitt der Strombahn der Eingeweidegefäße ein so gewaltiger, daß demgegenüber die Frage nach dem Verhalten der Blutfülle in den genannten Organen wohl nur nebensächlich in Betracht kommt. Anders liegen die Verhältnisse gegenüber den Muskelgefäßen.

Die Temperatur des quergestreiften Muskels und die Wärmeproduktion in diesem ist das mächtigste Mittel zur Konstanthaltung der Körperwärme bei starken Wärmeentziehungen. Sie schützt aber auch im Vereine mit dem Fettgewebe das übrige Gewebe vor der Wirkung der niedrigen Temperatur der durchkühlten Haut. Die Gefäße des tätigen Muskels sind erweitert, auch erweitern sich die Blutbahnen im Muskel, wenn es durch Reflexwirkung zur Verengerung der Hautgefäße kommt. Es stellen somit auch die Muskelgefäße ebenso wie jene im Körperinneren Reservoire für die Aufnahme des aus den Hautgefäßen verdrängten Blutes vor, und zwar besonders zweckmäßig in ihrer Art, weil hier die Blutfülle gerade an dem Ort der Wärmebildung geschaffen wird. Allzu hoch darf man die Blutfülle der Muskeln bei der Abkühlung jedoch nicht veranschlagen, da die plethysmographische Untersuchung eine Verminderung des Gesamtvolums einer abgekühlten Extremität anzeigt (Amitin 1897), und zwar von allen Temperaturen an, die unter 31° C gelegen sind. Wichtig scheint die Tatsache, daß in dem ganzen Bilde der Regulation, das kombiniert ist aus nervösen reflektorischen Wirkungen, rein zentralen und rein peripheren Vorgängen der Regulationserfolg je nach dem Ueberwiegen einer dieser Komponenten ein sehr wechselnder sein kann. So beobachtet man Menschen, die auf Hitzewirkung und auf Ueberproduktion von Kalorien bei Muskelarbeit, ganz besonders bei Ueberanstrengungen mit fahler Blässe des Gesichtes reagieren (Winternitz), auch beobachtet man, daß bei lokaler Abkühlung oder lokaler Erwärmung gegensätzlich in der nächsten Umgebung der betroffenen Stelle Temperaturzunahme bezw. Temperaturabnahme eintritt, und merkwürdigerweise führen kalte Klysmen zu blasser Gesichtsfarbe, während man doch erwarten möchte, daß gerade das Gegenteil eintritt und durch Verdrängung des Blutes aus dem Körperinneren Hauthyperämie eintreten müßte (Winternitz). Ueber die Beziehung des Nervensystems zur Regulation der Wärmeabgabe s. unten.

2. Wie im voranstehenden dargetan, spielt die Weite der Blutgefäße eine wichtige Rolle bei der Verminderung des Wärmeverlustes. Gegen eine Ueberproduktion von Wärme vermag eine reichere Durchblutung der Haut mit dem körperwarmen Blut und maximale Erweiterung der Blutgefäße nur bis zu einem gewissen Grade zu schützen. Ist die Umgebungstemperatur so hoch oder höher als die Körpertemperatur, so fällt die Möglichkeit, die Uebererwärmung durch die Regelung der Wärmeabgabe auf dem Wege der Blutgefäße der Haut zu verhindern vollkommen weg. Im heißen Bade schützen auch vollkommen erweiterte Hautgefäße nicht mehr vor stetem Steigen der Körpertemperatur. Aber auch bei der Arbeit, bei der die Größe des Umsatzes und der Kalorienproduktion auf ein Vielfaches des Grundumsatzes ansteigt, ist die bisher besprochene Form der Wärmeregulation unzulänglich. Es tritt daher als unterstützendes Moment die Wärmeentziehung durch Wasserverdunstung hinzu.

Während ein normaler Mensch durch die Verdampfung des Schweißes in einem Zimmer, dessen Luft auf 30° bis 38° C erwärmt ist, seine Körpertemperatur noch ganz gut konstant zu erhalten vermag, steigt bei Ausschaltung der Schweißsekretion die Körpertemperatur an. So wurde z. B. von Linser und Schmidt an einem Fall von Ichthyosis (einer Hautveränderung, bei der die Wirkung der Schweißdrüsen aufgehoben ist) eine Erhöhung der Körpertemperatur auf 39,2°C beobachtet. Die Mengen von Schweiß und damit die Wärmemengen, die dem Körper durch Verdunstung entzogen werden können, sind ganz gewaltige, so daß vom Menschen, sofern die Schweißsekretion ungestört ist und hinreichend Flüssigkeit zugeführt wird, um ausgiebige Schweißsekretion zu ermöglichen, noch sehr hohe Außentemperaturen ohne Schädigung vertragen werden. Schnitter in Pensylvanien sollen während der Erntezeit 12 l Schweiß pro Tag verlieren. Dies würde einem Wärmeverlust durch Wasserverdunstung allein von 6480 Kal. (0,539 Kal. pro 1g) entsprechen, also den ganzen kalorischen Tagesumsatz eines angestrengt arbeitenden Mannes, der mit rund 6000 Kal. pro Tag anzusetzen ist, noch beträchtlich übertreffen. Dies spricht dafür, was auch die tägliche Erfahrung lehrt, daß bei Uebererwärmung die Schweißproduktion über das Ziel schießt. Es tropft nicht nur beträchtlich viel Schweiß ab, ohne daß dieser verdunstet und Wärme entzieht, sondern es vermag bei angestrengter Arbeit selbst in unserem Klima die Wärmeproduktion mit der Wärmeabgabe nicht gleichen Schritt zu halten, denn es erfolgt dabei die Verdunstung langsamer als dies nach der Produktion gefordert wäre, weshalb ein Steigen der Körpertemperatur eintritt. Dieses erhöht das Regulationsbestreben des Körpers und gibt zu neuerlicher Schweißsekretion Anlaß, obwohl der noch vorhandene Schweiß nicht hinreichend Zeit fand auch nur halbwegs vollkommen zu verdampfen. Ist die Luft trocken, so verdunstet der Schweiß schneller. Hierdurch ist es erklärlich, daß ein Bäckermädchen, das in einen Backofen gesperrt wurde, dessen Temperatur 132°C betrug, nach 5 Minuten langem Aufenthalt aus demselben noch wohlerhalten zutage gefördert wurde und daß Blagden bei Selbstversuchen 20 Minuten mit nacktem Körper eine Temperatur von 120° C auszuhalten vermochte, während gleichzeitig in dem Raum eingebrachte Eier hart gekocht waren. In den Kesselräumen der Dampfer, die die tropischen

Meere durchfahren, sind Temperaturen von 45 bis 50° C beobachtet worden und dennoch vermögen die Heizer noch schwere körperliche Arbeit zu leisten. Eine Grundbedingung ist dabei, daß die Luft möglichst trocken gehalten und stets erneuert werde, damit diese imstande sei, viel und rasch Wasserdampf aufzunehmen. Steigt der Feuchtigkeitsgehalt der Luft und nähert sich insbesondere die Temperatur relativ feuchter Luft, jener der Körpertemperatur, so tritt Unbehagen auf, weil die Unterstützung der Wärmeregulation durch die Wasserverdunstung sehr herabgesetzt ist. Warmes Wetter bei wasserdampfgesättigter Luft vor einem Gewitter wird um vieles schwüler und unangenehmer empfunden, als eine Luft wesentlich höherer Temperatur, wenn sie nur trocken ist. Schon beim Bau des Gotthardtunnels führte die hohe Gesteinswärme bei ungenügender Ventilation der Stollen dazu, daß die Arbeiten erst dann ihren ungestörten Fortgang nehmen konnten, als den Arbeitern durch mächtige Ventilationsanlagen trockene und kühlere Luft zugeführt wurde. Dieselben Erfahrungen wurden wieder beim Bau des Simplontunnels gemacht, bei dem die Gesteinswärme auf 56° C stieg und außerdem viele heiße Quellen angeschnitten wurden. Trotz sorgfältig getroffener Vorrichtungen für die Abkühlung und Lufterneuerung mußte dort aber immer noch in sehr feuchter Luft bei Temperaturen von 32° C gearbeitet werden, wobei die Leistungen der Arbeiter allerdings schon stark gegenüber jenen in Stollen von 26° bis 28° C zurückblieben; dennoch dauerten die Schichten 8 Stunden.

Befindet sich der Körper in einer mit Wasserdampf gesättigten Atmosphäre, so tritt selbst bei Umgebungstemperaturen, die man sonst als kühl bezeichnen würde, das Gefühl ängstlicher Schwüle auf, wenn man gezwungen ist, Arbeit zu leisten. Nach den Angaben Rubners wirkt eine Luft von 26° C bei 60% relativer Feuchtigkeit bereits erschlaffend und arbeitslähmend. Das Gehen im Kautschukmantel oder in durchnäßtem Lodenüberkleid, dessen Poren mit Wasser gefüllt sind, führt zu reichlichem Schweißausbruch, ohne das befreiende Gefühl der Entwärmung. Es rinnt der Schweiß am Körper ab und saugt sich in die Unterkleider ein, ohne verdunsten zu können, so daß das Bestreben der Regulation durch den Schweiß von keinem oder nur unvollkommenen Erfolg begleitet ist. Es deckt sich diese Erfahrung vollkommen mit den Resultaten des Experimentes, denn es zeigte sich in Versuchen von Rubner und Lewaschew, daß ein Mensch, der bei 25,4° C und 60% relativer Feuchtigkeit 75,5 g Wasser pro Stunde abgab, bei derselben Temperatur und 81% relativer Feuchtigkeit trotz reichlichen Schwitzens nur 23,9 g Wasser verdunstete.

Eine untere Grenze für die Höhe der Umgebungstemperatur, bei der es eben nicht mehr zum Schweißausbruch kommt, kann natürlich nicht gegeben werden, da die Größe der Wärmebildung und damit der Wärmeabgabe ganz besonders von der Muskelarbeit abhängt, so daß es auch bei Temperaturen, die weit unter dem Gefrierpunkt liegen, zum Schweißausbruch kommen kann.

Durch Versuche im Bade wurde bestimmt, daß Schweißausbruch durchschnittlich eintritt, wenn die Körpertemperatur um 0,34° C gestiegen war. Auch Beobachtungen bei Muskelarbeit führten zu ähnlichen Zahlen (Fredricq).

Die Wechselbeziehung zwischen der Temperatur und der Blutverteilung an der Körperoberfläche und im Körperinnern macht sich auch bei der Schweißsekretion und der Entwärmung durch Wasserverdunstung geltend. So beobachtet man, daß die bei angestrengter Arbeit eingeleitete Schweißsekretion rasch nachläßt und sogar ganz versiegt, wenn der Arbeiter an kühlem Orte ausruht und der Schweiß von der Hautoberfläche verdunstet. Die Haut fühlt sich nun kühl an und allenfalls tritt auch subjektiv durch die Entwärmung von den Temperaturnervenenden aus das Gefühl der Kälte ein. Die Verengerung der Hautgefäße führt dabei zu einem Zurückdrängen des heißen Blutes in das Körperinnere. Wird nun plötzlich kalte Flüssigkeit getrunken, so kommt es sofort zum Gefühle aufflammender Wärme, die Haut wird rot und intensiver Schweißausbruch tritt ein, indem durch die Abkühlung im Körperinnern eine heiße Blutwelle wieder in die Hautgefäße geworfen wird. Die dabei eintretende Gefahr einer schädlichen Wirkung unvermittelten Wärmeverlustes dürfte viel weniger auf der Entziehung der 10 bis 15 Kal. die für die Erwärmung der getrunkenen Flüssigkeit erforderlich sind, beruhen, als auf der plötzlichen, rein örtlich intensiven Wärmeentziehung und dem mächtigen Wärmeverlust durch den plötzlichen Schweißausbruch von der Haut. Allfällig eintretende Gegenregulation durch Muskelzittern und Schüttelfrost vermag dann oft den angerichteten Schaden nicht mehr gut zu machen.

Wie die Fähigkeit der Wärmeregulation sich offenbar erst phyllogenetisch allmählich ausbildete, um es dem höher stehenden Tiere zu ermöglichen den gesteigerten Ansprüchen gerecht zu werden, so zeigt sich, daß auch ontogenetisch das Auftreten der Wärmeregulation ein allmähliches ist.

Zahlreiche Tiere, die man als Nestflüchter bezeichnet — so Hühner, Enten und Gänse — vermögen sofort nach der Geburt gegen mäßige Temperaturdifferenzen zu regulieren, viele andere Tiere aber verfügen noch geraume Zeit nach der Geburt oder nach dem Auskriechen aus dem Ei über keine so ausgebildete Wärmeregulation, daß sie imstande wären, selbständig ihre normale Körpertemperatur zu erhalten. Sie alle sind in der ersten Lebenszeit auf künstliche Erwärmung angewiesen. Junge Ratten, Kaninchen, Katzen und Hunde gehen auch bei Zimmertemperatur an Abkühlung zugrunde, wenn sie von ihrer Mutter entfernt oder nicht künstlich warm gehalten werden. Nesthocker verhalten sich also anfänglich ganz so wie poikilotherme Tiere, da ihnen jede Fähigkeit der Wärmeregulation fehlt (Pembrey 1895). Auch der Mensch besitzt in den ersten Lebenstagen noch keine hinreichend ausgebildete Wärmeregulation und ganz besonders ist bei frühreif geborenen Kindern im Wärmeverluste die größte Gefahr für die Erhaltung des Lebens gelegen. Neue, steife, daher sich schlecht anlegende und nicht durchgewärmte Bettwäsche ist am Tode so manches Neugeborenen schuldtragend! Zu frühzeitig

geborene Kinder werden bekanntermaßen in eigenen Brutapparaten aufgezogen. Neben unvollkommener Ausbildung der Regulationseinrichtungen ist es die geringe Dicke der Haut, die Zartheit des Epithels und die Durchfeuchtung der Haut bei relativ größerer Oberfläche, die dem Wärmeverlust ausgesetzt ist, welche beim Kind die Gefahr einer Abkühlung unter die Normaltemperatur besonders nahe rücken. Auch geraume Zeit nach der Geburt ist die Körpertemperatur des Kindes noch wesentlich labiler als die des Erwachsenen, und zwar handelt es sich hierbei nach Babák sowohl um Störungen der Regulation der Wärmeabgabe als auch um Unvollkommenheiten in der Wärmeproduktion; das Kind vermag weder den Wärmeverlust hinreichend vollkommen einzuschränken, noch tritt die reflektorische Steigerung des Umsatzes mit hinreichender Promptheit auf. Anfängliches Zappeln, Sich-Winden und Schreien, das bei bestehender Abkühlung des Kindes nicht zu selten mißverstanden wird, erlahmt allmählich, und damit macht auch das Sinken der Körpertemperatur dann raschere Fortschritte. Besonders drückt sich die ungenügende Regulation bei Säuglingen in dem leichten Auftreten von Hyperthermie aus (Genersich, Rietschel 1911). Uebererwärmung tritt in den ersten Lebensmonaten schon bei mäßig hoher Umgebungstemperatur ein und dürfte mit schuldtragend an der größeren Kindersterblichkeit im Sommer, besonders in Massenquartieren und heißen Wohnungen des Proletariates sein. Experimentell wurde nachgewiesen, daß von 50 untersuchten Säuglingen 43 Temperatursteigungen bis zu 2° über die normale Körpertemperatur aufwiesen, wenn sie in einen Raum von 25 bis 38° C Lufttemperatur gebracht wurden. Die Temperatur des normalen, unter günstigen Lebensbedingungen lebenden Säuglings schwankt nur wenig um 37° C und eine Abweichung von diesem Werte kennzeichnet sofort den Beginn einer Ernährungsstörung als Ausdruck der großen Labilität der Wärmeregulation, die durch geringfügige abnormale Zersetzungen im Darmkanal sofort gestört wird.

Ob die größere Labilität der Körpertemperatur im Höhenklima und die höheren Werte derselben, die in großen Höhen vielfach beobachtet wurden, auf eine Störung der Wärmeregulation auf nervösem Wege, auf eine Wirkung der intensiven Insolation der Haut oder auf die Folgen bestehenden Sauerstoffmangels und unvollkommener Oxydation zurückzuführen ist, kann derzeit nicht entschieden werden.

3. Einfluß des Nervensystems auf die Regulation. Wenn auch die Regulation durch die Haut infolge direkter Wirkung des Temperaturreizes auf die Kapillaren und die Gefäße der Haut zustandekommen kann, so bilden doch die rein örtlichen Wirkungen nur einen Teil der regulatorischen Einrichtungen. Insbesondere gilt dies gegenüber der Regulation der Wärmeproduktion. In seltenen Fällen schreitet die Abkühlung des Körpers so weit fort, daß der Kältereiz direkt die quergestreifte Muskulatur treffen kann und in dieser eine Erhöhung des Tonus auszulösen vermöchte. Ob dies überhaupt jemals geschieht, d. h. ob der quergestreifte Muskel auf den Kältereiz mit Steigerung des Tonus und dadurch mit gesteigerter Wärmeproduktion zu antworten vermag, ist übrigens nicht mit Sicherheit anzugeben. Groß kann diese Regulation nicht sein, da aus Johanssons und Loewys Versuchen folgt, daß selbst kräftige Abkühlung beim Menschen zu keiner Umsatzsteigerung führt. Da jedoch die Erregbarkeit und die Zuckungshöhe des Froschmuskels bei Temperaturen über 30° C abnimmt, wäre ein geringes Ausmaß einer Formänderung immerhin ja denkbar.

Schon das Auftreten des reflektorischen Muskelzitterns und erzwungene, willkürliche und unwillkürliche Abwehr gegen die Entwärmung sprechen dafür, daß die nervösen Verbindungen zwischen den Orten der Wärmebildung und dem zentralen Nervensystem bei der Wärmeregulation eine große Rolle spielen müssen. Besonders auffällig ist die Bedeutung des Nervensystems bei diesen Vorgängen durch die Folgen der Curaresierung und der hohen Rückenmarksdurchschneidung gekennzeichnet, die das homoiotherme Tier zum poikilothermen machen, indem sie dies des wichtigsten Teiles seiner Regulation gegen große Wärmeentziehungen berauben. Aber auch die Regulation der Wärmeabgabe steht ausgesprochen unter dem Einflusse des Nervensystems.

Die Beeinflussung der nervösen Organe durch Temperaturschwankungen kann als eine dreifache aufgefaßt werden. Nämlich als die Folge direkter Erregung von Nervenendorganen, welche die Auslösung von Reflexen oder willkürlicher Regulierung durch die Temperaturreize zur Folge hat oder als Wirkung, die auf dem Wege der Blutbahn in den Zentren ausgelöst wird, indem die Temperatur des Blutes den Reiz für nervöse Zentralorgane vorstellt. Als eine dritte Möglichkeit muß eingeräumt werden, daß zentrale Einrichtungen bestehen, die auch unbeeinflußt durch die Höhe der Außentemperatur oder die Größe der Wärmeentziehung rein autochton in den Wärmehaushalt eingreifen können. Das Zusammenwirken rein peripher sich abspielender Regulation mit der auf nervösem Wege durch die Vermittelung des Zentralnervensystems abgestuften Regulation ist beim Menschen und den höheren warmblütigen Tieren jedenfalls ein sehr vollkommenes, denn nur dadurch läßt sich das Konstantbleiben der Körpertemperatur unter den mannigfaltigsten Verhältnissen, unter denen bald die Wärmeproduktion bald, die Wärmeabgabe verändert wird, erklären.

Wenn man nach dem Bestehen eines Wärmezentrums fragt, muß man vorerst präzisieren, was man unter Wärmezentrum verstehen will. Ein Schweißzentrum, ein Zentrum für die Gefäß-

nerven, ein Atemzentrum, ein Herzzentrum sowie Stellen für die zentrale Innervation einzelner Muskelgruppen sind genau gekannt. Alle diese sind für die Wärmeregulation von Bedeutung, darum müßten sie auch alle in ein Wärmezentrum im weiteren Sinne einbezogen werden. Streng definiert würde als ein Wärmezentrum im eigentlichen Sinne des Wortes aber nur ein solches Zentralorgan aufzufassen sein, das autochthon die Wärmebildung und Wärmeabgabe zu beeinflussen vermag und dominierend über allen anderen Zentren steht, deren Erregung zu Veränderungen im Wärmehaushalt führt.

Wie immer, wenn man der Lokalisation bestimmter Funktionen im zentralen Nervensystem nachgeforscht hat, waren es Durchschneidungs- und Ausschaltungsversuche, mit Hilfe welcher man die Frage nach dem Bestehen eines autochthonen Wärmezentrums zu lösen trachtete. So sollte die hohe Rückenmarksdurchschneidung, von der schon mehrfach die Rede war, auch der Klärung dieser Frage dienen. Doch kann der Erfolg dieser Operation nichts über das Bestehen eines Wärmezentrums aussagen, da die Folge derselben in motorischer Lähmung der Muskulatur und in Erweiterung der Blutgefäße besteht, indem Störungen in den muskelmotorischen und vasomotorischen Bahnen gesetzt werden.

Nicht viel erfolgreicher waren Zerstörungen, die an mehr zentral gelegenen Teilen des Gehirns ausgeführt wurden, da bei allen diesen Beobachtungen die tatsächlich Temperaturänderungen zur Folge hatten, Veränderungen in der Gefäßinnervation, in der Muskeltätigkeit, Krämpfe oder Bewegungen, tonische Erregungen oder Lähmungen zustande kamen, die immer wieder auf Beeinflussung der obengenannten Zentren oder Bahnen zurückzuführen waren, welche nur im weiteren Sinne dem Wärmezentrum zugezählt werden können. Auch die Wirkung einzelner Gifte, die ausgesprochene Aenderungen im Wärmehaushalt herbeizuführen vermögen, konnten bisher immer mit größerer oder geringerer Wahrscheinlichkeit auf analoge Grundlagen zurückgeführt werden.

Scheinen auch das Verhalten der Winterschläfer und die Einstellung der Körpertemperatur im Fieber, sowie die Entfieberung im „kritischen Schweiß" und der Temperaturanstieg, im Schüttelfrost für das Bestehen eines Wärmezentrums zu sprechen, so folgt aus diesen Erscheinungen noch keineswegs die Notwendigkeit, das Bestehen eines autochthonen Wärmezentrums annehmen zu müssen. Desungeachtet wird man der Einfachheit halber von Wirkungen auf „das Wärmezentrum" oder von einer Einstellung des Wärmezentrums auf eine bestimmte Temperatur sprechen, da unverkennbar eine Verknüpfung der sekundären Zentren für den Wärmehaushalt untereinander besteht, die deren Wirksamkeit zweckmäßig gestaltet. Insolange das Zusammenwirken dieser Zentren ein normales ist, bleibt auch die Körpertemperatur normal. In einwandfreier Weise wird man sich unter dem Worte Wärmezentrum daher die Summe aller jener Teile des zentralen Nervensystems vorstellen, deren Erregung zu Aenderungen im Wärmehaushalt führt, sei es nun, daß als Reiz anzusehen ist die Höhe der Bluttemperatur oder die Wirkung von Stoffen, die im Blute kreisen und eine Erregung auslösen, deren Folge eine zentrale Wärmeregulation ist, oder sei es, daß vorerst in den nervösen Organen der Peripherie die Temperatur als Reiz wirkt und in Erregung umgewandelt wird, die den Zentralstellen als Reiz zugeleitet wird.

In bezug auf die Wärmesperrung in der Haut scheint abgesehen von der direkten Wirkung, die am Kaninchen und auch an der Froschpfote leicht zu beobachten ist, die nervöse Uebertragung des Reizes zum Zentralnervensystem von größerer Bedeutung zu sein als die Regelung durch den Einfluß der Blutwärme. Dafür spricht das Verhalten im Fieber wie das prompte Blasserwerden der Haut bei Wärmeentziehungen, das auch dann eintritt, wenn die Blutwärme im Körperinnern und im Meatus auditorius (Murri) noch normal oder eventuell sogar übernormal ist (Stern 1892, Filehne und Strasser 1910).

Keineswegs darf man aber annehmen, daß die Temperatur des Blutes nicht gleichfalls die Wärmeregulation der Haut auf dem Wege zentral wirkender Reizung zu beeinflussen vermöge. Es führt Erwärmung des Carotidenblutes zur Erweiterung der Hautgefäße und Schweißausbruch, ebenso sieht man nach Durchtrennung sämtlicher nervöser Verbindungen zwischen Vordertier und Hintertier beim Kaninchen eine Erweiterung und Verengerung der Ohrgefäße bei Erwärmung und Abkühlung des Hintertieres eintreten, die nur durch Wirkung des Reizes der Bluttemperatur ausgelöst worden sein kann.

Wenn unter dem Einfluß reichlichen Alkoholgenusses auch bei eintretender Abkühlung der Haut eine Wärmesperrung nicht eintritt, so spricht dies keineswegs gegen die Bedeutung der zentralen Regulation der Weite der Blutgefäße auf Grund der Bluttemperatur. In diesem Falle sind die Hautnerven von warmem Blut umflossen, die Muskeln der Hautgefäße durch die Blutfülle warm gehalten. Lokal ist somit kein Anlaß zur Auslösung einer Wärmesperrung gegeben. Es kühlt daher der Körper ab und die Bluttemperatur sinkt, wobei die Hauttemperatur aber immer noch höher bleibt als bei intensiver Wärmesperrung in kalter Umgebung. Das gekühlte Blut müßte also das „Wärmezentrum" reizen und auf diesem Wege Sperrung und gesteigerte Produktion auslösen. Die Alkoholwirkung hat aber die Erregbarkeit der Zentren gedrückt, und so fehlt neben der peripheren auch die zentrale Regulation und die Körpertemperatur sinkt weiter.

Die Erhöhung der Wärmeproduktion durch Steigerung des Muskelumsatzes dürfte sowohl durch periphere Reizung der Kältenerven auf dem Wege von Reflexen wie durch die Wirkung des abgekühlten Blutes auf die nervösen Zentren ausgelöst werden, soweit nicht willkürliche lebhaftere Tätigkeit, angeregt durch das Gefühl von Kälte und Unbehagen als Ursache anzusprechen ist. Beim rückenmarkdurchschnittenen Tier, bei dem die zentralen Teile durch Abtrennung des unteren Halsmarkes abgeschaltet sind und bei dem

dann in zweiter Sitzung die kaudal vom Brustmark gelegenen Abschnitte ebenfalls abgetrennt werden, so daß ein Mitteltier, das nur mehr ein isoliertes Brustmark besitzt, geschaffen wird, bemerkt man ausgeprägtes Zittern der Brust, wenn diese mit kaltem Wasser begossen wird, also die ausgesprochenen Zeichen einer Regulation durch Wärmeproduktion (Goltz und Ewald) obwohl eine Verbindung zu einem höheren, dominierenden und im Gehirn oder verlängerten Mark angenommenen Wärmezentrum nicht besteht. Im Gegensatz dazu scheinen die Temperaturreize auf die Hautnerven in anderen Fällen weniger leicht zu Muskelzittern Anlaß zu geben. Die Haut kann kräftig abgekühlt werden, es können intensive Kältereize die Haut treffen und doch tritt Frösteln und Muskelzittern nicht ein, insolange nicht die Temperatur tieferer Schichten, die der Muskeln selbst oder die im Körperinnern zu sinken beginnt. Ja dann, wenn die Hauttemperatur steigt und der Kältereiz auf die Nervenendigungen geringer ist, indem wärmeres Blut aus dem Körperinnern reichlicher die Hautgefäße durchfließt, dieses gekühlte in dem Körper rückströmende Blut aber zu einem Sinken der Temperatur im Körperinnern Anlaß gibt, tritt Schüttelfrost und Zittern auf. Keineswegs ist aber auszuschließen, daß nicht auch auf dem Wege zentripetaler Reize, die das Wärmezentrum, ausgehend von den Temperaturnerven, treffen, Muskelzittern ausgelöst werden kann (Sjöström 1913), wie ja auch direkte zentrale Erregung (oder Veränderung der Erregbarkeit) durch chemische Stoffe (fiebererzeugende Substanzen) zum Eintritt der Regulation durch Produktion im Schüttelfrost führen kann. Man dürfte deshalb wohl am richtigsten annehmen, daß es die jeweilige Summe der zentral wirkenden Reize ist, die die Art und Größe der Erregung der wärmeregulierenden Zentra bestimmt, wobei vielleicht individuell verschieden ausgebildete Bahnung den Reizerfolg mehr nach der Richtung der zentralen Stellen lenkt, von denen aus die Impulse zur gesteigerten Produktion oder jene zur ausgiebigeren Sperrung abgegeben werden.

Nach diesen allgemein gedachten Ausführungen über die Wirkung sei auf einige Einzelheiten im besonderen eingegangen.

Durch Claude Bernard wurden eigene Nerfs frigoriques und calorifiques angenommen. Insbesondere sollte der Nervus sympathicus der Hauptnerv für die Wärmesperrung sein, während andere Nerven die Wärmebildung fördern sollten. Heute wissen wir, daß die von Claude Bernard beobachteten Erscheinungen auf die Wirkungen der Gefäßnerven zurückzuführen sind, die als Gefäßerweiterer oder Gefäßverengerer auf die Lichtung der Arterien und Kapillaren wirken. Die Gefäßnerven leiten zentrifugal und ihre Erregung erfolgt zum Teil durch den Ablauf von Reflexen, zum Teil durch direkte Wirkungen (Temperatur, chemische Reize) auf das Zentrum, dem sie zugehören. Die wärmeregulierenden Nerven verlaufen in der Bahn des sympathischen Nervensystems und entstammen hauptsächlich den vorderen Wurzeln des Brustmarkes, aber auch aus Gehirn und Sakralmark stammen Fasern (kranial- und sakralautonomes System — Parasympathikus). Von besonderer Wichtigkeit für den Vorgang der Wärmeregulation ist der Antagonismus zwischen Sympathikus und Parasympathikus, dem wir allenthalben begegnen. So führt z. B. vom Mittelhirn im Parasympathikus verlaufende Erregung zur Erweiterung der Blutgefäße der Wange, während Erregung vom Halssympathikus her Verengerung derselben Gefäße auslöst (s. Metzner 1913). Ein Nachlassen der tonischen Erregung der Nervi splanchnici führt zur Erweiterung der Bauchgefäße. Große Blutfülle und Erweiterung der Hautgefäße ist nur unter dem Einflusse eines erhöhten Tonus der Splanchnici denkbar, während Abkühlung der Haut vielfach zu einer Erweiterung der Bauchgefäße unter Nachlassen des Splanchnicustonus Anlaß gibt. Also wieder direkter Antagonismus jetzt aber gleichzeitig an verschiedenen Stellen des Körpers. Darüber, daß diese Regulation zweckmäßig ist, kann ein Zweifel nicht bestehen, denn hierdurch wird nicht nur bessere Wärmesperrung nach außen erzielt, sondern im Körperinnern an der Fülle warmen Blutes ein Wärmevorrat gehalten, der die inneren Organe vor einem Sinken der Temperatur zu schützen vermag. Die gefäßerweiternden Nerven können durch Wärme direkt erregt werden (Grützner, Mislawsky). Andauernde stärkere Reize, die nicht Temperaturreize sind, überwiegen in ihrer Wirkung auf die Gefäßerweiterer, während schwächere Reize meist zu Gefäßverengung führen. Andauernde Schmerzreize haben beim Tier meist Senkung der Körpertemperatur zur Folge, die wohl durch die Wirkung des Schmerzreizes auf die Vasodilatatoren erklärt werden kann. In diesem Sinne wurde bereits oben die Erweiterung der Hautgefäße bei schmerzhaftem Kältereiz gleichfalls als Folge eines Schmerzreizes oder übermäßig starker Reizung gedeutet.

Wird das Rückenmark in der Gegend des siebenten Halswirbels durchschnitten, so wird die spontane Bewegung der Muskulatur, die von jenen Nerven versorgt wird, welche unter der Durchschneidungsstelle entspringen, ausgeschaltet, während reflektorisches Muskelzittern noch ausgelöst werden kann. Verhindert man bei einem derartig operierten Tier den Wärmeverlust nicht, so kommt es zur Abnahme der Körpertemperatur, diese bleibt jedoch konstant, wenn der Entwärmung des Tieres vorgebeugt ist. Es handelt sich bei der Wirkung der genannten Operation also keineswegs um den vollkommenen Wegfall reflektorischer Regulierfähigkeit, die ja noch als Muskeltonus und Muskelzittern erhalten ist, sondern um die Ausschaltung der willkürlichen Regulation und um Störungen der Regulationsfähigkeit der Blutgefäße in der Haut, da die Rückenmarksdurchschneidung Gefäßlähmung mit sich bringt, die zum Teil wohl auf eine Reiz- und Hemmungswirkung durch die Operation zurückgeführt werden kann. Die Rückenmarksdurchschneidung stört somit sowohl die Regulation der Wärmeproduktion, wie die Regulation der Wärmeabgabe (Rosenthal). Für diese Auffassung, daß die Wirkung der Rückenmarksdurchschneidung keineswegs als reine Folge der Wegschaffung der Wärmeproduktion gedeutet werden darf, spricht auch der Befund, daß der Wärmeverlust des Tieres sehr von dem Orte, an dem im Halsmark die Durchschneidung vorgenommen wurde, abhängig ist, indem das Ausmaß der Gefäßlähmung

(vielleicht zum Teil aktiv erzeugte Gefäßerweiterung?) und der noch möglichen Muskelregulation beeinflußt wird. Es sei noch erwähnt, daß bei Durchtrennungen des Halsmarkes am Menschen ähnliche Erscheinungen beobachtet wurden wie am Tier.

Verletzt man beim Kaninchen durch Einstich einzelne Teile des Gehirns, so steigt der Umsatz und es erhöht sich nach einem anfänglichen Abfall der Temperatur durch den Shock dessen Körpertemperatur auf die Dauer von 3 bis 4 Tagen; durch neuerlichen Einstich kann abermals Temperatursteigerung ausgelöst werden. Man hat deshalb diese Operation als „Wärmestich" bezeichnet (Ott 1884, Aronsohn und Sachs 1902). Die Verletzung die dabei gesetzt wurde, betraf meist die mediale Seite des Corpus striatum. Die Temperatursteigerungen, die von zahlreichen Autoren beobachtet wurden, waren um so bedeutender, je tiefer der Einstich ging. Die Folge des Wärmestiches ist vorerst neben Sperrung der Wärmeabgabe eine allgemeine Erhöhung der Wärmeproduktion, indem der Umsatz, gemessen am Sauerstoffverbrauch um 11 bis 22% gesteigert ist.

Daß es sich hierbei auch anfangs nicht ausschließlich um eine Verminderung der Abgabe handelt, geht aus dem Umstande hervor, daß die Ohrgefäße (des Kaninchens) nach dem Wärmestich nicht verengert sind, obwohl sich die Körpertemperatur auf Werte, die 5° und mehr über der Norm liegen, einstellt. Da jedoch die Umsatzsteigerung bei schwacher Curaresierung und auch am gefesselten Tier wegfällt, kann angenommen werden, daß die Wirkung als ausgesprochene Muskelwirkung charakterisiert ist. Dafür spricht auch die Tatsache, daß der Wärmestich keinen erhöhten Stickstoffzerfall, sondern nur erhöhten Fett- und vor allem anderen Kohlehydratzerfall zur Folge hat, wie ja auch Muskelarbeit von keiner Vermehrung des Stickstoffabbaues begleitet ist, solange zureichend andere Energiespender vorhanden sind. Nach anderen Angaben (Hirsch und Rolly, Sinelnikow) soll Glykogenfreiheit des Tieres die Temperaturerhöhung verhindern, Curaresieren jedoch ohne Einfluß auf die Umsatzsteigerung sein. Bei Tieren, bei welchen der Wärmestich ausgeführt wurde und deren Herz aus dem Körper ausgeschnitten und mit Lockescher Flüssigkeit ausgewaschen wurde, zeigt sich ein größerer Zuckerverbrauch des überlebenden Herzens als bei Kontrolltieren. Mansfeld (1913) glaubt diesen Befund im Sinne direkter Wirkung auf die Wärmebildung und den Zellumsatz infolge des Wärmestiches ansehen zu können und hiermit eine Regulation der Oxydationsvorgänge durch das Wärmezentrum (durch ein Hormon?) erwiesen zu haben. Eine Deutung des Versuchsergebnisses im Sinne der oben angeführten Ausführungen stößt jedoch auf keine Schwierigkeit und scheint naheliegender als die Annahme eines auch im ausgeschnittenen und ausgespülten Herzen wirkenden thermogenen Hormons, denn es ist wohl nicht unwahrscheinlich, daß das Herz infolge des vorhergegangenen reichlichen Kohlehydratzerfalles einen größeren Bedarf an Kohlehydrat hat als ein normales. Der Einwand, daß sich nach dem Wärmestich die Verminderung der Abgabe nach kurzer Zeit rückbildet, während die Vermehrung der Produktion lange erhalten bleibt, spricht nicht dagegen, daß der Wärmestich durch Reizwirkungen die gesteigerte Produktion auslöst. Diese kann ebenso durch direkte elektrische Reizung der Stelle am Corpus striatum herbeigeführt werden (s. auch Jakoby und Römer 1913). Wenn Sinelnikow (1911) auch dann, wenn er die Nerven zahlreicher Muskeln durchschnitten hatte, dennoch Temperatursteigerung als Folge des Wärmestiches beobachtet hatte, so vermag dies nicht zu verwundern, da seine Ausschaltung der Muskulatur jedenfalls nur eine teilweise war.

Bemerkenswert ist das von Nicolaides beobachtete Verhalten der Wärmepolypnoe. Es zeigte sich nämlich, daß die Verbindung mit dem Corpus striatum erhalten sein muß, wenn Wärmepolypnoe entstehen soll. Inwieweit hierbei Hemmungs- oder Reizungserscheinungen in Frage kommen, bedürfte wohl noch weiterer Klärung. Insolange also eine endgültige Entscheidung über die Bedeutung des Corpus striatum als selbsttätiges den Wärmehaushalt beeinflussendes Zentrum nicht gefallen ist, wird man dieses trotz voller Kenntnis der Wirkungen auf die Wärmeregulation, die bei dessen Verletzung beobachtet werden, doch noch nicht als autochthones Wärmezentrum ansprechen dürfen.

Bezüglich anderer Orte des Gehirns, deren Verletzung Veränderungen im Wärmehaushalt herbeiführen, sei erwähnt, daß nach Schreiber Einstich in die Gegend zwischen Medulla oblongata und Pons Temperatursteigerung hervorruft, ferner daß Verletzungen der Gegend der motorischen Region beim Hunde zu erhöhter Temperatur in den Extremitäten der entgegengesetzten Seiten führt (Eulenburg und Landois), was wohl fast eindeutig auf die Erklärung hinweist, daß die Ursache für die Erscheinung in erhöhtem Muskelumsatz (motorische Reizwirkung zu suchen ist. Auch durch Einstich in die Sehhügel, durch Verletzungen in der Gegend der Fossa Sylvii und solche am Septum pellucidum wurde Zunahme der Körpertemperatur erzielt. Streerath fand bei Kaninchen im vorderen medialen Rand des Thalamus opticus ein Wärmezentrum (1910). Hirnblutungen führen beim Menschen fast stets zuerst zu Temperatursteigerung, dann zu Temperaturabnahme. Ganz besonders bedeutungsvoll für die Einwertung der Wirkung angeblicher im Gehirn gelegener Wärmezentren ist wohl das Ergebnis, das sich aus den klassischen Versuchen von Goltz am großhirnlosen Hund ergibt. Trotz des Fehlens der erwähnten Zentra fand sich beim „großhirnlosen Hund" noch vollkommen ausgebildete Wärmeregulation.

Nach Versuchen am Kaninchen tritt jedoch vollkommenes Fehlen einer Wärmeregulation auf, wenn Vorder- und Zwischenhirn ausgeschaltet sind. Die Tiere verhalten sich dann wie wechselwarme und zeigen nach Fütterung Temperatursteigerung bis auf 41° C. Wird nur das Zwischen- und Vorderhirn einer Seite ausgeschaltet, so bleibt die Wärmeregulation erhalten. Gefütterte und ungefütterte Tiere verhalten sich aber sehr verschieden (Isenschmid und Krehl 1913).

Eine höchst bemerkenswerte Theorie wurde durch H. H. Meyer (1913) aufgestellt. Dieser nimmt ein Wärme- und ein Kühlzentrum an. Ersteres identisch mit dem Zentrum im Corpus Striatum und dem Sympathikus zugehörig, letzteres an unbekanntem Orte antagonistisch dem Wärmezentrum und dem Parasympathikus zugehörig. Gesteigerter Erregungszustand des Wärmezentrums führt zur Erhöhung der Körpertemperatur (Fieber) wahrscheinlich begleitet von einer Hemmung des Kühlzentrums. Kälte würde das Wärmezentrum erregen, Wärme dasselbe beruhigen.

In gewissem Sinne müssen den Wärmezentren und den Nerven, die den Wärmehaushalt zu regulieren haben, auch das Schweißzentrum und die Schweißnerven zugezählt werden.

Überblickt man die Summe der Einrichtungen der Wärmeregulation, die teils durch Veränderung der Produktion, teils durch Veränderung der Abgabe wirken und die der Körper automatisch in Tätigkeit versetzt, die teils auf willkürlicher Steigerung der Produktion beruhen oder in der Ausnutzung künstlichen Wärmeschutzes bestehen, so sieht man, daß alles dieses Bestreben dem einen Zwecke dienstbar gemacht ist — die Körpertemperatur möglichst auf konstanter optimaler Höhe zu erhalten. In zweckmäßiger Weise greifen die Regulationen ineinander und unterstützen sich gegenseitig, jedoch ist das Ausmaß, in dem von der einen oder anderen Art der Regulation Gebrauch gemacht wird, ein sehr wechselndes. Oft ist es die Wahl des Klimas, die es dem Menschen oder dem Tier ermöglicht, den zu großen Schwankungen der Jahrestemperatur zu entgehen. Das Wandern der Zugvögel und Renntiere, das Emporsteigen des Hochwildes im Sommer hat den Zweck, die automatische Wärmeregulation zu entlasten. An Ort und Stelle sind das Wohnhaus mit seiner Heizung und Lüftung, die Wahl des Aufenthaltes in Sonne oder Schatten, die Art der Bekleidung, der Wechsel der Behaarung und Befiederung neuerliche Behelfe zur Unterstützung der Wärmeregulation. Immer geht das Bestreben dahin, dafür zu sorgen, daß überschüssige Wärme leicht abgeführt werden könne. Niedriger Umgebungstemperatur gegenüber wird erstrebt, daß die der Haut anliegenden Schichten möglichst nahe der Temperatur gut durchbluteten Haut stehen. Unter dieser Voraussetzung schränkt sich die automatische Regulation auf die niedrigsten Werte ein und wir fühlen uns behaglich. Nach manchen Angaben soll eine Lufttemperatur von 16 bis 25° C die Grenze vorstellen, bei der dieses Behagen noch erreicht werden kann, unterhalb dieser Grenze soll die „chemische“, oberhalb derselben die „physikalische“ Regulation eintreten. Es ist nach den voranstehenden Ausführungen wohl selbstverständlich, daß eine derartige Trennung und Begrenzung nicht möglich ist, und zwar schon darum nicht, weil der Wert der Wärmeproduktion (Arbeit) und jener der Abgabe (Bekleidung) ein sehr schwankender ist, im allgemeinen wird man allerdings Zimmertemperaturen von 18 bis 20° C als am meisten dem Behagen entsprechend bezeichnen.

Durch alle die Hilfsmittel, die zur Unterstützung der natürlichen Regulation zur Verfügung stehen, ist der Körper des Menschen sicher bis zu einem gewissen Grade verwöhnt und wir empfinden daher meist die Notwendigkeit des Eintretens automatischer Regulation als unbehaglich. Eine um weniges die Behaglichkeit übersteigende Temperatur des Wohnzimmers erweckt die Empfindung des Ueberheiztseins — es stellt sich die Regulation auf gesteigerte Abgabe mit größerer Blutfülle der Haut und Wärmegefühl in den Hautnerven ein oder es dünkt uns ein nur wenig kühleres Zimmer frostig, da uns die gekühlten Hautnervenenden, von dem Bestehen ausgiebigerer Wärmesperrung und niederer Temperatur der Haut unterrichten. Diese Einstellung auf das Behagen ist sicher nicht nur individuell, sondern auch bei ein und derselben Person je nach dem Körperzustand und nach der Jahreszeit verschieden. Im Zustande der Rekonvaleszenz, beim Hungern, bei geistiger Arbeit wie bei bewegungslos ruhigem Sitzen fordern wir höhere Umgebungstemperatur wegen der geringeren Wärmeproduktion. Eine Zimmertemperatur, die uns im Sommer wohltätig und behaglich erscheint, dünkt uns im Winter vielfach zu niedrig. Aus diesen und anderen Tatsachen lassen sich die großen Unterschiede bei der feineren Regulierung der Körperwärme erklären. Künstlicher Schutz wird vom einen, lebhafterer Muskeltonus, energischere Sperrung vom anderen vorgezogen. Allgemein gültige Regeln lassen sich daher für das Verhalten des einzelnen nicht aufstellen.

VI. Grenzen der Regulation.

Temperaturen, bei welchen das Leben noch möglich ist. Wie im Voranstehenden ausgeführt, kann die Umgebungstemperatur innerhalb weiter Grenzen schwanken, ohne daß es zu einer Bedrohung des Lebens durch den Wärmeverlust kommt, oder ohne daß Ueberwärmung eintritt. Dem Warmblüter stehen ausgiebigere Möglichkeiten, sich vor Ueberwärmung zu schützen, zu Gebote, als dem wechselwarmen Tier, während das wechselwarme wieder gegen ein Sinken der Temperatur viel unempfindlicher ist, sofern der Warmblüter sich nicht durch künstlichen Schutz oder sein Fell vor Wärmeverlust bewahrt.

Menschen vermögen im Polarklima bei Temperaturen, die noch unter — 60° C sinken, zu leben und würden bei hinreichend gutem künstlichem Wärmeschutz noch viel niederen Temperaturen standzuhalten vermögen, so daß die Frage der tiefsten Temperaturen, denen sich ein Mensch ohne Lebensgefahr aussetzen kann, mehr eine Frage nach der Beschaffenheit des künstlichen Wärmeschutzes, als ein physiologisches Problem ist. Der nackte, jeden künstlichen Wärmeschutzes beraubte Mensch ist für kürzere Zeit, wenn er während derselben ausgiebig Muskelbewegung ausführen kann, imstande, noch Temperaturen unter 0° zu ertragen, ohne daß es zum Sinken der Körpertemperatur kommt, vorausgesetzt, daß die Luftbewegung keine zu bedeutende ist. Wird die Regulation durch Produktion ausgeschaltet, indem der nackte Mensch bewegungslos liegt, so darf die Umgebungstemperatur nur auf rund 20° C (nach Sentor gar nur 27° C) sinken, ohne daß Entwärmung des Körpers eintritt. Wegen der intensiveren Wärmeentziehung durch Wasser liegen die Grenzen

für Badetemperaturen, die eben noch zu keinem Sinken der Körperwärme führen, höher.

Tiere sind je nach der Behaarung und ihrem Fettpolster verschieden befähigt, niedere Temperaturen zu ertragen. Polartiere, die durch guten Pelz geschützt sind, leben bei — 40° C unter Null noch, ohne geschädigt zu werden. Höhere Umgebungstemperaturen werden von Tier und Mensch im allgemeinen schlechter vertragen als niedrigere. Meerschweinchen konnten sogar bei 36° nicht länger als 6 Tage am Leben erhalten werden. Die höchsten Temperaturen, bei denen, soweit bekannt, ein Mensch noch kurze Zeit zu leben vermochte, war 132° C. In feuchter warmer Luft liegt die obere Temperaturgrenze wesentlich niederer, so stellt eine wasserdampfgesättigte Luft von nur 60° C, so ziemlich die oberste Grenze, dar, bei der ein Mensch noch kurze Zeit leben kann; allerdings steigt dabei die Körpertemperatur schon auf bedenklich hohe Werte. Im Wasser- und Sandbad wirken Temperaturen von 45°C bereits lebensgefährlich Beim Kaninchen genügt bereits eine Umgebungstemperatur in der Luft von 45°C, um den Tod der Tiere durch Uebererwärmung herbeizuführen (Rosenthal). Recht empfindlich sind Kinder gegen hohe Temperaturen. Nach Rietschel genügen, bereits Zimmertemperaturen von 27° C, um bei Säuglingen Uebererwärmung mit ihren Folgen eventuell sogar Krankheit und Tod herbeizuführen.

Eine Frage für sich ist es, bei welchen Temperaturen das Protoplasma seine Lebensfähigkeit verliert. Eine treffliche Zusammenstellung hierüber findet sich bei Tigerstedt in Wintersteins Handbuch, aus der einige Daten zitiert seien. Zahlreiche Tiere und Gewebe lassen sich unterkühlen, und zwar auf Werte bis —10° C, ja ausgeschnittene Froschmuskeln können sogar auf —18° C unterkühlt werden, ohne zu gefrieren. Nach Wiedererwärmung verhalten sich die Gewebe normal und vollkommen lebensfähig. Kühlt man Insekten ab, so erreicht man Unterkühlungen bis auf —10° C, kühlt man weiter ab, so steigt durch das Gefrieren der Gewebsflüssigkeit die Temperatur bis zu einem Punkte, der dem Gefrierpunkte der „Käferlösung" entspricht. So lange sind die Tiere noch lebensfähig, wird aber nun neuerlich abgekühlt, so sterben die Tiere ab.

Bakterien sind gegen niedere Temperaturen sehr unempfindlich, sie vertragen Temperaturen, die von —200 bis 252° im Minimum liegen. Räder tiere sterben bei —90° C, Schnecken blieben mehrere Tage auf —120° C abgekühlt am Leben. Seidenraupen konnten nach Abkühlung auf —40° wieder zum Leben erweckt werden. Fische können auf —4 bis —15° C abgekühlt werden, so daß sie wie Glas zu verpulvern sind, und werden beim Auftauen doch wieder lebensfähig. Frösche vertragen Abkühlung auf —28° C, deren Eier auf —60° C.

Winterschläfer sinken in ihrer Temperatur meist nur bis auf etwa 10° über Null, weitere Abkühlung hat wohl ein weiteres Sinken der Körpertemperatur zur Folge, führt aber zum Aufwachen der Tiere und Gegenregulation durch Produktion. Abkühlung unter 0° hat den Tod zur Folge. Wenn die Gewebe der Warmblüter einmal durchgefroren sind, können sie nicht mehr zum Leben erweckt werden. Ueber die Abkühlung von Pflanzen siehe Molisch.

Warmblüter können nur wenig abgekühlt werden. Kaninchen sterben nach einem Sinken ihrer Körpertemperatur auf 22° C, aber schon von einer Temperatur von 29° C an sind sie in somnolentem Zustand. Ein Affe konnte für kurze Zeit auf 14° C Körpertemperatur gehalten werden, er führte nur mehr wenige Atemzüge pro Minute aus und doch erholte er sich bei Erwärmung wieder vollkommen. Katzen können auf 16° C abgekühlt werden, junge Hunde sollen sogar bis 5° C, ohne dem Tode zu verfallen, abzukühlen sein. Die niedrigste Temperatur, die beim Menschen ohne tödlichen Ausgang beobachtet wurde, betrug 22,5° C.

Die obere Temperaturgrenze liegt im allgemeinen für das Protoplasma der höherstehenden Tiere bei 45° C. Bei niedrigen Tieren kann die Temperaturgrenze nicht unwesentlich nach oben verschoben sein. So gibt es Protozoen, die 50 bis 60° C Protoplasmatemperatur noch zu ertragen vermögen. In den heißen Quellen von Ischia finden sich Pflanzen, die bei sehr hohen Temperaturen leben, so z. B. Oszillarien bei 85° C. Manche Bakterien sind sehr wenig temperaturempfindlich, so besonders manche Sporen, die Erhitzung bis auf 130° C vertragen. Im allgemeinen wird trockene Hitze viel besser vertragen als Hitze in wasserdampfgesättigter Luft, weshalb die Sterilisation besonderen Wert darauf legt, daß die Bakterien der Wirkung von feuchtem heißem Wasserdampf ausgesetzt werden. Fische vertragen nur Erwärmung bis 32° C, Frösche vorübergehend eine solche bis 40° C, Paramäcien ungefähr ebensoviel. In bezug auf die Frage der Lebensfähigkeit des Protoplasmas bei höheren Temperaturen verdient noch besonderer Erwähnung ein Versuch Dollingers, in dem Flagellaten, die bei 15,6° C lebten, nach 3 Monaten durch vorsichtige Gewöhnung auf 23° C ohne Schaden erwärmt werden konnten. Im Laufe mehrerer Jahre gelang es dann sogar bis auf 70° C zu gehen. Hierbei kann es sich nur um Verändeungen in der Zusammensetzung des Protoplasmas handeln, wobei besonders eine Verminderung des Wassergehaltes ins Auge zu fassen ist. Die höchsten beim Menschen beobachteten Temperaturen, nach deren Erreichung wieder Restitution beobachtet wurde, betrug in einem Falle von Gelenkrheumatismus 43,9° C, in einem Falle von Malaria 44° C, Temperaturen zwischen 42 und 43° C wurden wiederholt bei folgendem Ausgang in Genesung beobachtet. Die höchste Temperatur, die beim Menschen überhaupt gemessen wurde, betrug 45,6° C in einem Falle von Scharlach, der tödlich endete.

Bei Vögeln beträgt der höchste Wert der Temperatur, der vom Tier noch lebend überstanden wurde, 52° C.

Raumbeschränkung zwang, den Inhalt dieses Aufsatzes nachträglich wesentlich zu kürzen, so daß die Vollständigkeit des zu behandelnden Stoffes hierunter sehr gelitten hat, insbesondere mußten fast alle die Methodik und die physikalischen Grundlagen der Wärmelehre betreffenden Ausführungen gestrichen werden, ebenso entfiel nachträglich die Besprechung der Wirkungen abnorm erhöhter und

abnorm erniedrigter Temperatur und die Fieberlehre.

Literatur. **Tigerstedt**, *Die Wärmeökonomie des Körpers. In Nagels Handbuch der Physiologie I, S. 555.* — **Rosenthal**, *Die Physiologie der tierischen Wärme. In Hermanns Handbuch IV, S. 287.* — **A. Loewy**, *Die Gase des Körpers und der Gaswechsel. In Oppenheimers Handbuch IV, S. 133.* — **Tigerstedt**, *Die Produktion von Wärme und der Wärmehaushalt. In Wintersteins Handbuch* 3, *S. 2.* — *Handbuch der allgemeinen Pathologie von* **Krehl und Marchand**, *S. 48fg.: Die Hitze als Krankheitsursache; S. 108: Die Kälte als Krankheitsursache.* — *In Tigerstedts Handbuch der physiologischen Methodik, Bd.* 3, *S. 1:* **Bürker**, *Thermodynamik des Muskels; Bd.* 3, *S. 150:* **Rubner**, *Kalorimetrie.* — *In* **Abderhalden**, *Handbuch der biochemischen Arbeitsmethoden* 3, *S. 1114.* — **Johansson**, *Energiewechsel.* — **Metzner**, *Absonderung des Hauttalges und des Schweißes. In Nagels Handbuch* 2, *S. 2.* — **Richet**, *Dictionnaire* 3, *Chaleur.*

A. Durig.

Wärmeleitung.

1. Allgemeines. Die Gesetze der Wärmeübertragung. Die Wärme ist eine der Energieformen oder Arbeitsvorräte der Natur und kann gemäß dem Gesetze von der Erhaltung der Energie in andere Energieformen umgewandelt werden. Der Wärmeinhalt eines Körpers bedingt seine Temperatur und diese wiederum den Wärmeaustausch verschiedener miteinander in Berührung stehender Körper. Die Wärme hat nämlich das Bestreben von selbst von Stellen höherer zu solchen niederer Temperatur zu strömen, und vorhandene Temperaturdifferenzen auszugleichen. Man erkennt hieraus sogleich, daß die Strömung der Wärme eine der allgemeinsten Vorgänge im Haushalte der Natur ist. Denn da praktisch außerordentlich selten zwei benachbarte Körper auf längere Zeit die gleiche Temperatur haben, so spielt sich andauernd ein Ausgleich von Temperaturdifferenzen, also ein Strömen von Wärme, ab. Das von zwei verschiedenen Körpern Gesagte gilt natürlich in gleicher Weise auch für zwei benachbarte Stellen eines und desselben Körpers. Auch zwei Punkte eines solchen besitzen nur äußerst selten längere Zeit hindurch die nämliche Temperatur und infolgedessen vollzieht sich auch innerhalb der einzelnen Körper im allgemeinen dauernd eine Bewegung von Wärme.

Sobald nun in einem einzigen Punkte des Weltalls eine Aenderung der Temperatur eintritt, so ändert sich die Differenz zwischen der Temperatur dieses Punktes und den Temperaturen der benachbarten Punkte. Hieraus folgt aber zugleich eine Aenderung in der vorher vorhandenen Wärmebewegung zwischen dem Punkte und seiner Nachbarschaft, welche wiederum eine Aenderung der Temperaturen und der Wärmebewegung in der weiteren Nachbarschaft veranlaßt. Die an einem Punkte erzeugte Temperaturänderung zieht also immer weitere Kreise und es ist somit unmöglich, auch nur in einem einzigen Punkte eines Körpers die geringste Aenderung der Temperatur vorzunehmen, ohne daß dies auch eine Aenderung der Temperatur aller anderen Punkte zur Folge hat.

Die Verhältnisse liegen hier in der Wärmelehre ganz analog wie in der Lehre von der Elektrizität. Sind irgendwelche Elektrizitätsmengen im Raume verteilt, so sprechen wir von einem elektrischen Felde. Es herrscht in jedem Punkte ein bestimmtes elektrisches Potential, dessen Zahlenwert in den einzelnen Punkten des Feldes dafür bestimmend ist, ob und in welcher Richtung eine Bewegung der Elektrizität stattfindet. Es ist dabei nicht möglich, das Potential in irgendeinem Punkte zu ändern, ohne daß das ganze Feld in Mitleidenschaft gezogen wird und daher auch in allen Punkten eine Potentialänderung hervorgerufen wird. — In voller Analogie zu den elektrischen Erscheinungen spricht man in der Wärmelehre von einem „Temperaturfelde", in welchem der Zahlenwert der Temperatur die gleiche maßgebende Rolle spielt, wie das elektrische Potential in der Elektrizitätslehre. Die räumliche Verschiedenheit der Werte des Potentiales oder der Temperatur ist bestimmend dafür, ob eine Strömung der Elektrizität oder der Wärme stattfindet, er ist, allgemein gesprosprochen, maßgebend dafür, „ob in dem Felde etwas geschieht".

Da es praktisch nicht möglich ist, einen Körper vor dem Wärmeaustausch mit seiner Umgebung zu schützen, so müssen wir, wenn wir uns auf die Betrachtung des Erdkörpers beschränken, prinzipiell das Temperaturfeld stets über die ganze Erde ausgedehnt denken. Es wird auch in der Tat z. B. bei meteorologischen Betrachtungen über den Wärmeausgleich in der Atmosphäre oder bei geologischen Untersuchungen über die Wärmeströmung im Erdkörper erforderlich sein, das Temperaturfeld, also die Temperaturverteilung über räumlich sehr ausgedehnte Gebiete in Betracht zu ziehen. In Fällen des praktischen Lebens sowie der

wissenschaftlichen und technischen Forschung wird es dagegen zulässig sein, das Temperaturfeld enger begrenzt zu denken, weil entweder bei den gegebenen Verhältnissen von selbst oder infolge der absichtlichen Anwendung sogenannter Wärmeisolierstoffe eine Aenderung der Temperatur an bestimmten Stellen das Temperaturfeld nur in räumlich beschränktem Umfange merklich beeinflußt.

Die Gesetze der Wärmeübertragung sind für die Praxis von besonderer Bedeutung, denn z. B. die ganze Theorie und Praxis der Wärmekraftmaschinen, bei denen Wärme bei höherer Temperatur aufgenommen und bei tieferer abgegeben wird, ist auf ihnen begründet und ferner sind alle Maschinen und Betriebe an bestimmte Temperaturgrenzen gebunden und vertragen keine schädlichen Erwärmungen oder Abkühlungen.

Um die Gesetze des Temperaturausgleiches oder der Wärmeübertragung kennen zu lernen, nehmen wir zunächst einen einheitlichen, festen Körper an, der etwa die Form eines Stabes vom Querschnitt F und der Länge l haben möge. Wir erteilen seinen Enden die voneinander verschiedenen, aber zeitlich unveränderlichen Temperaturen t_1 und t_2. Es sei $t_1 > t_2$, z. B. werde das eine Ende durch siedendes Wasser auf 100° C, das andere durch schmelzendes Eis auf 0° C gehalten. Im besonderen sei noch angenommen, daß die seitliche Oberfläche in geeigneter Weise vor Wärmeabgabe an die Umgebung geschützt sei. Vom einen Ende des Stabes bis zum anderen stellt sich dann ein Temperaturabfall her, der sich von einer bestimmten Zeit an nicht mehr ändert, so daß von da ab die Temperaturen an den einzelnen Stellen konstante Werte behalten. Es ist dann ein stationärer Zustand, ein Beharrungszustand der Temperaturverteilung, eingetreten, der dadurch gekennzeichnet ist, daß in das eine Ende des Stabes genau so viel Wärme eintritt, als aus dem anderen Ende ausströmt. — Alsdann geht nach der von Fourier angenommenen und zuerst von Péclet und später durch eine sehr große Zahl von Erfahrungstatsachen bestätigten Formel durch den Stab eine Wärmemenge Q hindurch, welche der Zeit Z, dem Querschnitt F und der Temperaturdifferenz $(t_1 - t_2)$ direkt und der Länge l umgekehrt proportional ist. Bezeichnet man den Proportionalitätsfaktor mit λ, so ist

$$Q = \lambda . \frac{Z . F . (t_1 - t_2)}{l}.$$

Der Quotient $(t_1 - t_2)/l$ ist die auf die Längeneinheit des Stabes kommende Temperaturdifferenz; man nennt ihn das Temperaturgefälle, ihm ist also Q proportional.

λ bezeichnet man als Koeffizienten der Wärmeleitung oder als Wärmeleitzahl. Nach obiger Gleichung bedeutet λ diejenige Wärme, welche in der Zeiteinheit durch die Querschnittseinheit hindurchströmt, wenn in dem Stabe das Temperaturgefälle Eins herrscht.

Die nämliche Gleichung gilt natürlich auch für eine Platte, bei der die Dicke δ dieselbe Rolle spielt wie beim Stabe die Länge l. Man kann also λ auch z. B. als die Wärme definieren, welche in der Zeiteinheit durch einen Würfel von der Kantenlänge Eins hindurchströmt, wenn 2 Gegenseiten 1° Temperaturdifferenz besitzen.

Benutzt man, wie in der Wissenschaft üblich, das cm-gr-sec-Maßsystem, so hat λ die Dimension $\frac{\text{gr-cal}}{\text{cm . sec . Grad}}$. In der Technik verwendet man als Einheiten die Kilogrammkalorie (W . E.), das Meter und die Stunde, und λ erhält daher die Dimension $\frac{\text{W. E.}}{\text{m . std . Grad}}$. Aus dem Verhältnis der benutzten Maßeinheiten ergibt sich unmittelbar, daß der Zahlenwert von λ im technischen Maße 360 mal größer ist, als im cm-gr-sec-System.

Die obige Berechnung der Wärme Q, welche infolge eines räumlichen Temperaturunterschiedes strömt, setzte voraus, daß während der in Betracht gezogenen, jedoch völlig willkürlichen Teit Z der Temperaturunterschied unverändert bestehen bleibt, daß also der Zustand stationär ist. Erzeugt man in einem Körper einen solchen Zustand, so kann man mit Hilfe der obigen Gleichung aus einer Bestimmung des Temperaturgefälles und der in der Zeiteinheit durch die Fläche F hindurchgehenden Wärme die Wärmeleitzeit λ des betreffenden Körpers berechnen.

Ist der Zustand des Körpers nicht stationär, verändert sich also mit der Zeit die Temperatur an jedem Punkte desselben, so gibt nicht, wie im Beharrungszustande, jedes vom Wärmestrome durchflossene Raumelement an kältere Teile durch einen Teil seiner Oberfläche genau so viel Wärme ab, als es selbst von wärmeren durch einen anderen Teil seiner Oberfläche aufnimmt, vielmehr wird die aufgenommene Wärme teilweise zur eigenen Erwärmung aufgebraucht. Die zeitliche Aenderung der Temperatur eines Raumelementes hängt also außer von der räumlichen Verteilung des Temperaturgefälles in seiner Umgebung noch ab von der Wärmeleitzahl und endlich von der Wärmeaufnahmefähigkeit des Raumelementes, also dem Produkte aus der spezifischen Wärme c und der Dichte ϱ. Die mathematische Theorie dieses Falles ergibt, daß die zeitliche Aenderung der Temperatur abhängig

ist von dem Quotienten $\frac{\lambda}{c.\varrho}$. Man bezeichnet ihn als **Temperaturleitfähigkeit**, weil er dafür maßgebend ist, wie schnell sich vorhandene Temperaturunterschiede ausgleichen. Es sei erwähnt, daß dies in Metallen und Gasen ziemlich gleich schnell stattfindet, weil bei den Gasen nicht nur das λ, sondern auch gleichzeitig das Produkt $c.\varrho$ sehr viel kleiner ist als bei den Metallen.

Aus der Beobachtung des nichtstationären Zustandes ergibt sich durch experimentelle Bestimmung der Temperaturleitfähigkeit eine zweite Methode der Bestimmung der Wärmeleitzeit λ eines Körpers, falls dessen spezifische Wärme c und Dichte ϱ bekannt sind.

Der Einfachheit halber war oben die Versuchsanordnung so gewählt, daß 1. das Temperaturgefälle in dem Stabe oder der Wand auf größere Entfernungen hin konstant war, also dadurch bestimmt werden konnte, daß man die Temperaturdifferenz zweier Punkte, die in Richtung des Wärmestromes um eine endliche Strecke entfernt sind, durch diese Entfernung dividiert, und daß 2. in Punkten eines Querschnittes des Stabes oder einer Ebene der Wand, die mit den Endflächen parallel war, die gleiche Temperatur herrschte. Sind diese Voraussetzungen nicht erfüllt, so muß man unendlich kleine Größen einführen.

Ohne im einzelnen auf die von **Fourier** ausgearbeitete Theorie der Wärmeleitung einzugehen, sei nur die Differentialgleichung des allgemeinen Falles angeführt:

$$\frac{\lambda}{c\varrho}\left(\frac{\partial^2 t}{\partial x^2}+\frac{\partial^2 t}{\partial y^2}+\frac{\partial^2 t}{\partial z^2}\right)=\frac{dt}{dZ}.$$

Hierin bedeuten wie oben λ, ϱ, c die Wärmeleitzeit, Dichte und spezifische Wärme, ferner x, y, z drei rechtwinklige Koordinaten und endlich dt das Differential der Temperatur, dZ dasjenige der Zeit. Die drei linksstehenden zweiten Differentialquotienten bedeuten die Veränderlichkeit des Temperaturgefälles in Richtung der drei Koordinatenachsen, somit der linke Klammerausdruck die räumliche Aenderung des Temperaturgefälles. Von dieser ist also der rechtsstehende Differentialquotient $\frac{dt}{dZ}$, nämlich die zeitliche Aenderung der Temperatur abhängig. Der linksstehende Faktor $\frac{\lambda}{c\varrho}$ ist die bereits oben erwähnte Temperaturleitfähigkeit.

Für den Fall des stationären Zustandes ist t von Z unabhängig und daher $\frac{dt}{dZ}=0$.

Durch Integration der obigen allgemeinen Differentialgleichung erhält man für jeden beliebig gestalteten Körper unter Berücksichtigung der sogenannten Grenzbedingungen, d. h. der besonderen zeitlichen und räumlichen Bedingungen, welche für die Temperaturverteilung an gewissen ausgezeichneten Stellen und für die Art der Wärmezu- und -abfuhr gegeben sind, die Gleichung, welche die Temperatur entweder für einen bestimmten Punkt zu einer beliebigen Zeit oder für eine bestimmte Zeit für einen beliebigen Punkt berechnen läßt.

Bisher war nur die Wärmeleitung in einem einheitlichen Körper betrachtet. Wir gehen nun auf den allgemeinen Fall über, wo die Wärme von einem Körper auf einen anderen übergeht, und wo sie im besonderen durch mehrere Körper hindurchfließt. Es sei zunächst angenommen, daß die Körper alle fest seien und sich, wie in einer festen Wand, die aus mehreren Materialien besteht, gegenseitig innig berühren. Sei F die Fläche der Wand, so geht in der Zeit Z eine Wärmemenge hindurch, die von den Temperaturen t_1 und t_2 der beiden Wandoberflächen sowie von den Schichtdicken δ_1, δ_2, . . . und den Wärmeleitzahlen λ_1, λ_2, . . . der die Wand zusammensetzenden Stoffe abhängt, und zwar ist

$$Q=\frac{Z.F.(t_1-t_2)}{\Sigma\frac{\delta}{\lambda}}, \text{ wo } \Sigma\frac{\delta}{\lambda}=\frac{\delta_1}{\lambda_1}+\frac{\delta_2}{\lambda_2}+\ldots.$$

Abweichend von dem Vorgange der Wärmeübertragung in festen Körpern, bei denen wir gewissermaßen eine reine Wärmeleitung haben, vollzieht sich in einem flüssigen oder gasförmigen Körper die Fortpflanzung vielfach unter gleichzeitiger Bewegung materieller Teilchen. Die durch die zugeführte Wärme auf höhere Temperatur gebrachten Teilchen werden dadurch im allgemeinen spezifisch leichter und steigen in die Höhe, während gleichzeitig kältere, spezifisch schwerere an ihre Stelle treten. Die erwärmten Teilchen nehmen die aufgenommene Wärme mit sich fort und bringen sie an Stellen niedrigerer Temperatur. Durch diese Bewegung oder Strömung wird also diejenige Wärmeleitung unterstützt, die sich in den Flüssigkeiten und Gasen infolge vorhandener Temperaturdifferenzen in gleicher Weise, wie in festen Körpern, vollziehen würde, wenn die Beweglichkeit der kleinsten Teilchen in jenen nicht vorhanden wäre. — Man bezeichnet die mit Bewegung von Teilchen verbundene Art der Wärmeübertragung als **Wärmeleitung durch Strömung oder Konvektion**; sie läßt sich nur dann verhindern, wenn man das Temperaturgefälle von oben nach unten verlaufen läßt, also den heißen Körper

oben anbringt. Denn alsdann befinden sich die heißen und leichten Teilchen von selbst oben, die kalten und schweren Teilchen von selbst unten.

Neben der Wärmeübertragung durch Leitung und Strömung kommt bei den Flüssigkeiten und namentlich bei den Gasen noch die Uebertragung durch Strahlung zur Wirkung, wobei Körper verschiedener Temperatur ihre Energien mittels der von ihnen ausgehenden Strahlung durch die Flüssigkeiten und Gase hindurch austauschen.

Für den Fall, daß die Wärme von einem festen Körper an einen flüssigen oder gasförmigen übergeht, hat man einen neuen Begriff eingeführt, der in der Wissenschaft meist als Koeffizient der äußeren Wärmeleitung und in der Technik als Wärmeübergangszahl bezeichnet wird. Besitzt der feste Körper an seiner Oberfläche die Temperatur t_o und das umgebende Medium die Temperatur t_u, so kann man in erster Annäherung die in der Zeit Z von dem Oberflächenteile F abgegebene Wärme nach dem Newtonschen Gesetze setzen:

$$Q = \alpha . F . Z . (t_o - t_u),$$

so daß also α einen Proportionalitätsfaktor darstellt, mit dessen Hilfe Q aus $(t_o - t_u)$ berechnet werden kann. Ausdrücklich muß jedoch betont werden, daß α eigentlich keine wissenschaftlich genau definierte Größe ist. Denn es herrscht in verschiedenen Entfernungen von der Oberfläche, welche die Wärme abgibt, eine verschiedene Temperatur, und es mangelt nun an einer eindeutigen Bestimmung, in welcher Entfernung die Temperatur t_u gemessen werden muß, um mittels eines zur Anwendung festgesetzten Wertes von α den richtigen Wert von Q aus der Formel zu erhalten. Es sei ferner hinzugefügt, daß die Proportionalität zwischen Q und $(t_o - t_u)$ nur für kleine Werte dieser Temperaturdifferenz besteht, und daß in Wirklichkeit α keine Konstante ist, sondern eine ziemlich verwickelte Funktion von t_o, t_u und $(t_o - t_u)$, von dem Bewegungszustande des umgebenden Mediums, sowie von der Form der Wärme abgebenden Fläche und der äußeren Begrenzung des umgebenden Mediums. Immerhin genügt der Begriff der Wärmeübergangszahl und sein unter genau angegebenen Versuchsbedingungen festgestellter Zahlenwert sehr wohl, um in vielen Fällen der Praxis wenigstens angenähert die Wärmeabgabe eines festen Körpers an seine flüssige oder gasförmige Umgebung zu berechnen. Die Abgabe erfolgt dabei sowohl durch Leitung als auch durch Strömung und Strahlung.

Die Dimension der äußeren Wärmeleitung „h" im cm-gr-sec-System ist $\frac{\text{gr-cal}}{\text{cm}^2 . \text{sec} . \text{Grad}}$, die der technisch gebräuchlichen Wärmeübergangszahl „α" ist $\frac{\text{W. E.}}{\text{m}^2 . \text{std} . \text{Grad}}$.

Aus der Definitionsgleichung für α und der oben (S. 467) für die Wärmeleitung durch eine feste Wand angegebenen Formel läßt sich noch eine andere Gleichung ableiten, welche zur praktischen Anwendung sehr bequem ist. In äußerst vielen Fällen handelt es sich nämlich um die Berechnung der Wärme, welche durch eine Wand gegebener Stärke und Zusammensetzung hindurchgeht, wenn die Umgebung zu ihren beiden Seiten bestimmte Temperaturen ϑ_1 und ϑ_2 besitzt (wie z. B. bei der Berechnung einer Kühlanlage, wo eine bestimmte Innentemperatur vorgeschrieben ist und für die Außentemperatur der Höchstwert der sommerlichen Lufttemperatur angenommen wird). Die in der Gleichung von Seite 467 auftretenden Temperaturen t_1 und t_2 sind unbekannt und auch nicht von vornherein theoretisch berechenbar. Obige Gleichung ist also nicht verwendbar und an ihre Stelle tritt dann:

$$Q = k . F . Z . (\vartheta_1 - \vartheta_2),$$

wo die sogenannte Wärmedurchgangszahl k die Bedeutung hat

$$k = \frac{1}{\frac{1}{\alpha_1} + \Sigma\frac{\delta}{\lambda} + \frac{1}{\alpha_2}}.$$

Wie oben ist hierin $\Sigma\frac{\delta}{\lambda} = \frac{\delta_1}{\lambda_1} + \frac{\delta_2}{\lambda_2} + \ldots$; α_1 bedeutet die Wärmeübergangszahl von dem Medium 1 auf die eine Seite der Wand und α_2 die entsprechende Größe von der anderen Seite auf das Medium 2. Für α_1 und α_2 sind dann diejenigen Werte einzusetzen, die für die vorliegenden Medien (Flüssigkeiten, heiße Gase, überhitzte oder gesättigte Dämpfe, kalte ruhende oder bewegte Luft usw.) experimentell festgestellt sind.

Die letzte Gleichung bedarf noch einer Erweiterung[1]). wenn die Wand Lufträume enthält, durch welche die Wärme durch Leitung, Strömung und „Strahlung" übertragen wird. Alsdann sind die Strahlungsgesetze zu berücksichtigen.

Sei eine wärmeabgebende Fläche absolut schwarz, d. h. absorbiere sie vollkommen jegliche auf sie auftreffende Strahlungsenergie. Alsdann ist die von der Flächeneinheit in der Zeiteinheit ausgestrahlte Wärmemenge nach dem theoretisch begrün-

[1]) Die im Text eingetragenen kleinen Zahlenverweise beziehen sich auf die Literaturangaben am Ende des Artikels.

deten und experimentell bestätigten Gesetz von Stefan proportional der 4. Potenz ihrer absoluten Temperatur, also gleich $\sigma . T^4 = \sigma(273+t)^4$. Hierin hat σ den Wert $4{,}61 . 10^{-8} \frac{W.E.}{m^2 . std . Grad^4}$. Für nicht-schwarze Oberflächen kann mit genügender Annäherung auch die Proportionalität der Strahlung mit T^4 angenommen werden, nur hat dann der Proportionalitätsfaktor einen kleineren Wert als σ.

Die auch die Strahlung berücksichtigende Formel lautet[10]) für nicht sehr große Temperaturdifferenzen und für Temperaturen, die von Zimmertemperatur nicht sehr abweichen:

$$Q = \frac{F . Z . (\vartheta_1 - \vartheta_2)}{\frac{1}{\alpha_1} + \Sigma\frac{\delta}{\lambda} + \Sigma\frac{1}{\frac{\varkappa'}{a} + C'} + \frac{1}{\alpha_2}},$$

worin $\varkappa'$ die Wärmeübertragung infolge von Leitung und Strömung durch ein gasförmiges Medium ausdrückt, welches zwischen zwei festen, im Strahlungsaustausch stehenden Körpern eingeschlossen ist. a ist der Abstand der letzteren und C' eine Konstante, die mit ihrem beiderseitigen Strahlungsvermögen zusammenhängt. Das Summenzeichen Σ über $\varkappa'$ ist über alle eingeschlossenen Luftschichten, das Summenzeichen Σ über $\frac{\delta}{\lambda}$ über alle die Wand zusammensetzenden festen Schichten auszudehnen (vgl. unten S. 475).

Von den beiden oben behandelten Koeffizienten λ und α, der inneren und äußeren Wärmeleitung (oder Wärmeübergangszahl) hat nur die erste eine wissenschaftlich streng festgesetzte Bedeutung, während die zweite, wie bereits erwähnt, der eindeutigen Definition entbehrt. Der Begriff der Wärmeübergangszahl ist aus Gründen der praktischen Brauchbarkeit eingeführt und seit langer Zeit in der Technik benutzt worden, ohne daß die Wissenschaft sich mit seiner theoretischen Begründung beschäftigt hätte. Erst in neuerer Zeit ist die letztere in Angriff genommen worden. — Da in den Flüssigkeiten und Gasen entweder im allgemeinen von vornherein Strömungen vorhanden sind oder durch die Wärmeübertragung hervorgerufen werden, so ist eine wissenschaftliche Berechnung der Wärmeübertragung nur unter Berücksichtigung der Strömungsvorgänge möglich. Das „Temperaturfeld" lagert sich gewissermaßen über das „Strömungsfeld" und das Bestreben der theoretischen Forschung[11]) [12]) geht dahin, unter Vermeidung des Begriffes der Wärmeübergangszahl die Wärmeübertragung in Flüssigkeiten und Gasen in analoger Weise wie bei den festen Körpern auf den Wärmeaustausch von Teilchen zu Teilchen, also auf die Wärmeleitung, zurückzuführen.

2. Die Bestimmung der Wärmeleitzahl und Wärmeübergangszahl. Einfluß von Temperatur und Druck. Gesetz von Wiedemann und Franz. Temperatursprung. Zahlenmaterial. 2a) Feste Körper. Nach dem Obigen kommen bei der Bestimmung der Wärmeleitzahl die zwei Methoden in Betracht, bei denen die Körper entweder im stationären Zustande oder im zeitlich veränderlichen Zustande untersucht werden. Hierbei unterscheiden sich die benutzten Untersuchungsmethoden nach der Form (Stab, Platte, Kugel, Zylinder, Würfel), welche dem untersuchten Material gegeben wird. Die Integration der Fourierschen Differentialgleichung der Wärmeleitung ergibt dann, wie bereits erwähnt, unter Berücksichtigung der sogenannten Grenzbedingungen diejenige Formel, aus der mittels der experimentell bestimmbaren Größen die unbekannte Wärmeleitzahl berechnet werden kann.

Der Verwertung der zur Bestimmung von λ für den betreffenden Fall gültigen Formel stellten sich nicht unbeträchtliche experimentelle Schwierigkeiten entgegen, die in früheren Zeiten der Forschung, welche auf dem Gebiete der Wärmeleitung bis in den Anfang des 19. Jahrhunderts zurückgeht, noch schwieriger zu überwinden waren als jetzt. Eine derselben ergab sich bei der Messung der Temperatur an verschiedenen Stellen des festen Körpers zur Bestimmung des in ihm herrschenden Temperaturgefälles. Quecksilberthermometer sind wegen ihrer großen Masse nicht geeignet. Denn um das Gefäß derselben in den festen Körper einzubauen, müßte ein ziemlich umfangreicher Teil desselben an der Beobachtungsstelle herausgenommen und durch das Thermometergefäß ersetzt werden. Durch diese Maßnahmen tritt aber unvermeidlich eine Aenderung der Temperaturverteilung im Körper ein; die Linien und Flächen gleicher Temperatur (die Isothermen) erfahren eine Deformation, welche leicht einen Fehler in die Berechnung der Wärmeleitzahl λ bringen kann. — Mehr zu empfehlen ist in dieser Hinsicht die Verwendung von Thermoelementen, deren Lötstellen eine so geringe Ausdehnung gegeben werden kann, daß ihr Einbau praktisch keine Aenderung des Temperaturverlaufes hervorruft.

Eine weitere Schwierigkeit ergab sich bei der Temperaturbestimmung der Endflächen von Stäben oder Platten, die durch die Berührung mit Flüssigkeiten oder Dämpfen auf eine bestimmte Temperatur gehalten werden sollen. Es hat sich nämlich gezeigt, daß eine Differenz von mehreren Graden zwischen der Temperatur der Flüssigkeit

oder des Dampfes und derjenigen der von ihr bespülten Körperoberfläche besteht, so daß also die Oberflächentemperatur nicht gleich der Temperatur der Flüssigkeit oder des Dampfes gesetzt werden darf. — Auch hier verdient die Anwendung von Thermoelementen den Vorzug, die entweder an der Oberfläche selbst des festen Körpers oder in seinem Innern an mehreren Stellen in einer Senkrechten zur Oberfläche angebracht werden, um aus dem Temperaturverlauf im Innern die Temperatur an der Oberfläche durch Extrapolation bestimmen zu können.

Die Messung der auftretenden Wärmemengen kann kalorimetrisch vorgenommen werden, indem entweder die Wärme bestimmt wird, die in den Versuchskörper ein- oder aus ihm austritt. Dabei kann diese Wärme zur Erwärmung oder zur Verdampfung einer Flüssigkeit oder zum Schmelzen eines festen Körpers benutzt werden.

In vieler Hinsicht bequem ist die Erzeugung der Wärme durch elektrische Heizung und ihre Messung durch Bestimmung von Spannung und Stärke des elektrischen Stromes. Diese Art der Heizung hat den großen Vorteil sehr genauer Regelbarkeit, großer Konstanz und bequemer Meßbarkeit.

Nur um die Art ihrer Verwendung und die Ausbildung des stationären Zustandes zu erläutern, sei eine Versuchsanordnung kurz erwähnt, ohne daß derselben dadurch eine besondere Bedeutung beigelegt werden soll. Es möge sich um die Leitfähigkeit von Wärmeisolierstoffen handeln, die im losen Zustande (z. B. Korkpulver oder Kieselgur), zur Untersuchung kommen sollen.

Man füllt nach W. Nußelt[13]) mit dem betreffenden Material eine Kugel (ca. 75 cm Durchmesser) aus Zinkblech, in deren Mittelpunkt ein elektrischer Heizkörper in einer Kupferkugel (15 cm Durchmesser) eingebaut ist.

Thermoelemente aus Eisen-Konstantan sind in einer horizontalen und einer vertikalen Ebene derart eingebaut, daß sie nicht radial, sondern auf mehrere Zentimeter in Richtung der durch die betreffenden Stellen gelegten Kugelflächen um den Kugelmittelpunkt verlaufen. Es muß nämlich vermieden werden, daß die an die Lötstelle grenzenden Teile der Elementendrähte durch einen Raum geführt werden, der eine andere Temperatur hat, wie die Lötstelle selbst. Denn sonst würde in den Drähten ein Temperaturgefälle entstehen, welches der Lötstelle Wärme zu- oder von ihr fortleiten würde. Da nun die durch die Beobachtungspunkte gelegten Kugelflächen Flächen gleicher Temperatur sind, so ist bei der gewählten Art des Einbaues die Lötstelle vor einem solchen schädlichen Wärmestrome geschützt. Denn erst weiter von der Lötstelle entfernte Teile der Drähte verlaufen durch Raumelemente anderer Temperatur. Die Wirkung einer dort erzeugten Wärmeströmung reicht aber nicht bis zur Lötstelle.

Wird die elektrische Heizung angestellt, so erwärmt sich zunächst die Umgebung der Kupferkugel. Die Wärme teilt sich dann auch weiteren Schichten mit und nach längerer oder kürzerer Zeit tritt der stationäre Zustand ein, bei dem sich die Temperaturen an den einzelnen Punkten des Materials nicht mehr ändern. Dieser Beharrungszustand besteht dann, wenn die Uebertemperatur der Zinkkugel über die Temperatur der Umgebung so hoch gestiegen ist, daß in der Zeiteinheit durch die Zinkkugel ebenso viel Wärme an die Umgebung abgegeben wird, als der Kupferkugel in ihrem Inneren in Form von elektrischer Energie zugeführt wird. Für diese Wärme ergibt die Integration der Fourierschen Differentialgleichung den Ausdruck:

$$Q = \frac{4\pi\lambda(t_1-t_2)r_1r_2}{r_2-r_1},$$

worin t_1, t_2 die im Abstand r_1, r_2 vom Kugelmittelpunkte gemessenen Temperaturen bedeuten. Bestimmt man Q aus Strom und Spannung des elektrischen Heizstroms, so läßt sich aus der Gleichung die Wärmeleitzahl λ berechnen.

λ bedeutet dann die mittlere Wärmeleitzahl, für den Temperaturbereich von t_1 bis t_2. Kombiniert man der Reihe nach die Beobachtungen von je zwei aufeinander folgenden Meßstellen, so erhält man λ für verschiedene Temperaturbereiche und kann bereits aus einem einzigen Beharrungszustande die Abhängigkeit des λ von der Temperatur feststellen. — Eine weiter gehende Ausdehnung des Temperaturbereiches kann dann ohne jegliche Aenderung der Versuchsordnung durch Einstellung anderer Beharrungszustände mit größerer oder kleinerer Heizenergie erfolgen.

Bei den Metallen ergab sich ein sehr großer Einfluß selbst ganz geringer Verunreinigungen auf den Wert der Wärmeleitzahl. Die Bestimmung der letzteren für ganz reine Metalle ist also äußerst schwierig. — Die Temperatur hat auf die Wärmeleitung der Metalle nur einen sehr geringen Einfluß; bei Temperatursteigerung nimmt die Wärmeleitzahl bei einigen zu, bei einigen ab; sie wächst bei den Legierungen, mit Ausnahme derjenigen des Eisens. — Unter den festen Nichtmetallen zeigen Kristalle ein anderes Verhalten als amorphe Substanzen (Gläser)[14]). Die Leitfähigkeit nimmt bei Kristallen mit steigender Temperatur ab, dagegen bei amorphen Körpern mit der Temperatur zu.

Bei denjenigen Materialien, die in der Technik als Wärmeisolierstoffe benutzt werden, nimmt die Wärmeleitung mit der Temperatur stets zu[13])[15])[16]). Dies sind keine einheitlichen Stoffe, sie enthalten vielmehr sämtlich Luft in Hohlräumen eingeschlossen, welche wesentlich die Isolierwirkung mit bedingt. Da nun die Wärmeleitzahl der Luft mit wachsender Temperatur zunimmt (s. S. 472), so ist es erklärlich, daß alle diese Isolierstoffe mit Zunahme der Temperatur ein Steigen der Wärmeleitung, also eine Abnahme des Isoliereffektes erkennen lassen. — Das Vorhandensein der Luft bringt es mit sich, daß bei diesen Stoffen die Wärmeleitung mit zunehmender Dichte der Packung

stark zunimmt, weil hierdurch der Luftgehalt vermindert wird.

Bei den Metallen verdient noch besondere Beachtung die von Wiedemann und Franz gefundene Beziehung zwischen ihrem Vermögen die Elektrizität und die Wärme zu leiten. Je größer die Leitfähigkeit eines Metalles für die Elektrizität ist, desto größer ist auch diejenige für die Wärme, dieselben sind einander angenähert proportional. Dies Gesetz gilt näherungsweise auch für eine große Zahl von Legierungen.

Eine theoretische Aufklärung dieser, anfangs äußerst auffallenden Erscheinung hat erst in neuerer Zeit die Theorie der Elektronen gebracht. Nehmen wir mit derselben an, daß in den Metallen eine große Anzahl elektrisch geladener Partikelchen freibeweglich vorhanden ist und sich wie die Gasteilchen nach der kinetischen Gastheorie hin und her bewegt, so erklärt sich die elektrische Leitfähigkeit aus der Verschiebung dieser Elektronen bei Einschaltung einer Potentialdifferenz (vgl. den Artikel „Elektronen"). Bei dieser Auffassung gehören die Elektronen neben den materiellen Molekülen zu den Bausteinen, aus denen sich die Körperwelt zusammensetzt[17]). Vorhandene Temperaturdifferenzen werden in den Metallen durch ihre Bewegung ausgeglichen. Eine große Bewegungsfreiheit der Elektronen bedingt somit eine große Wärmeleitzahl, in gleicher Weise, wie sie in der Elektrizität einen großen Wert der elektrischen Leitfähigkeit zur Folge hat.

Von besonderem wissenschaftlichem Interesse ist die Wärmeleitung in kristallinischen Körpern. Da bei den Kristallen bereits die äußere Gestalt erkennen läßt, daß die im Innern wirkenden Molekularkräfte nach gewissen Richtungen ausgezeichnete Werte besitzen, so läßt sich vermuten, daß auch die Wärmeleitfähigkeit nach verschiedenen Richtungen verschieden groß sein wird. Dies ist in der Tat der Fall. Zur Demonstration eignet sich die Methode von Sénarmont, bei welcher runde Platten aus dem Kristall geschnitten und mit einem dünnen Wachsüberzug versehen werden. Steckt man durch die Mitte der Platte einen Draht und erwärmt denselben, so bildet die Grenzkurve des geschmolzenen Wachses im allgemeinen eine Ellipse. Bei isotropen Körpern, wie Glas, ist dagegen die Schmelzkurve ein Kreis.

Auch Hölzer zeigen nach verschiedenen Richtungen eine verschiedene Wärmeleitung. Sie ist am größten parallel zur Faser, am kleinsten senkrecht zu dieser. Auch nach der Methode von Sénarmont läßt sich dies beweisen.

2b) Flüssigkeiten. Wie bereits oben (S. 476) erwähnt wurde, findet bei den Flüssigkeiten die Wärmeübertragung im allgemeinen außer durch Leitung auch durch Strömung und zuweilen außerdem durch Strahlung statt. Bei den experimentellen Bestimmungen der Wärmeleitung von Flüssigkeiten ist es also erforderlich, jede Bewegung der flüssigen Teilchen auszuschließen, die durch den Vorgang der Wärmeleitung selbst etwa hervorgerufen werden könnte. Da die Flüssigkeiten bei Temperatursteigerung sich im allgemeinen ausdehnen, also spezifisch leichter werden, so ist bei der Untersuchung sowohl des stationären als auch des veränderlichen Zustandes dafür zu sorgen, daß das Temperaturgefälle vertikal von oben nach unten gerichtet ist, wo dann von Anfang an die heißen und leichten Teilchen oben, die kalten und schweren Teilchen unten gelagert sind.

Je nachdem die Flüssigkeit in einer vertikalen Säule oder in dünner Schicht untersucht wird, unterscheidet man die benutzten Anordnungen als Säulen- oder Lamellenmethode. — Es ergab sich, daß die Wärmeleitung der Flüssigkeiten sehr gering ist und im übrigen in keiner Beziehung zu ihrer inneren Reibung steht. Einige Flüssigkeiten zeigten bei zunehmender Temperatur eine Abnahme der Leitfähigkeit.

2c) Gase. Ebenso wie bei den Flüssigkeiten ist auch bei den Gasen der Wärmedurchgang in drei Teile: Leitung, Strömung und Strahlung zu zerlegen. Der Anteil der Strahlung tritt bei ihnen mehr hervor als bei den Flüssigkeiten, weil die Gase die Strahlen im allgemeinen nicht stark absorbieren, sondern fast ungeschwächt hindurchlassen. Auch die Strömung kommt bei den Gasen stärker zur Geltung als bei den Flüssigkeiten.

Für die experimentelle Bestimmung der einzelnen Teile der Wärmeübertragung war es von Bedeutung, daß die drei Teilvorgänge in verschiedener Weise vom Gasdruck abhängen. Der Strahlungsaustausch ist bei Gasen, die keine wesentliche Absorption besitzen, vom Druck nicht abhängig; die Leitung ist es innerhalb weiter Grenzen und verschwindet erst bei äußerster Verdünnung; die Strömung endlich kann bereits durch mäßige Druckverminderung beseitigt werden. So ergibt sich, neben anderen Versuchsmethoden, z. B. die folgende, um alle drei Teile der Wärmeübertragung je für sich zu bestimmen. Bei den Versuchen von Kundt und Warburg befand sich das Gefäß eines Quecksilberthermometers, welches erwärmt worden war, im Mittelpunkt einer Glaskugel. Die Kugel lag in schmelzendem Eis; die Luft aus derselben konnte durch eine Quecksilberluftpumpe bis zu einem sehr hohen Grade der Verdünnung herausgepumpt werden. Beobachtet wurde die zeitliche Temperaturabnahme des Thermometers. Bei gewöhnlichem Druck erfolgt dann die Abkühlung durch Strömung, Leitung und Strahlung. Bei Druckverminderung ist die Strömung beseitigt und die Wärme wird nur

durch Leitung und Strahlung abgegeben. Endlich bei höchster Verdünnung kommt nur noch die Strahlung zur Wirkung. — Für alle Gase nimmt die Wärmeleitung mit der Temperatur zu, was schon oben bei Besprechung der Isolierstoffe erwähnt wurde.

Die Unabhängigkeit der Wärmeleitung vom Druck findet aus den Anschauungen der kinetischen Gastheorie eine einfache Erklärung. Nehmen wir eine horizontale Gasschicht bestimmter Temperatur an, die an ihrer unteren Fläche an eine Schicht von niedrigerer Temperatur grenzt. Dann findet infolge der von der Theorie angenommenen hin und her gehenden Bewegung der Gasteilchen eine langsame Durchmischung der wärmeren und der kälteren Teilchen statt, indem durch die Grenzfläche sowohl wärmere Moleküle von oben nach unten als auch kältere von unten nach oben hinübertreten und dort zwischen Teilchen anderer Temperatur verbleiben. Sie unterscheiden sich von diesen zwar nicht materiell, wohl aber durch den Betrag ihrer kinetischen Energie, welche der absoluten Temperatur proportional ist. Nach kurzer Zeit wird sich der Temperaturunterschied, der durch die Berührungsfläche geflogenen Teilchen und ihrer neuen Umgebung infolge der Zusammenstöße der Teilchen ausgeglichen haben. Hierdurch wird aber die mittlere Energie der Teilchen der heißen Schicht und daher auch deren Temperatur erniedrigt und gleichzeitig die Energie der Gasteilchen der kalten Schicht und ebenso deren Temperatur erhöht. Auf diese Weise vollzieht sich in den Gasen die Wärmeleitung und der Temperaturausgleich. — Die Wärmemenge, die in der Zeiteinheit durch die Fläche hindurchtritt, hängt somit von der Zahl der Teilchen ab, die in dieser Zeit hindurchwandert. Wenn nun die in der Raumeinheit enthaltene Molekülzahl, also auch der Druck n-mal kleiner ist, so treten zwar aus den sich berührenden Schichten verschiedener Temperatur n-mal weniger Gasteilchen in der Zeiteinheit durch die Grenzflächen über. Da aber gleichzeitig die sogenannte freie Weglänge der Moleküle, d. h. die Strecke, welche dieselben im Mittel durchfliegen, ohne mit anderen Molekülen zusammen zu stoßen, n-mal größer ist, so können dafür dann Moleküle aus n-mal tiefer liegenden Schichten ungestört bis zu der Grenzfläche gelangen. Die Zahl der hinübertretenden Moleküle und daher auch die Menge der von ihnen transportierten Wärme ist also in beiden Fällen gleich groß, also vom Druck unabhängig.

Von theoretischem Interesse ist bei den Gasen noch folgender Punkt. Die oben (S. 476) angeführte Formel für den Wärmedurchgang durch eine zusammengesetzte feste Wand enthält die bisher nicht ausdrücklich hervorgehobene Voraussetzung, daß in der Berührungsfläche verschiedener Materialien, durch welche der Wärmestrom hindurchfließt, kein Temperatursprung herrscht, d. h. also, daß zu beiden Seiten der Fläche die zwei Materialien die gleiche Temperatur besitzen. Die Berechtigung dieser Annahme ist experimentell bestätigt worden, und sie gilt auch für die Berührung von festen und flüssigen Stoffen und von festen Stoffen und Gasen gewöhnlichen Druckes. Die kinetische Gastheorie führt aber zu der interessanten Folgerung, daß dies für sehr verdünnte Gase nicht mehr zutreffen kann, d. h. also, daß beim Wärmeübergang von der Oberfläche eines festen Körpers an ein stark verdünntes Gas die Oberfläche des ersteren und die Grenzfläche des letzteren nicht dieselbe Temperatur haben können. Es kommt nämlich alsdann den Teilchen eine verhältnismäßig große freie Weglänge zu, so daß sie, nach dem Anprall an die Oberfläche und nach dem Temperaturaustausch mit derselben, sich von ihr entfernend die allernächste Schicht ungestört durchfliegen können. Andererseits gelangen aber von der anderen Seite her kältere Teilchen in diese Grenzschicht hinein, und es kann sich daher in ihr nicht die gleiche Temperatur einstellen, welche die Oberfläche selbst besitzt. Letzteres ist nur der Fall, wenn bei gewöhnlichem Gasdruck die freie Weglänge so klein und die Zahl der Zusammenstöße der Moleküle in der Zeiteinheit so groß ist, daß die Mehrzahl der Teilchen in unmittelbarer Nähe der Oberfläche verbleibt und immer wieder an diese anprallt. — Diese Folgerung ist durch das Experiment bestätigt worden.

2d) B e s t i m m u n g d e r W ä r m e ü b e r g a n g s z a h l. Die in Teil 1 mehrfach erwähnte äußere Wärmeleitung h oder Wärmeübergangszahl α bedeutet die Wärmemenge, die in der Zeiteinheit von der Oberflächeneinheit (durch Leitung, Strahlung und Strömung) an ein flüssiges oder gasförmiges Medium abgegeben wird, wenn dieses 1^0 Temperaturdifferenz gegen die Oberfläche besitzt. Es läßt sich voraussehen, daß sich für h oder α keine einfachen Gesetzmäßigkeiten aufstellen lassen, da erstens die 3 Teile der Wärmeabgabe in verschiedener Weise von der Temperatur abhängen, da ferner die Strahlung von der Farbe der Oberfläche und endlich die Strömung nicht nur von der Form der Oberfläche, sondern auch von der Form und gegenseitigen Lagerung der benachbarten Körper abhängig ist.

Großes Interesse besitzen selbstverständlich die zur Aufklärung dieser Wärmeabgabe angestellten älteren wissenschaftlichen Versuche (z. B. die grundlegenden Beobachtungen von D u l o n g und P e t i t) sowie die verschiedenen Formeln, welche für die

sogenannte Erkaltungsgeschwindigkeit aufgestellt worden sind, d. h. für die in der Zeiteinheit erfolgende Aenderung der Temperatur der die Wärme abgebenden Fläche. Diese Ergebnisse sind jedoch meist nur für bestimmte Fälle verwendbar; auch hatten vielfach die Versuchskörper (z. B. erhitzte Drähte) zu kleine Dimensionen, als daß die gefundenen Werte in der Praxis benutzt werden könnten, um die Wärmeabgabe ausgedehnterer Flächen an ruhende oder bewegte Luft oder an Flüssigkeiten zu berechnen.

Somit ist das Beobachtungsmaterial noch ziemlich unsicher; erst neuerdings sind systematische Versuche über die Werte von α angestellt worden [18—21]. Im besonderen ist dabei auch der Wärmeübergang von strömenden Gasen und Dämpfen an Rohrwandungen untersucht und in seiner Abhängigkeit von Rohrdurchmesser, Rohrwandtemperatur, sowie Druck, Geschwindigkeit, Zähigkeit und Temperatur des strömenden Mediums festgestellt worden.

2e) Zahlenmaterial [22] [23]. Zur allgemeinen Orientierung über die Größenordnung, welche die Werte der Wärmeleitzahl λ für verschiedene Körperklassen besitzen, seien einige abgerundete Zahlenwerte für mittlere Temperaturen im technischen Maßsystem $\frac{\text{W.E.}}{\text{m.std.Grad}}$ angegeben. Aus denselben werden diejenigen des cm-gr-sec-Systems durch Division durch 360 erhalten.

Silber	360	Quecksilber	6,5	Sandstein	1,2
Kupfer	320	Eis	0,8	Beton	0,7
Gold	250	Wasser	0,5	Glas	0,35 bis 0,70
Zink	95	Alkohol	0,18	Ziegelstein	0,4
Messing	50 bis 100	Maschinenöl	0,1	Holz ⊥ zur Faser	0,13 bis 0,18
Platin	60	Wasserstoff	0,14	,, ‖ zur Faser	ca. 0,30
Nickel	50	Luft	0,02	Korkstein	0,045
Eisen	40 bis 50				

Für die Wärmeübergangszahl α sind $\left(\text{ebenfalls in technischem Maß } \frac{\text{W.E.}}{\text{m}^2\text{.std.Grad}}\right)$, für ausgedehnte Flächen und nicht zu große Temperaturdifferenzen die nachstehenden Werte in Gebrauch, aus denen man die entsprechenden des cm-gr-sec-Systemes durch Division durch 36 000 erhält.

Für siedendes Wasser $\alpha = 4000$ bis 6000, wobei der Wert durch günstige Bewegung des Wassers vergrößert, durch mangelhafte verkleinert wird. — Für kondensierenden Wasserdampf steigt α bis 10 000 bei Freiheit von Luft und Beseitigung des kondensierten Wassers. — Für ruhendes, nicht siedendes Wasser etwa $\alpha = 500$; je nachdem sich bei der Wärmeübertragung Strömungen ausbilden können oder nicht, ist α größer oder kleiner und liegt zwischen 2000 und 4000, wenn das Wasser durch ein Rührwerk bewegt wird. — Ist für ruhende Luft $\varDelta t$ die Differenz zwischen der Oberflächentemperatur und der mittleren Temperatur der Raumluft, so ist für senkrechte ebene Flächen bei Temperaturen, die von der gewöhnlichen Lufttemperatur nicht sehr abweichen,

$$\alpha = \sigma.10^8 + 3{,}0 + 0{,}08.\varDelta t, \quad \text{wenn } \varDelta t < 10^0,$$

$$\alpha = \sigma.10^8 + 2{,}2\sqrt[4]{\varDelta t}, \quad \text{wenn } \varDelta t > 10^0,$$

wo σ die Strahlungskonstante des Stefanschen Gesetzes bedeutet (s. oben S. 469). Für höhere Temperaturen ist α unter Berücksichtigung der Strahlungsgesetze zu berechnen. Für horizontale ebene Flächen ist α etwas größer als für vertikale. Bei bewegter Luft wächst α nicht unbeträchtlich mit der Geschwindigkeit.

3. Anwendungen. Aus den im 1. Abschnitte entwickelten Gesetzen der Wärmeübertragung und den im 2. Abschnitt mitgeteilten Zahlenwerten der für dieselbe maßgebenden physikalischen Konstanten (Wärmeleitzahl und Wärmeübergangszahl) lassen sich viele Erfahrungstatsachen ableiten und erklären.

3a) Die Davysche Sicherheitslampe. Dieselbe enthält eine von irgendeinem Brennstoff gespeiste offene Flamme, welche allseitig von einem feinen Drahtnetz umgeben ist. Durch die Maschen des letzteren können die Verbrennungsgase ungehindert austreten, wobei sie sich so stark abkühlen, daß sie selbst ein außerhalb des Netzes befindliches explosibles Gasgemisch nicht zu entzünden vermögen. Die starke Abkühlung erklärt sich daraus, daß der heiße Gasstrom mit den Drähten in innige Berührung kommt und diese infolge ihrer guten Leitfähigkeit und der großen Temperaturdifferenz, welche zwischen den vom heißen Gas getroffenen und den nichtgetroffenen Stellen besteht, jenem seine große Hitze schnell entziehen.

3b) Die Abkühlung des menschlichen Körpers. Da der menschliche Körper eine höhere Temperatur hat wie seine Umgebung, so gibt er dauernd Wärme an dieselbe ab und unterliegt somit beständig den hierfür geltenden Gesetzen. Einfach

liegen die Verhältnisse dann, wenn der Mensch sich in einem Raume befindet, der keine Körper höherer Temperatur enthält, wie z. B. in einem ungeheizten Zimmer. Der Körper gibt dann seine Wärme durch Leitung und Konvektion und (wie betont sein mag) auch in nicht geringem Grade durch Strahlung ab. Man hat festgestellt, daß die Wärmeabgabe geheizter Rohre von etwa 70° C an Räume gewöhnlicher Zimmertemperatur zu ungefähr 40% durch Strahlung erfolgt[24]). — Das verminderte körperliche Wohlbefinden, welches Menschen, die an Ofenheizung gewöhnt sind, in Wohnungen mit Zentralheizung empfinden, wird wohl mit Recht teilweise zu dieser Wärmeausstrahlung des menschlichen Körpers in Beziehung gesetzt[25]). Denn bei Ofenheizung, welche gewöhnlich des Nachts unterbrochen wird und daher nicht nur der Zimmerluft, sondern auch den Zimmerwänden Zeit gibt sich abzukühlen, empfindet der Mensch namentlich am frühen Morgen, bis die Wände sich durch die erneute Ofenheizung nach und nach durchgewärmt haben, eine erfrischende und belebende Abkühlung, welche durch die vermehrte Ausstrahlung seines Körpers gegen die kühlen Wände hervorgerufen wird. Wenn jedoch eine Zentralheizung nachts nur vermindert, aber nicht ganz abgestellt wird, so hat man in den Wohnungen auch bei gleicher Lufttemperatur oft schon vom frühen Morgen an das Gefühl einer drückenden Hitze wegen der hohen Temperatur der Zimmerwände und der dadurch verminderten Ausstrahlung des Körpers.

Von wesentlichem Einfluß auf die Wärmeabgabe des menschlichen Körpers ist ferner auch die Geschwindigkeit der ihn umgebenden Luft. Denn, wie oben erwähnt, wächst die Uebergangszahl α der Wärme vom Körper an die umgebende Luft mit deren Geschwindigkeit. Dabei kommt als wesentlicher Punkt für den menschlichen Körper noch der Feuchtigkeitsgehalt der Luft hinzu. Ein trockener kalter Ostwind erregt das Gefühl schneidender Kälte, während ein feuchter Seewind gleicher Temperatur und vielleicht sogar noch größerer Geschwindigkeit nur das Gefühl eines anregenden Reizes hervorruft. Im ersteren Falle ist die Kälteempfindung dadurch bedingt, daß der trockene Wind begierig die Feuchtigkeit von der Körperhaut aufnimmt und dieser daher die beträchtliche Verdunstungskälte entzieht. Der Seewind dagegen ist schon mit Feuchtigkeit gesättigt und kann daher auf der Haut keine Verdunstungskälte erzeugen. — Die wesentlich stärkere Wärmeentziehung, die ein kaltes Wasserbad gegenüber einem Luftbade gleicher Temperatur hervorruft, erklärt sich daraus, daß die Wärmeübergangszahl α für Wasser über 100 mal größer ist als für Luft.

Komplizierter sind die Verhältnisse der Wärmeabgabe des menschlichen Körpers, wenn er gleichzeitig eine Zustrahlung von einem heißeren Körper, z. B. von der Sonne, erfährt. Er erleidet dann eine Erwärmung, die man je nach der Jahreszeit freudig begrüßen und ausnutzen oder als lästig empfinden und daher möglichst vom Körper fernhalten wird. Anscheinend ähnliche, in Wirklichkeit jedoch im allgemeinen veränderte Verhältnisse liegen bei einem Luftballon vor. Bei einem solchen hatte sich bei einer wissenschaftlichen Fahrt wider Erwarten gezeigt, daß die Gasfüllung des mit hellem Stoff versehenen Ballons, nach einer längeren Zeit gleichmäßiger Sonnenbestrahlung die gleiche Temperatur angenommen hatte, wie ein geschwärztes Thermometer[26]). Die theoretische Behandlung des Problems ergab dann, daß dies Resultat gar nicht überraschend, sondern eine notwendige Folgerung aus der Thermodynamik sei[27]). Dem scheinen nun die praktischen Erfahrungen direkt zu widersprechen, daß im Sommer eine schwarze Kleidung den Körper heißer macht, wie eine helle.

Der Widerspruch löst sich dadurch auf, daß die Gleichheit zwischen Ballon- und Schwarzkugel-Thermometer sich nur unter zwei Bedingungen einstellt. Erstens muß der Wärmeaustausch mit Ausschluß jeder Konvektion und Leitung allein durch Strahlung erfolgen, was ja in hohen und sehr verdünnten Luftschichten der Fall ist; und zweitens muß Strahlungsgleichgewicht zwischen strahlendem und bestrahltem Körper bestehen, d. h. Ballon und Thermometer müssen in der Zeiteinheit in den Weltenraum ebensoviel Wärme ausstrahlen als sie von der zugestrahlten Sonnenstrahlung absorbieren und in Wärme umwandeln. — Beim menschlichen Körper sind diese beiden Voraussetzungen wohl nie erfüllt; selbst wenn von der Konvektion abgesehen werden könnte, würde sich ein Mensch nie so lange der Sonnenstrahlung aussetzen, bis er sich mit ihr im Strahlungsgleichgewicht befindet. Er nähert sich während der Bestrahlung nur diesem Gleichgewichtszustande, und zwar je nach der Farbe der Kleidung mit verschiedener Geschwindigkeit. Denn bei gleicher Zeit der Bestrahlung erwärmt sich die dunkle Kleidung infolge der größeren Absorption der auffallenden Strahlen schneller als die helle. In voller Uebereinstimmung mit der Erfahrung muß also erstere wärmer sein als letztere.

3c) **Die Wärmeableitung der Fußböden.** Von dem Wärmedurchgang durch Decken, Wände und Fußböden ist bis zum

gewissen Grade verschieden, die Ableitung der Wärme, die der Mensch vermittels seiner Füße oder ein anderes lebendes Wesen, das auf dem Boden liegt, durch diesen empfindet. In dem ersteren Falle herrscht Beharrungszustand der Temperaturverteilung und ferner besitzen Flächen, die den Begrenzungsflächen parallel sind, im allgemeinen die gleiche Temperatur, so daß der Wärmestrom senkrecht zu den Begrenzungsflächen verläuft. Dagegen wird die Körperwärme durch den Boden nach allen Richtungen, auch horizontal abgeleitet, da ja der ganze Boden niedrigere Temperatur besitzt als der menschliche Körper. Neben der Temperatur des Bodens wird also hier die Beschaffenheit seiner obersten Schicht das Maßgebende sein.

Diese Art der Wärmeableitung ist keine konstante Größe, sondern ändert sich mit der Zeit nach dem Aufsetzen des Fußes auf einen Boden. Aber doch ist eine vergleichsweise Bestimmung derselben möglich, wenn man z. B. einen elektrisch geheizten Körper (etwa einen Kupferklotz) dauernd mit einem konstanten Heizstrom beschickt und dann in bestimmten Zeitabschnitten die Temperatur beobachtet, die er auf dem zu untersuchenden Boden und dann auf einem als Vergleichsboden betrachteten annimmt [28] [29]). Je höher die Temperatur des Heizkörpers sich einstellt, desto geringer ist die Wärmeableitung des betreffenden Bodens, als desto „wärmer“ ist er gemäß dem üblichen Sprachgebrauch zu bezeichnen.

3d) Erdwärme. Recht verwickelt ist die Temperaturverteilung in der Oberflächenschicht des Erdkörpers. Dieselbe empfängt einerseits Wärme aus dem Inneren der Erde, von welcher Wärme es unentschieden bleiben mag, wieweit sie von dem Gehalte an radioaktiven Stoffen herrührt, und wieweit sie den Rest der Ballungswärme darstellt, die bei der Bildung des Erdkörpers frei geworden ist (vgl. den Artikel „Erdwärme“). Andererseits untersteht die Oberfläche den periodischen, täglichen und jährlichen Schwankungen der Sonnenbestrahlung. Die durch letztere hervorgerufenen Temperaturschwankungen sind einer annähernden theoretischen Schätzung zugänglich. Man kann berechnen, bis zu welcher Tiefe sich dieselben in der Erdrinde geltend machen, und mit welcher Geschwindigkeit dies geschieht. In der Praxis werden freilich diese Gesetzmäßigkeiten durch mancherlei störende Einflüsse verwischt. Zu letzteren ist auch die Wirkung unterirdischer Wasserläufe zu rechnen, welche den Ausgleich vorhandener Temperaturdifferenzen befördern. Neuere Versuche scheinen die übliche Annahme zu bestätigen, daß das Grundwasser eine mittlere Temperatur von + 10° C besitzt. Man erhält hierdurch für die Wärmedurchgangsberechnung in Räume, die teilweise in die Erde eingebaut werden sollen, eine wichtige Grundlage, nämlich die Lage und Gestalt der Isothermenfläche von + 10 °C.

3e) Wärmedurchgangsberechnungen. Um zahlenmäßig die Abhängigkeit des Wärmedurchganges durch einen Körper von dessen Zusammensetzung zu veranschaulichen, sei die Berechnung der Wärmedurchgangszahl k mit Hilfe der oben auf S. 468 und 469 gegebenen Formeln für einige spezielle Fälle (Wände und Fenster) durchgeführt.

ϑ_1 und ϑ_2 seien die Lufttemperaturen zu beiden Seiten einer Wand, dann ist die durch dieselbe strömende Wärme $Q = k.F.Z.(\vartheta_1 - \vartheta_2)$, worin k die Wärme bedeutet, die in einer Stunde durch 1 qm hindurchfließt, wenn die Luft zu beiden Seiten 1° Temperaturunterschied besitzt. k berechnete sich aus der Formel

$$\frac{1}{k} = \frac{1}{\alpha_1} + \sum \frac{\delta}{\lambda} + \frac{1}{\alpha_2}.$$

Mögen eine 40 cm starke Betonmauer und eine 50 cm starke Ziegelsteinmauer je einmal mit 6 cm, das andere Mal mit 8 cm starken Korkplatten isoliert sein, so ist zu setzen $\delta_{\mathrm{Beton}} = 0{,}4$ m, $\delta_{\mathrm{Ziegel}} = 0{,}5$ m, $\delta_{\mathrm{Kork}} = 0{,}06$ m bezw. 0,08 m; ferner $\lambda_{\mathrm{Beton}} = 0{,}7$, $\lambda_{\mathrm{Ziegel}} = 0{,}4$, $\lambda_{\mathrm{Kork}} = 0{,}045$. Für die innere, an einen geschlossenen Raum grenzende Seite der Mauer setzen wir $\alpha_1 = 8$, für die äußere, an die freie und durch Winde bewegte Luft grenzende Seite $\alpha_2 = 25$. Dann ergeben sich für k folgende Werte:

Beton	(nicht isoliert)	k = 1,4
,,	mit 6 cm Kork	k = 0,48
,,	mit 8 cm Kork	k = 0,40
Ziegelmauer	(nicht isoliert)	k = 0,71
,,	mit 6 cm Kork	k = 0,36
,,	mit 8 cm Kork	k = 0,31.

Die Formel S. 469 benutzen wir zur Berechnung des Wärmedurchganges durch Fenster, und zwar durch Einfach-, Doppel- und Dreifachfenster. In der Gleichung $Q = k.F.Z.(\vartheta_1 - \vartheta_2)$ hat jetzt k die Bedeutung:

$$\frac{1}{k} = \frac{1}{\alpha_1} + \sum \frac{\delta}{\lambda} + \sum \frac{1}{\frac{k'}{a} + C^1} + \frac{1}{\alpha_2}$$

und ferner ist

$$\frac{1}{C^1} = \frac{1}{C_1} + \frac{1}{C_2} - \frac{1}{C}.$$

C_1, C_2, C bezeichnen die mit 10^8 multiplizierten Konstanten des Stefanschen Strahlungsgesetzes für die beiden die Lufträume begrenzenden Platten und den absolut schwarzen Körper. Für die Glasfenster ist $C_1 = C_2 = 4{,}4$ und ferner C = 4,6. Die Scheiben mögen eine Stärke $\delta = 0{,}003$ m haben, ihre Wärmeleitzahl ist $\lambda = 0{,}6$. Bei dem Doppelfenster sei ihr Abstand a = 0,14 m; zwischen dieselben sei beim Dreifachfenster eine Scheibe zwischengeschoben, so daß bei diesem der Scheibenabstand a = 0,07 m beträgt. In beiden Fällen ist k' = 0,07 anzunehmen. Die Wärmedurchgangszahl hat dann folgende Werte:

Einfachfenster:

$$k = \frac{1}{\frac{1}{8} + \frac{0{,}003}{0{,}6} + \frac{1}{25}} = 5{,}9;$$

Doppelfenster:

$$k = \frac{1}{\frac{1}{8} + 2 \cdot \frac{0{,}003}{0{,}6} + \frac{1}{0{,}5 + 4{,}4} + \frac{1}{25}} = 2{,}7;$$

Dreifachfenster:

$$k = \frac{1}{\frac{1}{8} + 3 \cdot \frac{0{,}003}{0{,}6} + 2 \frac{1}{1 + 4{,}4} + \frac{1}{25}} = 1{,}9.$$

Bemerkenswert ist die ziemlich beträchtliche Verminderung des Wärmedurchganges, welche Dreifachfenster gegenüber Doppelfestern bewirken.

Literatur. *Zu* **1**: *1)* **G. Kirchhoff**, *Vorlesungen über die Theorie der Wärme. Leipzig 1894.* — *2)* **H. von Helmholtz**, *Vorlesungen über Theorie der Wärme. Leipzig 1903.* — *3)* **E. Mach**, *Die Prinzipien der Wärmelehre. Leipzig 1900.* — *4)* **Riemann-Weber**, *Partielle Differentialgleichungen, Bd.* **2**. *Braunschweig 1901. 5) Enzyklopädie d. math. Wiss., V,* **1**: *Rechnungsmethoden und Meßmethoden.* — *6)* **H. Rietschel und K. Brabbée**, *Leitfaden zum Berechnen und Entwerfen von Lüftungs- und Heizungsanlagen. Berlin 1913.* — *7)* **L. Dietz**, *Ventilations- u. Heizungsanlagen. München-Berlin 1909.* — *8)* **A. Gramberg**, *Heizung und Lüftung von Gebäuden. Berlin 1909.* — *9)* **R. Mollier**, *Zeitschr. d. Ver. deutsch. Ing. (Z. d. V. d. I.),* **1897**, *S. 153.* — *10)* **W. Nusselt**, *Mitt. über Forsch.-Arbeiten, herausgeg. v. Ver. deutsch. Ing. Heft* **63/64**, *S. 72, 1909.* — *11)* **Derselbe**, *Z. d. V. d. I.,* **1909**, *S. 1750 und* **1910**, *S. 1154.* — *12)* **H. Gröber**, *Gesundheitsingenieur,* **1912**, *S. 929.*

Zu **2**: *13)* **W. Nusselt**, *Z. d. V. d. I.,* **1908**, *S. 906.* — *14)* **A. Eucken**, *Ann. d. Phys.,* **34**, *185, 1911.* — *15)* **H. Gröber**, *Z. d. V. d. I.,* **1910**, *S. 1319.* — *16)* **R. Poensgen**, *Z. d. V. d. I.,* **1912**, *S. 1653.* — *17)* **G. Mie**, *Lehrbuch der Elektrizität und des Magnetismus. Stuttgart 1910.* — *18)* **W. Nusselt**, *Forsch., Heft* **63/64**, *S. 72, 1909.* — *19)* **F. Wamsler**, *Z. d. V. d. I.,* **1911**, *S. 599.* — *20)* **A. Soennecken**, *Forsch.-Heft* **108/109**, *33, 1911.* — *21)* **H. Gröber**, *Z. d. V. d. I.,* **1912**, *S. 421 und Forsch.-Heft* **130**, *1, 1912.* — *22)* **Landolt-Börnstein**, *Phys.-chem. Tabellen. Berlin 1912.* — *23)* **„Hütte"**, *Des Ingenieurs Taschenbuch, Bd.* **1**. *Berlin 1911.*

Zu **3**: *24)* **F. Wamsler**, *a. a. O.* — *25)* **H. Recknagel**, *Zeitschr. „Die Hygiene",* **2**, *S. 3, 1912.* — *26)* **K. Bassus und A. Schmauss**, *Zeitschr. f. Flugtechnik und Motorluftschiffahrt,* **1912**, *S. 258.* — *27)* **R. Emden**, *Ebenda,* **1912**, *S. 315.* — *28)* **H. Mollier**, *Gesundheitsingenieur,* **1910**, *S. 93 u. 486.* — *29)* **F. Eichbauer**, *Gesundheitsingenieur,* **1912**, *S. 897.*

Oscar Knoblauch.

Wärmemaschinen.

1. Allgemeines. Wärmemaschinen soll der allgemeine Ausdruck sein, unter den zusammengefaßt werden die Wärmekraftmaschinen, in denen Wärme in Arbeit verwandelt wird, und andererseits die Umkehrungen derselben, bei denen Arbeit zur Erzielung von Wärmewirkungen verwendet wird — insbesondere die Kühlmaschine.

In den Wärmemaschinenanlagen wird ein Kreisprozeß ausgeführt, dessen praktisches Endergebnis eine Verwandlung von Wärme in Arbeit oder umgekehrt ist. Der umgesetzte Betrag ist gegeben durch den Inhalt der Fläche, die durch Darstellung des Kreisprozesses im Druck-Volumen-Diagramm bestimmt wird (vgl. den Artikel „Energielehre" Bd. III S. 517).

Nur ein Bruchteil der Wärme kann in der Kraftmaschine in Arbeit verwandelt werden. Der in Wirklichkeit im gewollten Sinne verlaufende Wärmeumsatz ist naturgemäß noch kleiner als theoretisch möglich wäre. Bezeichnen wir mit N_1 die in der Zeiteinheit zugeführte Wärmemenge, im allgemeinen also den Heizwert der verbrannten Brennstoffmenge, bezeichnen wir andererseits mit N_2 diejenige Arbeit, die wir der Maschine entnehmen (beide natürlich im gleichen Maß, kalorisch oder mechanisch, auszudrücken), so ist das Verhältnis $N_2 : N_1 = \eta$ der Wirkungsgrad, mit dem die Umsetzung insgesamt erfolgt ist. Der Wirkungsgrad thermischer Umsetzungen pflegt erheblich kleiner als eins zu sein.

Bei Ausführung des Kreisprozesses wird die Wärme einem Mittel abwechselnd zugeführt und entzogen, das man als Wärmeträger bezeichnet. Die Wahl des Wärmeträgers ist theoretisch gleichgültig, insofern als der erzielbare Wirkungsgrad des Kreisprozesses, sofern er umkehrbar verläuft, nach allgemeinen wärmetheoretischen Grundsätzen (zweiter Hauptsatz) lediglich von den Temperaturgrenzen abhängt, zwischen denen der Kreisprozeß sich abspielt (vgl. denselben Artikel). Praktisch lassen sich aber mit verschiedenen Wärmeträgern sehr verschiedene Temperaturgrenzen ausnutzen. Außerdem kann man bei verschiedenen Wärmeträgern in stark verschiedenem Maße die irreversiblen Nebenvorgänge vermeiden, die jederzeit Verluste bedeuten. Aus beiden Gründen werden praktisch verschiedene Wirkungsgrade erreicht.

In praktischer Hinsicht ist die bestmögliche Ausnutzung der Wärme — bester Wirkungsgrad — stets nur eine der zu erfüllenden Bedingungen. Der Anschaffungspreis der Einrichtung wird daneben eine maßgebende Rolle spielen, ferner der Raumbedarf, die Betriebssicherheit und anderes.

Als Wärmeträger für Kraftmaschinen kommen in Frage:

1. Luft in den sogenannten Heißluft- oder Feuerluftmaschinen. Die Wärme wird atmosphärischer Luft abwechselnd zugeführt und entzogen.

2. Wasserdampf. Wasser wird im Dampfkessel durch Wärmezufuhr verdampft, die entstehende Spannung in der Dampfmaschine oder Dampfturbine ausgenutzt.

3. Verbrennungsgase als Ergebnis einer im Inneren des Kraftzylinders stattfindenden Verbrennung bei den Verbrennungskraftmaschinen, unter welchem Namen man Gasmaschinen, die verschiedenen Maschinen für flüssige Brennstoffe einschließlich der Diesel- und andere Oelmotore zusammenfaßt. Die Gasturbine befindet sich noch im Stadium des Entstehens.

Quelle der zuzuführenden Wärme ist in der Regel ein Verbrennungsvorgang, der bei 1 und 2 außerhalb der eigentlichen Maschine stattfindet, bei 3 jedoch im Zylinder derselben. In Hinsicht der Vermeidung irreversibler Vorgänge ist letzteres Verfahren ersichtlich vorzuziehen. Die Abkühlung des Wärmeträgers behufs Abführung der nicht mehr ausnutzbaren Wärme auf der unteren Temperaturgrenze erfolgt entweder durch Kühlwasser (so bei der Kondensationsdampfmaschine), worauf der abgekühlte Wärmeträger wieder von neuem in den Kreisprozeß eingeführt und benutzt werden kann. Die Maschine führt dann einen geschlossenen Kreisprozeß aus. Die einfachste Art der Wärmeabführung ist es aber, den noch mäßig warmen Wärmeträger nach getaner Arbeit ins Freie zu entlassen, so daß sein Wärmeinhalt sich durch Mischung der Umgebung mitteilt; dafür werden neue gleiche Mengen kalten Wärmeträgers eingenommen. Die Ausführung von solchen offenen Kreisprozessen hat zur Voraussetzung, daß der Wärmeträger wenig kostbar ist. Offene Kreisprozesse kommen fast nur mit Wasser und Luft in Frage, aber selbst Wasser ist nicht überall beliebig zu haben.

Wie die Wahl des Wärmeträgers gleichgültig für die gesamte Maschinenanordnung ist, zeigt später ein Vergleich von Figur 3 und 4, die in äußerlich gleicher Anordnung eine Heißluftmaschine und eine Dampfmaschine zur Darstellung bringen, beide zum Zwecke der Vergleichung in altmodischer Balanzierbauart. An den Figuren läßt sich zugleich der Einfluß des Wärmeträgers auf die praktischen Betriebsverhältnisse erläutern.

2. Der Indikator und sein Diagramm. Der Indikator (Fig. 1 und 2) ist ein wichtiges

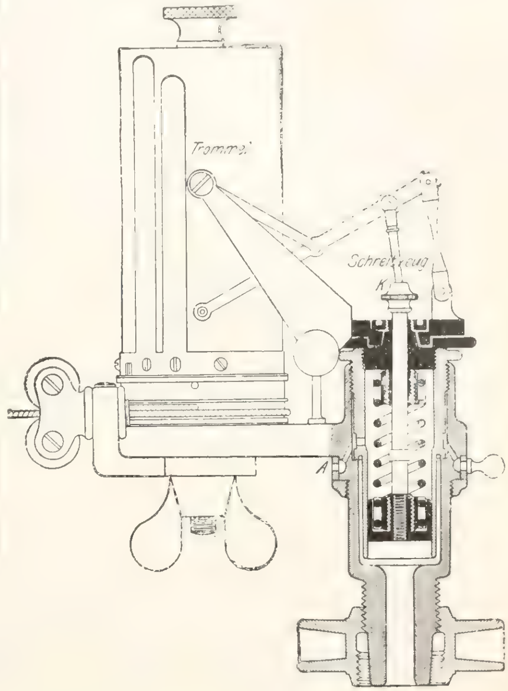


Fig. 1.

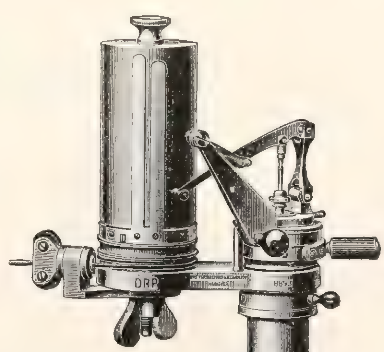


Fig. 2.

Instrument zum Messen der Arbeitserzeugung bei Kolbenmaschinen. Er zeichnet das Volumen-Druck-Diagramm unmittelbar auf, daher stellt die vom Schreibstift umfahrene Fläche die bei einem Hub der Ma-

schine geleistete Arbeit dar (vgl. den Artikel „Energielehre“ Bd. III S. 515).

Die Aufschreibung des Volumen-Druck-Diagramms erfolgt auf ein Papier, das auf die Schreibtrommel mittels Spannfedern aufgespannt wird. Die Schreibtrommel ist ein um die senkrechte Achse drehbarer Zylinder, der mittels Schnurzuges von einem hin und hergehenden Maschinenteil, meist vom Kreuzkopf der Maschine (s. Fig. 5) in Bewegung gesetzt wird. Eine Feder dient zur Rückführung der Trommel, indem sie die antreibende Schnur jederzeit gespannt hält. Die Trommeldrehungen und daher die Papierbewegungen sind proportional der Bewegung des Maschinenkolbens, also auch dem Volumen, das dem Wärmeträger zur Verfügung steht. Daher werden im wagerechten Sinn die Volumina des Wärmeträgers aufgezeichnet.

Andererseits bewegt sich der Schreibstift im senkrechten Sinne, parallel zur Trommelachse, unter dem Einfluß der Kräfte, die unter dem Indikatorkolben angreifen und ihn entgegen der Kraft einer (auswechselbaren) Meßfeder aufwärts zu drücken suchen. Die Zusammendrückungen der Feder, also die Bewegungen des Kolbens und, bei kinematisch richtiger Anordnung des Schreibzeuggetriebes, auch die Bewegungen des Schreibstiftes sind proportional den Kräften, die auf den Kolben wirken, oder den Spannungen, die unter dem Kolben in das Zylinderinnere eintreten. Der Indikatorkolben bewegt sich deshalb gasdicht im Indikatorzylinder, der Raum oberhalb des Kolbens steht frei mit der Atmosphäre in Verbindung, (Bohrung A in Fig. 1), der Raum unter dem Kolben aber kann durch eine Verschraubung an denjenigen Raum angeschlossen werden, dessen Druck registriert werden soll.

Schraubt man den Indikator an die Indikatorstutzen, die der Zylinder einer Kolbenmaschine stets hat (JJ_2 in Figur 5), so ist — nach Oeffnen eines Hahnes — das Indikatorinnere mit dem Maschinenzylinder in Verbindung, und die Drucke in beiden Räumen sind (annähernd) die gleichen. Dann werden die Drucke im Maschinenzylinder auf dem Indikatorpapier senkrecht aufgetragen.

Im ganzen entsteht also ein Volumen-Druck-Diagramm, dessen Fläche ein Maß für die vom Wärmeträger abgegebene, vom Maschinenkolben aufgenommene Arbeit bildet. Auf die Auswertung des Indikatordiagramms können wir hier nicht eingehen. Nur so viel sei erwähnt, daß die Diagrammfläche die bei einem Maschinenhub umgesetzte Arbeit darstellt; zur Bestimmung der indizierten Maschinenleistung hat man also mit der Umlaufzahl der Maschine zu multiplizieren.

3. Heißluftmaschine. Figur 3 ist eine Heißluftmaschine. Wenn die Maschine in Betrieb ist, saugt der Kompressionskolben durch die Klappe e Luft ein und drückt sie (mit etwa 1½ Atmosphären Ueberdruck) durch die Klappe a in den Ofen. Im Ofen durchstreicht die Luft eine brennende Koksschicht und unterhält dadurch selbst die

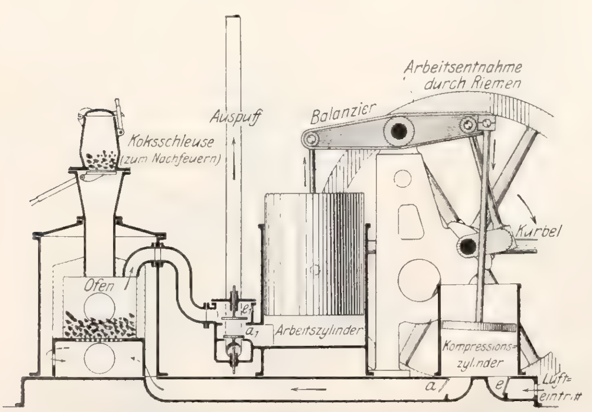


Fig. 3.

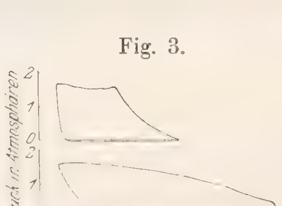


Fig. 3d.

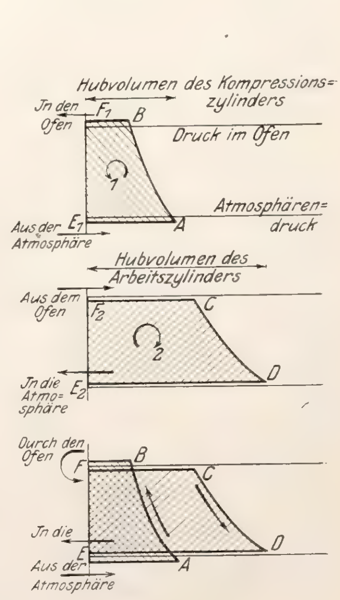


Fig. 3a bis c.

Verbrennung des Koks. Mit der Umwandlung des Luftsauerstoffs in Kohlensäure ist an sich eine Volumänderung nicht verbunden (Regel von Avogadro). Doch nehmen die Verbrennungsgase infolge der Temperatursteigerung ein größeres Volumen an und verrichten, durch das gesteuerte Ventil e_1 eintretend und durch a_1 austretend, im Arbeitszylinder mehr Arbeit, als für die Kompression des kleineren Volumens im Kompressionszylinder verbraucht wurde. Der Arbeitszylinder arbeitet durch den Balanzier auf die Kurbel und treibt das Schwungrad. Ein Teil der vom Arbeitszylinder verrichteten Arbeit wird im Kompressionszylinder, ein weiterer Teil im Getriebe verbraucht, der Rest steht am Schwungrad zur Verfügung und kann durch einen Riemen oder sonstwie abgenommen werden.

Ueber die Arbeitsvorgänge in den Zylindern geben die Druck-Volumen-Diagramme Figur 3a bis c Aufschluß. Die Kompressions- und Arbeitsvorgänge spielen sich theoretisch zwischen dem Atmosphärendruck und dem Druck im Ofen ab. Bei E_1 wird kalte Luft aus der Atmosphäre angesaugt, dem Volumen nach die Strecke E_1A, die das Volumen des Kompressionszylinders darstellt. Beim Rückgang des Kompressionskolbens findet zunächst Drucksteigerung (etwa adiabatisch) nach Kurve AB statt. Gegen Ende des Abwärtshubes drückt der Kompressionskolben die komprimierte Luft in den Ofen, Linie BF_1. Die Lage der Linie E_1A etwas unterhalb der Atmosphärenlinie und von F_1B etwas oberhalb des Ofendruckes entspricht den Strömungswiderständen in den Klappen und Kanälen.

In den Ofen wird ein Luftvolumen F_1B eingeführt. Dasselbe vergrößert sich durch die mit der Verbrennung verbundene Erwärmung auf F_2C (Fig. 3b). Dieses Volumen tritt, entsprechend durch das Einlaßventil e_1 eingesteuert, aus dem Ofen in den Arbeitszylinder. Wenn der Arbeitszylinder sich entsprechend dem Volumen F_2C gehoben hat, schließt das Einlaßventil ab, und beim weiteren Hub bis D expandiert die vorher komprimierte Luft. Ist der Kolben in seiner höchsten Stellung angelangt, Volumen E_2D, so kehrt er nach den Gesetzen des Kurbeltriebes um, und da gleichzeitig das Ventil a_1 sich öffnet, so wird die Luft durch den Auspuff in die Atmosphäre gelassen. Die Ausblaselinie DE_2 liegt etwas über der des Atmosphärendruckes, entsprechend den Widerständen der Auspuffleitung, deren Ueberwindung einen irreversiblen Vorgang und daher einen Verlust darstellt.

Daß die beiden Vorgänge im Kompressions- und im Arbeitszylinder zusammen einen Kreisprozeß bilden, zeigt Figur 3c. Die beiden Diagramme 3a und 3b sind übereinandergelegt. Sie waren bereits wechselseitig schraffiert, dies und die Pfeile 1 und 2 deuten an, daß sie in verschiedenem Sinne umfahren sind, so daß das erste Arbeitsverbrauch, das zweite Arbeitsgewinn darstellt. In Figur 3c hebt sich die kreuzschraffierte Fläche, als einmal gewonnen und einmal verbraucht, heraus, und es bleibt der durch Fläche ABCD dargestellte Arbeitsgewinn der Gesamtmaschine. Diese Fläche entsteht durch Ausführung eines Kreisprozesses, der aus folgenden Vorgängen besteht: einer (annähernd adiabatischen) Kompression nach Linie AB, einer Wärmezufuhr bei unverändertem Druck (isobar) BC, einer etwa adiabatischen Expansion CD, und einer Volumenverminderung DA durch Wärmeabfuhr bei gleichem Druck. Die schmalen wagerechten Verlustflächen links von B und von A entsprechen den Strömungswiderständen in den Klappen, Ventilen und Rohren; sie stellen irreversible Vorgänge dar, und sind als solche im Maschinenbetriebe tunlichst einzuschränken (große Klappen- und Kanalweiten!); der entsprechende Arbeitsverbrauch geht von der durch Fläche ABCD dargestellten Arbeitserzeugung sogleich ab und wird gar nicht erst vom Wärmeträger auf den Kolben übertragen.

Der Kreisprozeß wird offen ausgeführt. Geschlossen wäre er, wenn die Auspuffluft durch einen Kühler geführt und dann wieder als Eintrittsluft verwendet würde. Zu dieser Maßnahme besteht kein Anlaß, da Luft überall in genügender Menge verfügbar ist.

Eine weitere Abänderung an der Durchführung des Kreisprozesses — nicht aber an diesem selbst — bestände darin, daß man nicht die wärmetragende Luft selbst zur Verbrennung ausnutzte, sondern im Ofen anderweit unter Luftzuführung (ohne Druck) ein Feuer unterhielte, und die erzeugte Wärme durch vielleicht aus Eisen bestehende Wandungen hindurch auf die wärmetragende Luft übertrüge. Die Aenderung wäre äußerlicher Natur, und würde die Maschine zu einer **Heißluftmaschine** im engeren Sinne machen, während die in Figur 3 dargestellte Abart wohl als **Feuerluftmaschine** bezeichnet wird.

Fläche ABCD stellt, nach Abzug der schmalen links von B und von A liegenden Verluststreifen, diejenige Arbeit dar, die von der wärmetragenden Luft an das Getriebe der Maschine abgegeben wird. Man bezeichnet sie als **indizierte Arbeit**, weil sie ermittelt werden kann durch Aufnehmen von Indikatordiagrammen einerseits am Arbeitszylinder, andererseits am Kompressionszylinder. Die beiden so erhaltenen Diagramme stellen dasselbe dar wie Figur 3a und 3b, der Unterschied ihrer Flächen ist

daher — entsprechend Figur 3c — sogleich ein Maß für die indizierte Leistung. Figur 3d zeigt zwei mit dem Indikator aufgenommene Diagramme einer Heißluftmaschine nach Figur 3. Die Diagrammflächen stellen die Arbeit eines Hubes dar; zur Ermittelung der Leistung (der sekundlich gelieferten Arbeit) muß man die Umlaufzahl der Maschine berücksichtigen. Die am Schwungrad abzunehmende Nutzleistung (Bremsleistung, effektive Leistung) ist noch um die Reibungsverluste im Getriebe der Maschine kleiner als die indizierte.

4. Dampfmaschine. In Figur 4 ist eine Dampfkraftanlage zur Darstellung gebracht, bestehend aus dem Dampfkessel und der Dampfmaschine, die beide z. B. in der Lokomotive oder Lokomobile eng vereinigt sind.

In dem Dampfkessel wird durch Verfeuern von Kohlen Wasser in Dampf verwandelt, der Dampf tritt durch die Dampfleitung in den Dampfzylinder über, und wird in diesen durch die von der Kurbelwelle aus zwangläufig bewegte Steuerung passend eingeführt, so daß er stets Kräfte im Sinne der Kolbenbewegung abwechselnd aufwärts- und abwärtswirkend ausübt. Daß der Dampfzylinder doppeltwirkend ist, im Gegensatz zu dem einfachwirkenden Arbeitszylinder der Heißluftmaschine, ist wärmetheoretisch belanglos, ist jedoch vorteilhaft für die Größe des Schwungrades, das nicht wie bei Figur 3 schwer genug sein muß, um während des Rückganges allein den Arbeitsbedarf zu decken. Nach getaner Arbeit entweicht der Dampf aus dem Dampfzylinder in den Auspuff. Die wechselseitig zu bewirkende Verbindung des Zylinderinnern jeder Seite mit dem Kessel und andererseits mit dem Auspuff wird durch Steuerorgane bewirkt, die zwangläufig von der Kurbelwelle aus angetrieben werden. Als Steuerorgan ist der von James Watt angegebene Muschelschieber gezeichnet, der beide Zylinderseiten zugleich bedient. In der gezeichneten höchsten Stellung steht die obere Zylinderseite mit dem Auspuff, die untere mit dem Einlaß in Verbindung, der Kolben geht also aufwärts. Bei der tiefsten Schieberstellung ist die Verbindung der Räume die umgekehrte, der Kolben geht also abwärts. In der Mittelstellung sperrt der Schieber beide Zylinderseiten ganz ab; der Dampf wird also, wenn die Maschine unter dem Einfluß des Schwungrades weiterläuft, einerseits komprimiert werden, andererseits expandiert er.

Die durch die Anordnung der Einzelteile in den Figuren 3 und 4 zum Ausdruck gebrachte Uebereinstimmung im Wesen der beiden Maschinenarten tritt hervor, wenn man beachtet, daß die Dampfkraftanlage (bestehend aus Kessel und Maschine) einer Speisepumpe für den Dampfkessel zum Ersatz des verdampften Wassers bedarf. Die Speisepumpe, Figur 4, drückt dem Gewicht nach die gleiche Wassermenge bei jedem Hube in den Kessel hinein, die in Dampfform in der gleichen Zeit entweicht. Die Speisepumpe ist also gleichbedeutend mit dem Kompressionszylinder der Heißluftmaschine, sie hat das Wasser unter den Druck des Kessels zu setzen. Der Dampfkessel entspricht dem Ofen der Heißluftmaschine.

Im Diagramm des Kreisprozesses Figur 4a sind sogleich die Diagramme der Pumpe und des Arbeitszylinders übereinander gelegt (entsprechend Figur 3c, unter Weglassung der Einzeldiagramme, die Figur 3a und 3b entsprächen). Das Wasser führt im ganzen folgenden Kreislauf aus. Bei jedem Hube der Maschine wird eine Wassermenge gleich dem Hubvolumen EA der Speisepumpe

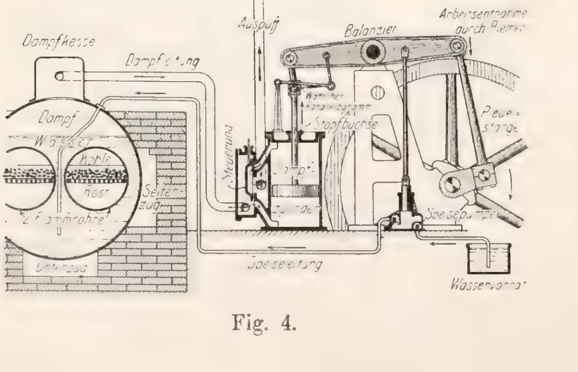


Fig. 4.

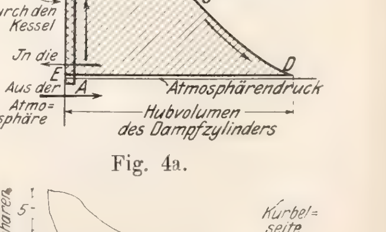


Fig. 4a.

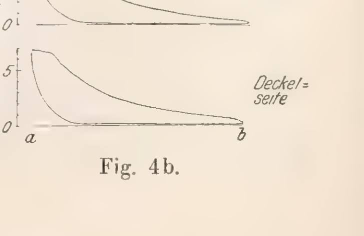


Fig. 4b.

angesaugt, gemäß Linie AB unter Gegendruck gesetzt und in den Kessel hineingedrückt. In den Kessel hinein gelangt das kleine Wasservolumen BF, das sich durch Verdampfung auf das große Dampfvolumen FC vermehrt. Dieses Volumen tritt in den Dampfzylinder über, der sich während des Hubes FC mit Dampf von beinahe Kesselspannung füllt. Bei C schneidet die Steuerung den Dampf ab, und der im Zylinder eingeschlossene Dampf expandiert nach Linie CD. Von D bis E wird der Dampf gegen den Atmosphärendruck aus dem Zylinder herausgeschoben, und verläßt ihn durch den Auspuff. Auch dieses Diagramm stellt einen Kreisprozeß dar, und zwar bleibt für die Gesamtmaschine die Fläche ABCD als bei einem Hub indizierte Arbeit. Diese Fläche ergibt sich als Unterschied aus der Arbeitserzeugung im Dampfzylinder und dem Arbeitsverbrauch der Speisepumpe.

In Figur 4b sind die mit dem Indikator wirklich aufgenommenen Diagramme einer Dampfmaschine abgebildet, je eines von jeder Seite des Kolbens.

Die Anordnung der Dampfmaschine als Balanziermaschine ist veraltet; sie wurde des Vergleiches mit Figur 3 wegen gewählt. Figur 5 zeigt die üblichste Form der Dampf-

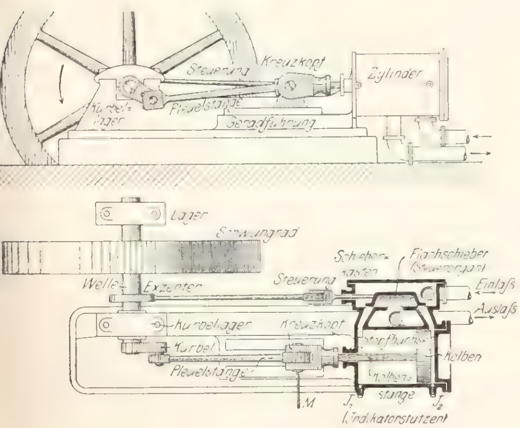


Fig. 5.

maschine als liegende Maschine; die Benennung der Teile ist in die Figur eingetragen. Das Kurbelgetriebe verwandelt die hin und her gehende Bewegung des Kolbens in die umlaufende des Schwungrades. Als Steuerorgan dient wieder der Flachschieber von James Watt, der durch Exzenter angetrieben wird.

5. Wahl des Wärmeträgers für Kraftmaschinen. Die Vorgänge in den Maschinen, Figur 3 und 4, sind ersichtlich grundsätzlich gleichartig, wenn man der Heißluftmaschine nicht nur die Dampfmaschine (Dampfturbine), sondern die ganze Dampfkraftanlage gegenüberstellt. In der praktischen Ausführung des Kreisprozesses ergeben sich für die beiden Wärmeträger: Luft einerseits, Wasserdampf andererseits folgende Unterschiede.

Für die Ausnutzung der Wärme in der Heißluftmaschine stehen sehr weite Temperaturgrenzen zur Verfügung. Als untere Grenze ist die Temperatur der Umgebung anzusehen (20° C = 293° abs.). Die höchste im Verlauf des Kreisprozesses vorkommende Temperatur wäre diejenige der Feuergase im Ofen, die zu 1000° C = 1273° abs. geschätzt werden kann. Für einen zwischen diesen Temperaturgrenzen sich abspielenden Carnotprozeß würde nach dem zweiten Hauptsatz folgender Bruchteil der verfügbaren (im Brennstoff als Heizwert steckenden) Wärme ausgenutzt werden können. Der Wirkungsgrad eines Carnotprozesses wäre

$$\eta = \frac{1273 - 293}{1273} = 0{,}77.$$

Die thermische Ausnutzung der Wärme in der Heißluftmaschine könnte hiernach mit 77 Prozent sehr günstig sein. Doch bleibt zu bedenken, daß der in Figur 3c dargestellte Kreisprozeß von dem Carnotschen erheblich abweicht.

In thermischer Hinsicht ist die Dampfkraftanlage zunächst ungünstiger gestellt. Weder kann man die Umgebungstemperatur als untere noch etwa die Verbrennungstemperatur der Kohle auf dem Rost, Figur 4, als obere Grenze für den Kreisprozeß ansehen. Denn die Feuertemperatur teilt sich dem Wärmeträger keineswegs mit. Der Natur der Sache nach muß zwischen verbrannter Kohle und dem Wärmeträger eine Trennungswand (die Kesselwandung) vorhanden sein. Die Eigenschaften des Eisens setzen etwa 450° C als unbedingt oberste Grenze im Kreisprozeß, den der Dampf ausführt; solange man nach Figur 4 mit gesättigtem Dampf arbeitet, bildet die Höhe der auftretenden Drucke schon viel früher eine obere Temperaturgrenze. Beim Verdampfungsvorgang hängen Druck und Temperatur eindeutig nach der Spannungskurve des Wasserdampfes voneinander ab, und danach werden bei Erreichung von 180° C 10 Atmosphären Ueberdruck im Kessel herrschen, bei Erreichung von 210° C aber bereits 20 Atmosphären. Rücksichten auf die Festigkeit aller Bauteile lassen Drucke von mehr als 20 Atmosphären als praktisch untunlich erscheinen, und so bildet für Sattdampfmaschinen schon etwa 210° C die obere Grenze, über die hinaus die Dampftemperatur nicht gesteigert werden kann.

Die untere Grenze ist zunächst dadurch gegeben, daß der Dampf in die Atmosphäre entweichen muß, daß aber nach der Spannungskurve des Wasserdampfes dem Atmosphärendruck eine Siede- (oder Kondensations-) Temperatur von 100° C entspricht. Daß man das Speisewasser kälter in den Kessel hineinbringt, ist belanglos, weil bei der Erwärmung der Flüssigkeit nur kleine Volumänderungen und daher geringe Arbeitsumsätze stattfinden.

Der Kreisprozeß in der mit Auspuff arbeitenden Sattdampfkraftanlage spielt sich also für gesättigten Dampf zwischen den Temperaturen 100° C (373° abs.) und höchstens 210° C (483° abs.) ab; der höchsterreichbare Wirkungsgrad würde

$$\eta = \frac{483 - 373}{483} = 0{,}23$$

betragen.

Die Temperaturgrenzen lassen sich nach oben hin durch Einführung der Ueberhitzung, nach unten hin durch Einführung des Kondensationsbetriebes erweitern, allerdings auf Kosten der Einfachheit des Betriebes. Der Dampf wird überhitzt, indem man ihn nach dem Verlassen des Kessels (nachdem er also nicht mehr mit Wasser in Berührung ist) an feuerberührten Heizflächen vorbeiführt. Mit Rücksicht darauf, daß die Wandungen des Ueberhitzers aus Eisen bestehen müssen, ergibt sich als höchsterreichbare Temperatur etwa 450° C = 723° abs. für den überhitzten Dampf. Der Kondensationsbetrieb bezweckt, den Gegendruck für den aus dem Zylinder ausblasenden Dampf unter den Atmosphärendruck herunter zu ziehen, indem man durch Abkühlen des Dampfes den Dampfdruck und durch Herauspumpen der Luft den Luftdruck in dem Kondensator beseitigt, in den hinein der ausblasende Dampf geführt wird. Figur 6 zeigt, wie das Indikator-

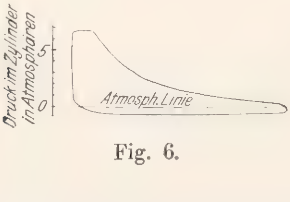


Fig. 6.

diagramm einer gegen eine Kondensation arbeitenden Maschine unter den Atmosphärendruck heruntergeht. Auf die Einzelheiten der Kondensationsanlage kann hier nicht eingegangen werden. Praktisch ist es etwa möglich, im Kondensationsbetrieb den Gegendruck des Dampfes auf 0,1 bis 0,05 atm. abs. herunterzuziehen (90 bis 95 Prozent Vakuum) und dem entsprechen nach der Spannungskurve des Wasserdampfes Temperaturen von 45° bis 35° C. Als untere Temperatur eines mit Wasserdampf auszuführenden Kreisprozesses kann man somit 40° C = 313° abs. annehmen. Dann wird, bei Anwendung von Ueberhitzung und Kondensation, der Wirkungsgrad eines Carnotschen Kreisprozesses werden können:

$$\eta = \frac{723 - 313}{723} = 0{,}56.$$

In jedem Falle bleibt der Dampf in rein thermischer Hinsicht der Luft unterlegen. Trotzdem hat sich Luft als Wärmeträger in der Heißluftmaschine nicht bewährt, teils weil die hohen Feuertemperaturen dem Arbeitszylinder auch dann schädlich sind, wenn sie nicht durch die Wandungen hindurchgehen, sondern nur im Innern des Raumes auftreten. Außerdem zeigt ein Vergleich von Figur 3c und 4a, sowie von Figur 3 und 4, zwei wesentliche Gründe für die große Ueberlegenheit der Dampfmaschine.

Zunächst wird in der Dampfmaschine der Carnotprozeß besser angenähert. In Figur 3c wie in Figur 4a setzt sich der Kreisprozeß aus Isobaren und Adiabaten zusammen, aber nur beim Dampf sind die Isobaren zugleich Isothermen, die der Carnotprozeß fordert.

Ferner wird in jedem Falle nach außen hin frei der Unterschied in der Arbeitserzeugung des Arbeitszylinders und dem Verbrauch des Kompressionszylinders (der Speisepumpe). Dieser Unterschied fällt bei der Heißluftmaschine ungünstig aus, insofern von der im Kraftzylinder erzeugten Leistung der bei weitem größte Teil im Kompressionszylinder verbraucht wird; zur Erzeugung der kleinen nutzbar werdenden Arbeit sind unförmliche Abmessungen der Zylinder und anderen Bauteile erforderlich, dazu ist die Bewegung der großen hin und hergehenden Massen und das Hin- und Herwerfen größerer Arbeitsmengen, von denen nur der Unterschied nutzbar wird, zwischen den beiden Arbeitszylindern mit Verlusten verknüpft. Im Gegensatz dazu verbraucht die Speisepumpe selbst einschließlich der Kondensation nur einen kleinen Teil der im Dampfzylinder erzeugten Arbeit. Das Verhältnis ist noch günstiger als es in Figur 4a der Deutlichkeit halber dargestellt wurde.

Diese mechanischen Nachteile der Heißluftmaschine überwiegen soweit die thermischen Vorteile, daß sie sich neben der Dampfmaschine das Feld nicht erobern kann.

Erst die Verbrennungskraftmaschinen ermöglichen die wirkliche Ausnutzung der Verbrennungstemperatur, indem sie die Verbrennung selbst in das Innere des Zylinders

verlegen, der gleichzeitig zur Erhaltung der Wände gekühlt wird (siehe 6).

6. Verbrennungskraftmaschinen. Um den Verbrennungsvorgang, der die Quelle der Wärme bildet, in das Innere des Zylinders zu verlegen, muß der Zylinder mit Luft bei jedem Hube frisch gefüllt werden. Die erforderliche Brennstoffmenge ist dazu in den Zylinder zu bringen. Die Verbrennung ist auf irgendeine Weise einzuleiten, worauf die mit der Verbrennung einhergehende Temperaturerhöhung und die daraus folgende Volumvergrößerung die Arbeit liefert.

Bei den gebräuchlichen Gasmaschinen geschieht die Ausführung des Kreisprozesses im Viertakt. Die Maschine ist einfach wirkend und nur bei jedem zweiten Umlauf wird Arbeit geleistet, nur auf jeden vierten Hub erfolgt also eine Verbrennung. Der Prozeß wird durch Figur 7 erläutert. Ueber den Maschinenzylinder, in dem sich der Kolben dicht bewegt, ist sogleich das Volumen-Druck-Diagramm gezeichnet, das auch bei der Verbrennungskraftmaschine mit dem Indikator entnommen werden kann und das die Arbeitsvorgänge erkennen läßt.

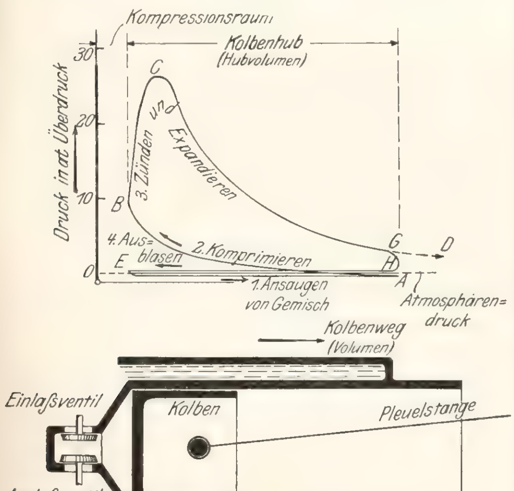


Fig. 7.

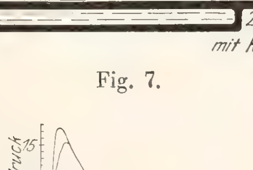


Fig. 7a.

Beim ersten Hub (Auswärtsgang des Kolbens) öffnet unter dem Einfluß des Steuerungsgetriebes das Einlaßventil, es wird Luft und Brennstoff in den vom Kolben freigelegten Hubraum gesaugt. Wenn nach dem Gesetz des Kurbeltriebes der Kolben einwärts zu gehen beginnt, schließt das Einlaßventil. Das angesaugte Gemisch von Luft und Gas wird daher komprimiert. Mit der Kompression ist eine Erwärmung verbunden, die nicht so weit gehen darf, daß das Gemisch sich entzündet, da sonst der Zeitpunkt der Verbrennung nicht sicher zu beherrschen ist. Am Ende des zweiten Hubes erfolgt die Zündung, heute meist durch elektrischen Funken. Die in kurzer, jedoch wohl meßbarer Zeit erfolgende Verbrennung bewirkt eine Drucksteigerung, obwohl der Kolben bereits wieder nach auswärts zu gehen beginnt. Nach beendeter Verbrennung sinkt der Druck, weil das Gasvolumen sich weiter vergrößert. Gegen Ende des dritten Hubes öffnet das Auslaßventil, und die Gase werden vom Kolben während des vierten Hubes durch das jetzt von der Steuerung geöffnete Auslaßventil ins Freie entlassen. Darauf beginnt das Arbeitsspiel von neuem.

Auch die Wirkungsweise der Gasmaschine ist im Grunde ersichtlich dieselbe wie die der Heißluftmaschine Figur 3. Nur sind die bei Figur 3 auf zwei Zylinder und einen Ofen verteilten Vorgänge: Das Ansaugen, Komprimieren, Erwärmen, Expandieren und Ausblasen alle in ein und denselben Zylinder verlegt, wenn auch zeitlich nach wie vor voneinander getrennt. Figur 7a gibt ein an einer Gasmaschine aufgenommenes Indikatordiagramm.

Von der gewöhnlichen Gasmaschine unterscheiden sich die für Automobile, Flugzeuge und auch für stationäre Zwecke verwendeten Motore für flüssige Brennstoffe (B e n z i n m o t o r e u. a.) durch das Hinzutreten eines Vergasers, in dem die flüssigen Brennstoffe zunächst in gasförmigen Zustand versetzt und dann mit der Verbrennungsluft zusammen angesaugt werden. Bei größeren Maschinen und gelegentlich auch bei kleinen wird an Stelle des Viertaktverfahrens der Zweitakt gesetzt. Er besteht darin, daß die Verdichtung von Gas und Luft nicht mehr im Arbeitszylinder selbst stattfindet, vielmehr wird Gas und Verbrennungsluft, meist voneinander getrennt, in Hilfszylindern verdichtet, worauf im Verbrennungszylinder die Gemischbildung und die Verbrennung erfolgt. Die Z w e i t a k t m a s c h i n e n ähneln also noch mehr der Heißluftmaschine Figur 3.

So wie flüssige müssen auch feste Brennstoffe vor Eintritt in die Maschine vergast werden. Koks wird in G a s e r z e u g e r n (G e n e r a t o r e n), die meist als S a u g g a s a n l a g e n mit Unterdruck betrieben werden, durch Luftzufuhr in passendem Maße und

bei passender Temperatur in Kohlenoxyd verwandelt, und dieses brennbare Gas statt Leuchtgas für den Betrieb der Gasmaschine verwendet.

Abweichend ist das Arbeitsverfahren der neueren Maschinen für schwer brennbare und schwer siedende Brennstoffe. Das Arbeitsverfahren ist durch Anregungen von Diesel entstanden. Es gestattet die Verwendung von Rohöl (Petroleumrückstände), Teeröl (Nebenprodukt der Gasfabrikation) und anderen Brennstoffen, die sich für den Betrieb der gewöhnlichen Motore deshalb nicht eignen, weil ihre Vergasung nicht einfach möglich ist, und weil die Verbrennung nur dann rußfrei erfolgt, wenn die Verbrennungstemperatur sehr hoch ist. Die Temperaturen im Zylinder sind aber bei den gewöhnlichen Verbrennungskraftmaschinen mindestens am Anfang der Verbrennung dadurch begrenzt, daß das Gemisch nicht vorzünden darf. Rußbildung im Zylinder führt zur Abnutzung des Zylinders und zum Versagen der Zündung.

Beim Diesel-Verfahren (Fig. 8) wird eben-

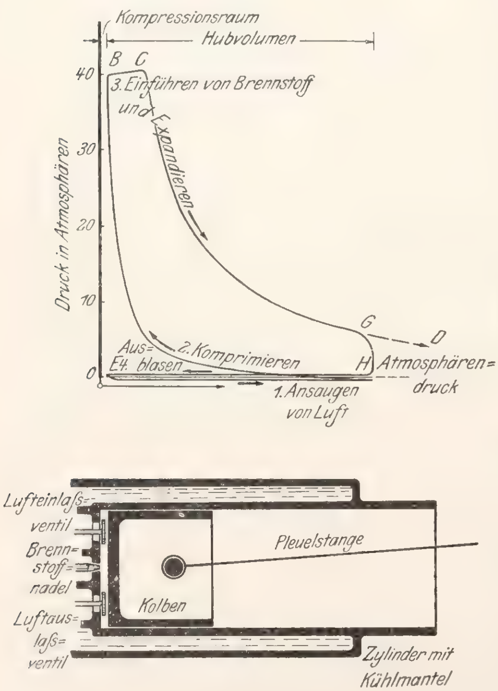


Fig. 8.

falls der Viertakt verwendet. Beim ersten Hub wird Luft allein angesaugt, und kann nun beim zweiten Hub beliebig hoch komprimiert werden, da Vorzündungen mangels Brennstoff unmöglich sind. Die Kompression erfolgt auf etwa 40 Atmosphären. Nach Beendigung der Kompression beginnt, während die Kurbel durch den Totpunkt läuft, das Einblasen des flüssigen, nicht vergasten Brennstoffes durch eine feine Brennstoffnadel, deren Bewegung vom Steuergetriebe beherrscht wird. Mit der hohen Kompression entsteht eine genügend hohe Temperatur der Luft, um die Entzündung des eintretenden Flüssigkeitsstrahles sicherzustellen, ohne daß eine besondere elektrische Zündung erforderlich wäre. Durch Aenderungen in der Bewegung der Brennstoffnadel hat man die Gestaltung des Verbrennungsvorganges in der Hand. Die Temperaturen im Zylinder sind bei richtiger, durch langjährige Erfahrung gegebener Bauart des Zylinders und der Brennstoffnadel genügend hoch um eine rußfreie Verbrennung während der ganzen Einspritzdauer zu sichern.

7. Ergebnisse. Ueber die mit einer Maschine oder Maschinenart erzielbaren Betriebsergebnisse macht man sich ein Bild, entweder indem man die Energiebilanz aufstellt, oder indem man sie graphisch in Form des Sankey-Diagramms zur Darstellung bringt.

Beide Darstellungsweisen gehen von dem Gedanken aus, daß die gesamte einer Maschine oder auch einem Maschinenteil oder Maschinenaggregat zugeführte Energie nicht verloren geht. Soweit sie im gewollten Sinne umgesetzt wird, kommt dies im Wirkungsgrad zum Ausdruck. Derjenige Teil der Energie, der der Ergänzung des Wirkungsgrades auf Eins entspricht und der also in landläufiger Darstellungsweise die Verluste bedeutet, muß ebenfalls die Maschine verlassen, wenn auch nicht in derjenigen Form, die zu erzeugen der Zweck der Maschine ist. Meist treten diese Verluste in Form von Wärme auf.

Die Betriebsergebnisse der besprochenen Maschinenarten lassen sich durch die Sankey-Diagramme Figur 9 bis 12 darstellen. In Figur 9 ist das Sankey-Diagramm einer Auspuffdampfmaschine gegeben. Die Anlage besteht aus dem Kessel, der Rohrleitung und der Maschine. Im Kessel wird eine Brennstoffmenge verfeuert, deren Heizwert wir mit 100 Prozent bezeichnen wollen. Diese Wärme wird wie ein Strom von links nach rechts fließend dargestellt, und zwar geht jedesmal der nutzbar bleibende Teil geradeaus, während die Verluste zur Seite abzweigen. Die Breite des Stromes ist überall ein Maß für die Menge der dorthin wandernden Energie.

Die Verluste im Kessel sind nach dem Diagramm Figur 9 die folgenden: Von den 100 Prozent Heizwert des Brennstoffes werden 70 Prozent auf das Wasser des Kessels übertragen und bringen dieses zum Verdampfen.

Der verlorene Rest ist mit 15 Proz. als Wärmegehalt der zum Schornstein gehenden Abgase nachweisbar, der Rest von ebenfalls 15 Prozent geht durch die Außenfläche des Kesselmauerwerkes verloren, das Kesselhaus erwärmend. Dieses Restglied ist der Größe nach versuchsmäßig schwer nachweisbar.

Von den 70 Prozent der Wärme, die in die Leitung übergehen, gehen weitere 5 Proz. durch die Wärmeverluste der Leitung verloren. Die verbleibenden 65 Prozent gelangen zur Maschine und werden mit Bezug auf diese wieder mit 100 Prozent bezeichnet.

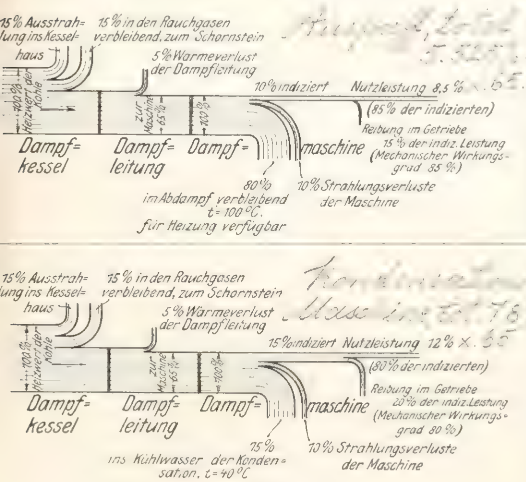


Fig. 9 und 10.

In der Maschine werden hiervon bei Auspuffbetrieb etwa 10 Prozent in indizierte Leistung und gar nur 8,5 Prozent in Nutzleistung verwandelt. Der Rest von 80 Prozent ist im Auspuffdampf enthalten, und ein Restglied von 10 Prozent nicht nachweisbar.

Durch Kondensationsbetrieb und Ueberhitzen (Fig. 10) verbessern sich die Verhältnisse an der Maschine soweit, daß 15 Prozent der Wärme indiziert werden, während 75 Prozent ins Kühlwasser der Kondensation übertreten, wodurch der Dampf kondensiert wird. 10 Prozent Strahlungsverluste der Maschine sind nicht nachweisbar.

Günstiger sind die Ergebnisse der Gaskraftanlage (Fig. 11). Vom Heizwert des Brennstoffes werden 65 Prozent im Sauggas verbleiben, die wir in bezug auf die Maschine als 100 Prozent bezeichnen. Von diesen 100 Prozent werden $33^1/_3$ Prozent in indizierte Leistung und immerhin noch 23 Prozent in Nutzleistung umgesetzt. Der Rest geht zur Hälfte in das Zylinderkühlwasser, zur Hälfte bleibt er in den Auspuffgasen, die die Maschine mit 300 bis 400° C verlassen.

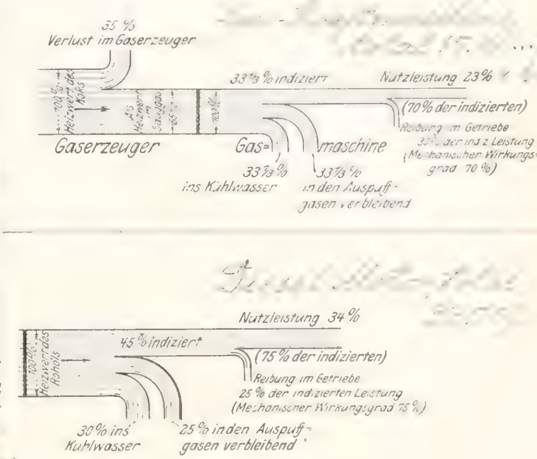


Fig. 11 und 12.

Noch etwas günstiger sind die Ergebnisse des D i e s e l-Verfahrens, wie Figur 12 zeigt.

8. Kolben- und Kreiselradmaschinen. Im vorstehenden ist durchweg auf Kolbenmaschinen Bezug genommen, weil diese

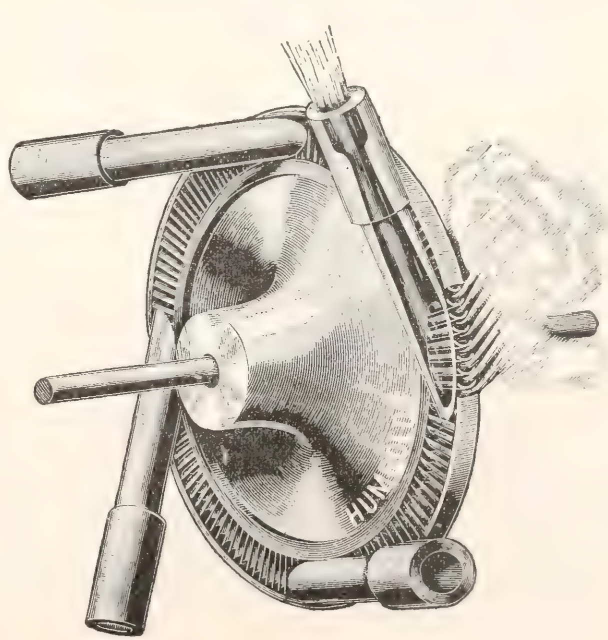


Fig. 13.

ohne weiteres im Indikatordiagramm ein Bild des ausgeführten Kreisprozesses geben. Seit etwa 1890 ist der Kolbendampfmaschine die Dampfturbine an die Seite getreten, die den Kreisprozeß (bezw. denjenigen Teil desselben, der der Dampfmaschine zufällt) in anderer Weise ausführt als jene. Figur 13 gibt schematisch die Wirkungsweise einer Strahlturbine wieder. Der Dampf tritt durch vier Düsen aus, in denen die potentielle Energie seiner Spannung in kinetische Energie verwandelt wird: es nimmt in der passend gestalteten (nach vorn schlank konisch erweiterten) Düse Geschwindigkeiten von 1000 m/sek und mehr an. Durch Ablenkung an der Schaufelung des Rades wird die Geschwindigkeit des Dampfes zur Erzeugung einer Umfangskraft nutzbar gemacht, die dem Rade die Drehung erteilt. Der Dampf selbst verliert dabei (nach dem Energiegesetz) seine Geschwindigkeit. Die Turbinen dieser einfachen Bauart (Laval-Turbine) werden für kleine Leistungen noch heute ausgeführt. Auf die Abänderungen für große Leistungen kann hier nicht eingegangen werden.

Prinzipiell ist wesentlich, daß die Expansion des Dampfes in der Düse mit nachfolgender Arbeitsübertragung auf das Rad das gleiche leistet (auch numerisch) wie die Expansion des Dampfes im Maschinenzylinder durch die Druckwirkung auf den Kolben es tut. Die Umgehung der hin- und hergehenden Kolbenbewegung ist ein (zunächst äußerlicher) Vorteil der Anordnung. Auch die Speisepumpe hat man als Kreiselradpumpe ausgeführt und dadurch den Kreisprozeß unter Umgehung jeder Kolbenmaschine ausführen lassen.

Für Verbrennungskraftmaschinen ist diese Umgehung noch nicht in die Praxis umgesetzt. Die Gasturbine hätte zunächst Gas und Luft getrennt in je einem Kreiselradkompressor zu verdichten, dann beide behufs Verbrennung in einer Kammer zusammenzuführen, worauf das größere Volumen in der eigentlichen Gasturbine Arbeit leistete. Die Schwierigkeit, die im Auftreten hoher Temperaturen dauernd an den gleichen Stellen liegt (während der Zylinder der Gasmaschine nur zeitweise dem Verbrennungsvorgang dient, auch gekühlt werden kann), ist noch nicht überwunden, insbesondere scheinen aber die wirtschaftlichen Ergebnisse noch nicht zu befriedigen.

9. Kühlanlage als Umkehrung der Kraftanlage. Die Vorgänge in den Kraftmaschinen sind grundsätzlich umkehrbar. Irreversibel bleiben nur gewisse Nebenvorgänge, wie insbesondere die Druckverluste durch Strömung des Wärmeträgers durch Steuerorgane und Rohrleitungen, Wärmeaustausch des Wärmeträgers mit der Umgebung an Stellen außerhalb des Ofens. Die Umkehrung der Wirksamkeit einer Kraftmaschine führt grundsätzlich auf die Arbeitsmaschine, in der Arbeit verbraucht, statt erzeugt wird und gleichzeitig der Wärmeträger von niederen auf höheren Druck gebracht wird, während in der Kraftmaschine die umgekehrte Wirkung erfolgt. Die Umkehrung der Dampfmaschine selbst ist demnach der Kompressor, der Luft (oder Dampf) ansaugt, komprimiert und als Druckluft zu irgendwelchem Zweck entläßt. Die Umkehrung des gesamten Kreisprozesses, der in einer Wärmekraftanlage verwirklicht wird, führt auf die Kühlanlage. Während in der Wärmekraftanlage Wärme von höherem auf ein tieferes Temperaturniveau herabgeht und dabei Arbeit frei wird, läßt die Kühlmaschine unter Arbeitsaufwand eine Wärmemenge von tieferer Temperatur (unterhalb der Umgebung) auf die Temperatur der Umgebung heraufgehen.

Um die Gleichartigkeit des Prozesses, der nur im umgekehrten Sinne durchlaufen wird, in die Erscheinung treten zu lassen, bedienen wir uns der Figur 14, die eine Kaltluftmaschine wieder älterer, wenig noch benutzter Bauart zeigt, in einer Anordnung, die mit Figur 3 und 4 übereinstimmt und die Umkehrung als solche erkennen läßt.

Insbesondere beim Vergleich mit Figur 3

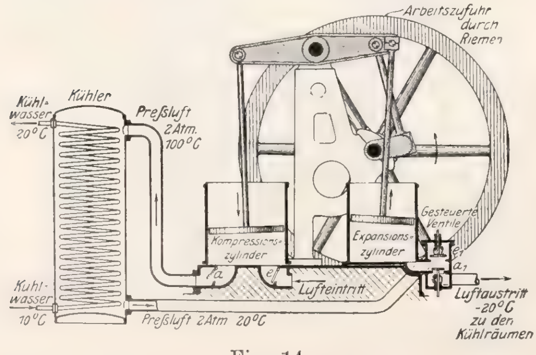


Fig. 14.

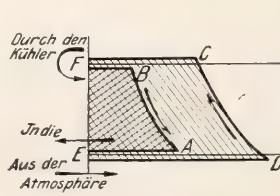


Fig. 14a.

sieht man, daß diesmal der größere Zylinder (der linke) die Luft durch Klappe e ansaugt, komprimiert und durch a entläßt. Die beim Komprimieren etwas erwärmte Luft wird diesmal nicht in einem Ofen weiter erwärmt, sondern umgekehrt in einem Kühler durch Kühlwasser wieder möglichst weit herabgekühlt. Sie tritt mit 2 Atmosphären Druck und 20° C Temperatur (Zahlen, die beispielshalber in die Figur eingetragen sind) in einen Expansionszylinder, in den sie durch gesteuerte Ventile passend eingeführt wird. Sie leistet in diesem Arbeit, da aber der Expansionszylinder kleiner ist als der Arbeitszylinder, so wird im ganzen weniger Arbeit erzeugt als verbraucht, und es bleibt Arbeit von außen durch einen Riemen auf das Schwungrad zuzuführen. Da die Luft in den Expansionszylinder tretend kälter ist als beim Austritt aus dem Kompressionszylinder, so ist es eine innere Notwendigkeit, daß der Expansionszylinder kleiner ist als der Kompressionszylinder, umgekehrt wie bei der Heißluftmaschine. Im Expansionszylinder leistet die Luft Arbeit unter Druckverminderung, das hat nach allgemeinen wärmetheoretischen Gesetzen eine Abkühlung zur Folge. Sie tritt kalt durch das Auslaßventil aus und steht zur Kühlung der zu kühlenden Räume zur Verfügung.

Die genaue Umkehrung des Arbeitsvorganges der Heißluftmaschine läßt sich auch am Diagramm Figur 14a erkennen; die Luft wird aus der Atmosphäre angesaugt, Linie ED, und komprimiert nach DC. In den Kühler gedrückt wird das Volumen CF. In den Expansionszylinder tritt wegen der inzwischen stattgefundenen Abkühlung nur das Volumen FB ein, das nun nach BA expandiert und nach AE in die Atmosphäre entlassen wird. Die Einzeldiagramme der beiden Zylinder sind gleich übereinandergelegt (entsprechend Figur 3c), das Diagramm ADCB wird im umgekehrten Sinn durchlaufen wie bei der Kraftmaschine, die kreuzschraffierte Fläche hebt sich wieder fort. Die Verlustflächen links der Buchstaben B und A, die irreversiblen Vorgängen entsprechen, die jederzeit Verluste darstellen müssen und sich daher nicht umkehren, treten im Diagramm Figur 14a in etwas anderer Form in die Erscheinung als bei Figur 3c.

Für Kühlanlagen wird die Luftmaschine gelegentlich noch gebraucht. Aber auch hierfür hat sich im ganzen die Verwendung anderer Wärmeträger als praktisch besser erwiesen. Wie bei Kraftmaschinen werden solche Wärmeträger verwendet, die den Uebergang vom flüssigen in den dampfförmigen Zustand durchmachen in den Temperaturgrenzen, zwischen denen sich der Kreisprozeß abspielt, und die durch die zu erzielende Kühlraumtemperatur und durch die Temperatur des vorhandenen Kühlwassers gegeben sind. Erstere pflegt um 0° C herum zu liegen, letzteres mit 20° C und wärmer abzulaufen. Bei der Dampfkraftanlage wurde durch Wahl eines verdampfenden Wärmeträgers der Vorteil erreicht, daß nicht (wie bei der Luftmaschine) der Unterschied zweier wenig voneinander verschiedener Arbeitsmengen im Kreisprozeß übrig bleibt, sondern daß fast die ganze erzeugte Arbeitsmenge auch nutzbar wird. Zylinderabmessungen und Arbeitsverluste wurden dadurch entsprechend kleiner. Für die Kühlmaschine ergibt sich außer den gleichen Vorteilen noch der weitere, daß bei Verwendung solcher Wärmeträger der zweite Zylinder, der eine Umkehrung der Speisepumpe, also eine kleine Flüssigkeitskraftmaschine wäre, ganz fortbleiben kann, weil die zu gewinnende Arbeit unerheblich ist: man läßt die Flüssigkeit einfach durch ein Regulierventil treten; der Druck nimmt also durch Drosselung irreversibel ab. Eine Kühlanlage üblicher Anordnung (Kaltdampfmaschine) ist in Figur 15 dargestellt, die nach dem Gesagten ohne weiteres verständlich ist.

10. Wahl des Wärmeträgers für Kühlzwecke. Als Wärmeträger für Kühlmaschinen werden praktisch verwendet Kohlensäure, Ammoniak und schweflige Säure.

Für die Wahl dieser Wärmeträger (hier auch wohl Kälteträger genannt) sind folgende Gesichtspunkte maßgebend. Der Kreisprozeß soll jedesmal aus dem flüssigen in den dampfförmigen Zustand übergreifen, um dadurch die großen Volumänderungen

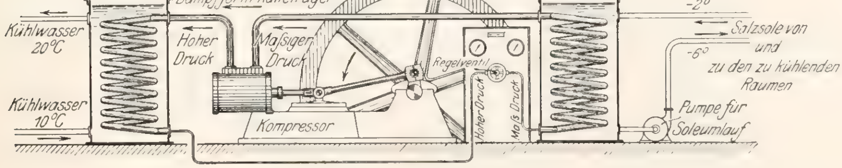


Fig. 15.

und die entsprechend großen Wärmeumsetzungen ins Spiel zu bekommen, die mit dem Binden der latenten Wärme einhergehen.

Hiernach sind unbrauchbar diejenigen Stoffe, die sich bei den in Frage kommenden Temperaturen (für gewöhnliche Kühlanlagen bis zu 20° herauf) oberhalb des kritischen Punktes befinden. Von den übrigen Stoffen scheiden diejenigen aus, die bei einem zwischen 0° und 20° (oder nach Umständen entsprechend anderen Temperaturen) auszuführenden Kreisprozeß entweder einerseits auf allzu hohe Drucke oder andererseits auf allzu große Volumina führen. Ersteres ist auf die Wandstärke der Bauteile, letzteres auf die Zylinderabmessungen des Kompressors von maßgebendem Einfluß. Außerdem sind selbstverständliche Forderungen, daß die zu verwendenden Kälteträger die üblichen Baustoffe nicht angreifen, daß sie tunlichst nicht feuergefährlich und nicht allzu giftig sind. Endlich darf mit Rücksicht auf die erstmalige Füllung und auf die unvermeidlichen Verluste im Betriebe der Preis nicht allzu hoch sein.

Den genannten üblichen Kälteträgern ist in der folgenden Zusammenstellung noch der Wasserdampf hinzugefügt, um erkennen zu lassen, warum man diesen nächstliegenden Stoff für Kaltdampfmaschinen nicht verwendet.

Gesättigte Dämpfe	CO_2	NH_3	SO_2	H_2O
Kritische Temperatur ° C	+ 31	+ 130	+ 156	+ 374
Druck bei 20° in at. abs.	58	8,8	3,35	0,02
„ „ 0° C in at.	35	4,3	1,6	0,0063
Volumen von 1 kg bei 0° C in cbm	0,01	0,29	0,22	205
Verdampfungswärme von 1 kg bei 0° C in Kal.	55	304	91	595
Stündlich erforderliches Hubvolumen des Kompressors für 100000 Kal. in cbm (nach Lorenz).	33	153	382	77300

Von den genannten Stoffen führt Kohlensäure auf bereits unbequem hohe Drucke, dafür auf kleine Zylinderabmessungen, weil nur ein kleines Gasvolumen stündlich anzusaugen ist, des auch bei 0° noch beträchtlichen Druckes wegen. Kohlensäure ist billig und ganz ungiftig. Bei Kühlwassertemperaturen über 31° (in den Tropen) wird der kritische Punkt überschritten, immerhin ist das Verhalten in der Nähe des kritischen Punktes hinsichtlich der Wärmeaufnahme noch ähnlich dem Verdampfungsvorgang (auch dort große Wärmebindung), auch kann man durch Einführung einer Nachkompression der gekühlten Flüssigkeit gerade in der Nähe des kritischen Punktes eine weitere Verbesserung erzielen. Ammoniak ist giftig, greift Kupferlegierungen an, die daher strengstens vermieden werden müssen, ist aber gegen Eisen ganz indifferent, und da sich der Kreisprozeß in sehr passenden Druck- und Volumgrenzen abspielt, da auch die hohe Verdampfungswärme des Ammoniaks vorteilhaft ist, so wird Ammoniak am häufigsten in Kältemaschinen verwendet. Schweflige Säure ist indifferent auch gegen Kupferlegierungen, solange sie nicht mit Wasser zusammenkommt. Eindringen von Wasser ist sehr störend durch Schwefelsäurebildung. Sie ist weniger giftig als Ammoniak, lästig durch Geruch und durch Beschlagen aller Eisenteile in Rostfarbe. Bei Wasserdampf endlich sind die Drucke so niedrig, daher die Volumina so groß, daß Kolbenkompressoren sehr große Abmessungen haben müßten. Die Verwendung von Kreiselradkompressoren stößt deshalb auf Schwierigkeiten, weil die geringe Dichte des Gases auch nur kleine Fliehkräfte freiwerden läßt. Versuche, die Kompression in Strahlgebläsen zu bewirken, sind noch nicht in den praktischen Gebrauch übergegangen. Man hätte dadurch die Möglichkeit, sehr große Volumina zu verarbeiten und fast alle beweglichen Teile zu vermeiden.

Literatur. *Vorstehende Darlegungen ausführlicher in* ***A. Gramberg,*** *Umsetzung der Energie in Maschinen. In Bd. III der Technik im XX. Jahrhundert. Braunschweig 1912. Die Figuren entstammen auch diesem Aufsatz. —* ***H. Dubbel,*** *Entwerfen und Berechnen der Dampfmaschinen. 3. Aufl. Berlin 1910. —* ***A. Stodola,*** *Die Dampfturbinen. 4. Aufl. Berlin 1910. —* ***Schöttler,*** *Die Gasmaschinen. 5. Aufl. Berlin 1909. —* ***F. Barth,*** *Wahl, Projektierung und Betrieb von Kraftanlagen. Berlin 1914. —* ***H. Lorenz und C. Heinel,*** *Neuere Kühlmaschinen. 5. Aufl. München 1913. —* ***C. Matschoss,*** *Die Entwickelung der Dampfmaschine. 2 Bde. Berlin 1908. — Zu* **2** *(Indikator) vgl.* ***A. Gramberg,*** *Technische Messungen. 3. Aufl. Berlin 1914.*

A. Gramberg.

Wasser.

1. Vorkommen. 2. Darstellung: a) aus den Elementen. Knallgas; b) aus den Ionen; c) aus Wasserstoffatom und Hydroxylgruppe. 3. Eigenschaften. 4. Verhalten. 5. Verbindungen (dabei Kristallwasser). 6. Nachweis: a) qualitativ; b) quantitativ; α) indirekt; β) direkt. 7. Wasser als Lösungsmittel, dissoziierende Kraft. 8. Hydrolytische Wirkung. 9. Die natürlichen Wässer. a) Regenwasser. b) Quell- und Grundwasser. Härte. Reinigung. Filtration. c) Flußwasser. d) Meerwasser. e) Mineralwasser. Anhang: Wasserstoffperoxyd.

1. Vorkommen. Das Wasser kommt in drei Zuständen vor, in fester Form als Eis und Schnee, in flüssiger Form als Wasser (Regen-, Quell-, Fluß-, Meerwasser) und gasförmig als Wasserdampf in der Atmosphäre. Vier Fünftel der Erdoberfläche sind von Wasser bedeckt, in gebundener Form finden wir es in vielen Mineralien und in organischen Verbindungen, und schließlich ist es der Hauptbestandteil aller lebenden Wesen.

2. Darstellung. 2a) Aus den Elementen. Das Gemisch von 1 Volumen Sauerstoff und 2 Volumina Wasserstoff verbindet sich bei gewöhnlicher Temperatur unmessbar langsam zu Wasser. Die Vereinigung kann beschleunigt werden durch Kontaktsubstanzen wie Platin, Palladium u. ä., durch organische Stoffe, die in langsamer Verbrennung begriffen sind, durch Radiumstrahlen, durch Erhöhung der Temperatur, rasches Zusammendrücken, Zusammenbringen mit rotglühendem Eisendraht, mit schwach glühender Kohle oder mit der Flamme eines brennenden Stoffes, z. B. durch Anzünden. Je nach der Art der Beschleunigung erfolgt die Vereinigung mehr oder weniger rasch oder explosionsartig (Knallgas). Von besonders beschleunigendem Einfluß ist Feuchtigkeit, wenn sie auch nur in Spuren vorhanden ist, vollkommen trockenes Knallgas kann auf Rotglut erhitzt werden, ohne daß Vereinigung erfolgt. Die Entzündungstemperatur von feuchtem Knallgas liegt bei Normaldruck zwischen 650° und 730°. Durch den Induktionsfunken wird reines Knallgas momentan zur Vereinigung gebracht, indem die Verbrennungswärme, die in den Teilen des Gasgemisches, die von dem elektrischen Funken durchschlagen werden, auftritt, die umliegenden Teile zur Vereinigung bringt und so die Verbrennung der ganzen Knallgasmenge bewirkt. Fremde Gase kühlen das Gemisch ab; die Vereinigung von Wasserstoff und Sauerstoff erfolgt bei Anwesenheit anderer Gase unvollständiger und langsamer oder unterbleibt ganz. Das Gemisch von Knallgas mit 3 Volumen Kohlendioxyd oder mit 6 Volumen Stickstoff ist nicht mehr explosiv.

Die Verbrennungstemperatur des Sauerstoff-Wasserstoff-Knallgases beträgt über 3000°, die Knallgasflamme ist selbst blaßblau; gewisse unschmelzbare, wenig flüchtige Stoffe, die in sie hineingebracht werden, erstrahlen in hellster Weissglut (Drumonds Kalklicht). Allgemein bekannt ist in neuerer Zeit die Verwendung des Knallgasgebläses zum Schweißen, wobei die Gase in verdichtetem Zustande an die Schweißstelle gebracht werden.

Um aus größeren Mengen Wasserstoff Wasser herzustellen, verbrennt man ihn in Luft und kühlt das Reaktionsprodukt (Wasserdampf) ab; die Verbrennung läßt man unter einer großen Glasglocke oder in einem Platin- oder Quarzkölbchen mit Ableitungsrohr stattfinden.

An Stelle von freiem Sauerstoff kann man auch Metalloxyde (Eisenoxyd, Kupferoxyd) benutzen; diese werden erhitzt und dauernd ein Strom von Wasserstoff darüber geleitet, der die Metalloxyde zu Metallen reduziert und sich mit dem Sauerstoff zu Wasser verbindet. Ebenso läßt sich auch gebundener Wasserstoff in Wasser überführen. Verbindungen des Kohlenstoffs mit Wasserstoff (Paraffinkerze, Petroleum) verbrennen an der Luft zu Kohlendioxyd und Wasser.

2b) Aus den Ionen. Wasser entsteht immer, wenn Wasserstoffionen $H^\cdot$ und Hydroxylionen OH' zusammentreffen, die Ionen treten zusammen zu nicht dissoziiertem Wasser $HOH = H_2O$. Dieser Vorgang wird „Neutralisation" genannt und stellt den die Salzbildung bedingenden Prozeß dar: beispielsweise bildet sich beim Zusammenbringen von Salzsäure HCl und Natronlauge NaOH Kochsalz und Wasser; in verdünnten (praktisch völlig dissoziierten) Lösungen spielen sich nur die dem folgenden Schema entsprechenden Ionenreaktionen ab:
$H^\cdot + Cl' + Na^\cdot + OH' = Na^\cdot + Cl' + H_2O.$

Die Ionen $Na^\cdot$ und Cl' kommen auf beiden Seiten der Gleichung vor, können demnach gestrichen werden. Man erkennt daraus, daß — entgegen der früheren Auffassung — beim Zusammenbringen von Säure und Base die Wasserbildung (die Neutralisation), nicht die Salzbildung, der charakteristische Vorgang ist.

2c) Aus Wasserstoffatom und Hydroxylgruppe. Wasser entsteht ferner durch Zusammentritt eines Wasserstoffatoms und einer Hydroxylgruppe ohne Mitwirkung elektrolytischer Dissoziation bei der Bildung von Aethern, Estern, Anhydriden, Lactonen usw., z. B.:

$$C_2H_5OH + HOOCCH_3 = C_2H_5OOCCH_3 + H_2O.$$

3. Eigenschaften. Reines Wasser ist

geruchlos; auf den Schleimhäuten bewirkt es osmotische Vorgänge und besitzt einen nicht angenehmen Geschmack (während Quellwasser geschmacklos ist) und reizt die Verdauungsorgane; aus diesen Gründen ist ganz reines (destilliertes) Wasser als Trinkwasser ungeeignet, ja schädlich. In dünner Schicht sind Wasser und Eis farblos, in dicker (etwa 4 m starker) Schicht blau. Eis ist spezifisch leichter als Wasser und schwimmt daher auf diesem — eine Tatsache, die für den Haushalt in der Natur von größter Bedeutung ist. Eis ist polymorph; nach Tammann besitzt es sechs verschiedene Modifikationen.

Die wichtigsten physikalischen Konstanten für Wasser, Eis und Wasserdampf sind im folgenden zusammengestellt.

t° (C)	Dichte d des flüssigen Wassers	Zähigkeit η des fl. W.	Oberflächenspannung α gegen feuchte Luft in dynen/cm	Sättigungsdruck des Wasserdampfes in mm über Eis	Sättigungsdruck des Wasserdampfes in mm über Wasser	Sättigungskonzentration des Wasserdampfes in der Luft bei 760 mm in g/kg Luft	Spezifische Wärme des fl. W. (für 15° = 1,0000)
— 10	0,99 815			1,947	2,144	1,76	
— 5	0,99 930			3,009	3,158	2,59	1,0155
+ 0	0,99 9868	0,0178	75,49	4,579	4,579	3,75	1,0091
+ 4	1,00 0000	0,0156	74,90		6,101	4,98	[5°: 1,0050]
+ 10	0,99 9727	0,0131	74,01		9,210	7,51	1,0020
+ 20	0,99 8230	0,0101	72,53		17,539	14,33	0,9987
+ 40	0,99 224	0,0065	69,54		55,34	[30°: 26,18]	0,9971
+ 70	0,97 781				233,79		
+ 100	0,95 838				760,00		

Flüssiges Wasser. Kompressibilität 491.10^{-7} bei 20°. Vol.-Ausdehnungskoeffizient 0,00018 bei 18°. Abs. Wärmeleitungsfähigkeit 0,00154 bei 10 bis 18°. Brechungsexponent für H_α:1,3311; Na:1.3330; H_β: 1,3371 bei 20°. Dielektritizätskonstante für $\lambda\infty$ ca. 80. Schallgeschwindigkeit in Wasser bei 13,7°: 1437 m/sek. Eis. Dichte bei 0°: 0,9176. Härte ca. 1,5. Wasserdampf. Dichte bei 0° 760 mm: 0,0008045. Spezifisches Volumen bei 0° 760 mm: 1243 ccm. Gefrierpunktsänderung durch Druck: — 0,0073° pro Atm.

Schmelzpunkt 0°; Siedepunkt bei 423 mm 84,4°, bei 680 mm 96,1°, bei 1 Atm. 100°. bei 2 Atm. 120,5°, bei 3 Atm. 134°, bei 10 Atm. 180°. Kritische Daten: 374 , 217,5 Atm. Dreifacher Punkt t = + 0,0073°, p ca. 4,6 mm. Schmelzwärme pro g: 79,7 g-cal; Verdampfungswärme pro g 538,9 g-cal. Bildungswärme des fl. W. pro Mol bei 18° aus 2H + O: +68 200 g-cal; aus H. + OH' (Neutralisationswärme) 14 900 g-cal Mol. Gefrierpunktserniedrigung 1,85; Mol. Siedepunktserhöhung 0,52.

Flüssiges Wasser hat im Ultrarot zahlreiche Absorptionsstreifen; im sichtbaren Gebiet liegt ein Absorptionsmaximum bei λ ca. 600 $\mu\mu$; zwei weitere, schwächere, wahrscheinlich bei λ ca. 650 und 520 $\mu\mu$. Im Ultraviolett ist Wasser bis λ ca. 193 $\mu\mu$ gut durchlässig. Eis absorbiert ähnlich wie Wasser, ebenso Wasserdampf. Das Emissionsspektrum des Wasserdampfes weist zahlreiche Banden auf, die vielfach mit den Absorptionsbanden übereinstimmen.

Die Reinigung der natürlichen Wässer, die anorganische und organische Stoffe enthalten (s. unter 9), zum Zweck der Gewinnung von reinem Wasser für physikalische, chemische usw. Untersuchungen und für technische Zwecke geschieht durch Destillation („destilliertes Wasser"); sehr reines Wasser („Leitfähigkeitswasser") erhält man durch zweimalige Destillation, indem man bei der ersten Pergament + Schwefelsäure, bei der zweiten Barymhydroxyd zusetzt.

4. Verhalten. Wasser leitet den elektrischen Strom fast gar nicht. Geringe Mengen von Verunreinigungen erhöhen aber die Leitfähigkeit beträchtlich. Für das beste Leitfähigkeitswasser (s. oben) fanden Kohlrausch und Heydweiller die Leitfähigkeit $\varkappa_{18} = 0{,}038.10^{-6}$. Für absolut reines Wasser berechnet sich aus den Ionenbeweglichkeiten $\varkappa_{18} = 0{,}0361.10^{-6}$. Aus diesem Wert ergibt sich die Normalität des Wassers in bezug auf H· und OH' zu $0{,}78.10^{-7}$, d. h. 1 g H·-Ionen und 17 g OH'-Ionen sind etwa in 13 Millionen Liter Wasser enthalten. Die elektrolytische Dissoziation des Wassers nimmt mit steigender Temperatur zu.

Die Zerlegung des reinen Wassers in seine Elemente durch den elektrischen Strom läßt sich wegen der außerordentlich geringen Ionenkonzentration nur unter Anwendung von hohen Spannungen bewerkstelligen; dagegen können verdünnte Lösungen von gewissen Elektrolyten (z. B. von Schwefelsäure) unter gewöhnlichen Bedingungen in Wasserstoff und Sauerstoff zerlegt werden; dabei spielen sich aber kompliziertere Vorgänge ab („sekundäre Elektrolyse"; vgl. den Artikel „Elektrochemie"). Charakteristisch ist, daß sich auch in diesem Falle die Elemente des Wassers in dem Mengenverhältnis abscheiden, in dem sie im Wasser gebunden sind, nämlich 2 Volumina Wasserstoff : 1 Volumen Sauerstoff.

Fluor wirkt auf Wasser bei Zimmertemperatur unter Bildung von Fluorwasserstoff und Sauerstoff ein. Eine analoge Zerlegung erleidet eine wässerige Lösung von Chlor bei längerem Aufbewahren, rascher im Sonnenlicht. Die Zerlegung des Wassers

durch Brom in Bromwasserstoff und Sauerstoff erfolgt noch schwächer, und kaum merklich wird Wasser durch die Einwirkung von Jod gespalten.

Ebenso graduell verschieden ist die Zerlegung des Wassers durch Metalle. Die Alkalimetalle, z. B. Kalium und Natrium, zerlegen es nach der Formel $H_2O+K = KOH+H$, und so stürmisch, daß der dabei frei werdende Wasserstoff sich entzündet (bei Natrium nur, wenn das Natriumkügelchen festgehalten wird). Metallisches Calcium zerlegt Wasser bei Zimmertemperatur langsam, Magnesium zerlegt kochendes Wasser, und glühendes Eisen oder Kupfer zerlegen darüber geleiteten Wasserdampf.

Auch Kohlenstoff vermag in glühendem Zustande Wasser zu zerlegen unter Bildung von Kohlenoxyd und Wasserstoff (Wassergas, das von bedeutendem technischem Interesse ist).

Der qualitative Beweis für die Zusammensetzung des Wassers aus Wasserstoff und Sauerstoff wird erbracht durch die oben erwähnten Zerlegungen in die beiden Gase und durch die Synthese aus diesen Gasen. Die quantitative Ermittelung geschieht außer durch die Elektrolyse durch die Zerlegung mittels metallischem Kupfer, wobei der entwickelte Wasserstoff gemessen und die Gewichtszunahme des Kupfers durch die Bildung von Kupferoxyd festgestellt wird. Dabei hat sich ergeben, daß auf 16 Teile Sauerstoff 2,016 Teile Wasserstoff kommen.

5. Verbindungen. Wasser vermag mit chemischen Stoffen Verbindungen einzugehen, ohne daß dabei einer seiner Bestandteile, Wasserstoff oder Sauerstoff, verloren geht. Derartige Verbindungen heißen Hydrate. Die Natur dieser Hydrate ist sehr verschieden. So verbindet sich z. B. Chlor mit Wasser zu einem Hydrat Cl_2+8H_2O, Brom zu Br_2+10H_2O, die aber nur bei tiefer Temperatur beständig sind und schon bei Zimmertemperatur in die Elemente und Wasser zerfallen; bei diesen Stoffen (siehe auch unten bei „Kristallwasser") haben wir es mit Additionsverbindungen zu tun. Eigentliche chemische Verbindungen repräsentieren z. B. das in wässerigen Lösungen von Ammoniak sich bildende Hydrat aus Ammoniak und Wasser:

$$NH_3 + H_2O \rightleftarrows NH_4OH \text{ (Ammoniumhydroxyd)};$$

ferner die Verbindungen von Metalloxyden mit Wasser

$$BaO \text{ (Baryumoxyd)} + H_2O = Ba(OH)_2 \text{ Baryumhydroxyd)};$$

und die Verbindungen von Metalloidoxyden mit Wasser

$$SO_3 \text{ (Schwefeltrioxyd)} + H_2O = H_2SO_4 \text{ (Schwefelsäure)}.$$

Durch Hydratbildung können auch aus Chloriden der Edelmetalle Säuren entstehen, z. B. aus Platinchlorid die Tetrachloroplatinsäure $PtCl_4OH_2$.

Auf eine besondere Art von Hydraten, die durch Einlagerung in die Molekel gebildet werden (Werner) soll hier kurz hingewiesen werden, auf die Aquometallammoniaksalze, z. B. $(NH_3)_3Co\begin{smallmatrix}OH_2\\Cl_2\end{smallmatrix}\Big|Cl$, ebenso auf die komplexen Hexaaquometallsalze, z. B. $[Fe(OH_2)_6]Cl_3$.

Auch die Alaune, die 12 Molekel Wasser enthalten, z. B. $AlK(SO_4)_2.12H_2O$ werden von Werner als Hydrate „mit Doppelwassermolekeln" aufgefaßt. Siehe hierzu die Artikel „Chemische Verbindungen" und „Hydrate".

Als Kristallwasser wird Wasser bezeichnet, das beim Kristallisieren eines Stoffes aus wässeriger Lösung, in der Hydrate vorhanden sind, in der Molekel verbleibt. Das Kristallwasser oder vielmehr die Wasserstoff- und Sauerstoffteilchen oder Wasserstoff- und Hydroxylteilchen sind integrierende Bestandteile des Kristallindividuums. Durch Verlust oder Austreiben des Kristallwassers tritt ein mehr oder weniger großer Zerfall der Kristallstruktur ein. Ein Teil des Kristallwassers haftet mitunter besonders fest und läßt sich nur durch hohe Temperatur entfernen. Diesen Teil des Kristallwassers hat man früher als Konstitutionswasser bezeichnet, ein Begriff, der nicht mehr aufrecht erhalten wird. — Diese Hydrate sind offenbar den Doppelsalzen analog. Das Kristallwasser kann ganz oder teilweise durch andere hydroxylhaltige Flüssigkeiten ersetzt werden, z. B. durch Alkohol oder durch Eisessig (feste Solvate). Vgl. hierzu den Artikel „Hydrate".

Werden Salze, die aus Wasser mit Kristallwasser kristallisieren, entwässert, so können sie an feuchter Luft mitunter alles Kristallwasser wieder aufnehmen. Auch bei Kristallisation aus 90prozentigem Alkohol werden bisweilen Stoffe mit Kristallwasser enthalten (z. B. Trehalose.$2H_2O$). Der Kristallwassergehalt von Salzen hängt oft ab von der Konzentration und der Temperatur der Lösung; im allgemeinen sind Kristalle aus heißen konzentrierten Lösungen ärmer an Kristallwasser als die, die aus kalten verdünnten Lösungen langsam auskristallisieren.

Das Kristallwasser kann aus Stoffen, die solches enthalten, entfernt werden: 1. freiwillig, durch Verwittern, d. h. durch das Verdunsten des im Kristall enthaltenen Wassers in die umgebende Luft, was je nach der Festigkeit der Bindung des Wassers und des Salzes verschieden leicht erfolgt; der Grad der Verwitterung hängt ab, außer

von der Affinität von Wasser und Salz, von dem Feuchtigkeitsgrad und der Temperatur der umgebenden Luft; 2. durch Erwärmen, was schließlich nichts anderes als ein beschleunigtes Verwittern ist, und durch Erhitzen, wobei die Salze zuerst mit dem Kristallwasser schmelzen und unter Verlust des Kristallwassers wieder fest werden, gegebenenfalls bei weiterem Erhitzen dann als wasserfreie Salze nochmals schmelzen (z. B. doppelt geschmolzenes Natriumacetat); 3. durch Ersatz des Kristallwassers, z. B. durch Eisessig beim Umkristallisieren der betreffenden Verbindung aus diesem Lösungsmittel; 4. durch Eintragen der wasserhaltigen Kristalle in konzentrierte Schwefelsäure, die nun ihrerseits mit dem Wasser Hydrat bildet und das wasserfreie Salz zurückläßt.

Eine besondere Art der natürlich vorkommenden Hydrate sind die Zeolithe, die aber das Wasser nicht chemisch gebunden enthalten, also keine Hydrate im eigentlichen Sinne sind, sondern gallertartigen Charakter haben. Beim Erwärmen geben die Zeolithe das Wasser ab (nicht in stöchiometrischen Verhältnissen), beim Liegen an feuchter Luft nehmen sie Wasser wieder auf. Werden entwässerte natürliche Zeolithe mit Wasser benetzt, so zerspringen sie zu einem feinen Pulver.

Künstliche Zeolithe sind unter dem Namen Permutite hergestellt worden. So wird z. B. durch Zusammenschmelzen von Feldspat, Kaolin, Ton und Soda in bestimmten Verhältnissen ein Natriumpermutit gewonnen, der bis zu 50% Wasser aufsaugen kann.

Kryohydrate sind Gemenge von Eis und festem (im Wasser gelöst gewesenen) Stoff, die sich beim „eutektischen Punkt“ abscheiden. (Siehe den Artikel „Lösungen“.)

6. Nachweis. 6a) Qualitativ: Zum qualitativen Nachweis von Wasser benutzt man entweder den Unterschied der Farbe kristallwasserfreier und wasserhaltiger Salze, z. B. Kupfersulfat (wasserfrei weiß, wasserhaltig blau), oder den auf Aenderung der Komplexität (unter eventueller gleichzeitiger Aenderung des Hydratationszustandes) beruhenden Wechsel der Farbe z. B. beim Kobaltchlorid (trocken blau, feucht blaßrosa); oder endlich das Auftreten eines farbigen Stoffes, der beim Zerlegen von farblosen Doppelsalzen mit gleichzeitiger Umsetzung auftritt ist z. B. Kaliumbleijodid farblos; durch die geringste Spur Feuchtigkeit wird es unter Bildung des leuchtend gelb gefärbten Jodbleis zerlegt.

6b) Quantitativ: Die quantitative Bestimmung von Wasser erfolgt entweder indirekt oder direkt.

α) Indirekt durch den Gewichtsverlust, den ein Stoff durch Trocknen oder Glühen erleidet. Das Trocknen geschieht entweder durch Darüberleiten von warmer Luft oder durch Einstellen in ein geschlossenes Gefäß (Exsikkator), das wasseranziehende Stoffe (s. unter 7) enthält (konzentrierte Schwefelsäure, Phosphorpentoxyd, Chlorcalcium, Natriumhydroxyd, Aetzkalk u. ä.), wobei durch Verminderung des Drucks durch Auspumpen des Gefäßes (Vakuumexsikkator) der Trockenprozeß beschleunigt werden kann. Schließlich erfolgt das Trocknen durch Erwärmen, Erhitzen oder Glühen, wobei die möglichst zerkleinerte, aber in dünner Schicht ausgebreitete Substanz durch Vermischen mit ausgeglühtem Sand, Bimstein u. dgl. auf eine möglichst große Oberfläche ausgebreitet wird. Oft wird Erwärmen, Druckerniedrigung und die Einwirkung von Stoffen, die Wasser absorbieren, in besonders konstruierten Apparaten vereinigt. Handelt es sich darum, indirekt den Feuchtigkeitsgehalt von Stoffen zu bestimmen, die selbst flüchtig sind, so bringt man sie mit einem Stoff zusammen, mit dem sie eine bei 100° nichtflüchtige Verbindung eingehen, z. B. beim Trocknen von Jod setzt man Quecksilber zu. Der Wassergehalt von Stoffen, die sich beim Erhitzen verändern, spalten oder oxydieren, muß direkt bestimmt werden.

β) Direkte quantitative Bestimmung. Dabei wird der zu analysierende Stoff in einer Kugelröhre aus schwer schmelzbarem Glase erhitzt und ein getrockneter Luft- oder, um Oxydation zu vermeiden, Kohlensäure- oder Wasserstoffstrom darüber geleitet. Das entweichende Wasser wird in einem der mannigfaltigen Absorptionsapparate, die meist mit konzentrierter Schwefelsäure oder gekörntem Chlorcalcium beschickt sind, aufgefangen. Kann beim Erhitzen eine flüchtige Säure entweichen, so mischt man zu deren Bindung die Substanz mit Bleikarbonat und kann gleichzeitig die durch Erhitzen dieses Salzes entwickelte Kohlensäure zum Austreiben der Wasserdämpfe benützen. Die direkte Methode ist nur verwendbar, wenn außer Wasser keine anderen von dem Absorptionsapparat zurückhaltbaren Stoffe entweichen.

7. Wasser als Lösungsmittel (vgl. dazu den Artikel „Lösungen“). Wasser vermag gasförmige, flüssige und feste Stoffe aufzulösen.

Alle Gase und Dämpfe werden von Wasser mehr oder weniger stark absorbiert; HCl, NH_3 und SO_2 werden außerordentlich reichlich, H_2S, CO_2 und C_2H_2 in viel geringerem Grade, O_2, CO, CH_4, N_2 und H_2 in ganz kleinen Mengen gelöst; nähere Daten sind in dem Artikel „Absorption (Lösungsabsorption)“ mitgeteilt. Man muß beachten, daß häufig Hydratation des

gelösten Gases eintritt, so daß die Henry-Daltonschen Gesetze nicht gelten können.

Das Lösungsvermögen des Wassers für Flüssigkeiten ist sehr verschieden; fette Oele z. B. lösen sich gar nicht darin, Alkohol, Essigsäure mischen sich in jedem Verhältnis mit Wasser, Aether nur in einem von der Temperatur und dem Druck abhängigen Verhältnis. Paraldehyd ist in kaltem Wasser reichlicher löslich als in warmem. Manche Flüssigkeiten, wie konzentrierte Schwefelsäure, absoluter Alkohol u. a. nehmen begierig Wasserdampf aus der Luft auf.

Sehr mannigfaltige Verhältnisse findet man auch bei der Lösung fester Stoffe. Während manche, wie z. B. die Metalle, viele Sulfide u. a. völlig oder wenigstens praktisch unlöslich sind, zeigen andere eine mittlere Löslichkeit; andere wieder vermögen sich ganz außerordentlich reichlich in Wasser zu lösen. Kann ein solcher Stoff eine Lösung bilden, deren Dampfdruck kleiner ist, als der mittlere Wasserdampfdruck in der Luft, so ist der feste Stoff an der Luft zerfließlich, d. h. er verdichtet immer mehr und mehr Wasserdampf auf seiner Oberfläche, bis er zu einer Lösung zerfließt. (Stoffe, die [auch ohne zu zerfließen] erhebliche Mengen von Wasserdampf an ihrer Oberfläche adsorbieren, nennt man hygroskopisch.)

Jeder merklich flüchtige, flüssige oder feste Stoff, der mit Wasser eine Lösung (oder Verbindung) von sehr geringem Dampfdruck bilden kann, raucht an feuchter Luft, indem der Dampf des betreffenden Stoffes mit dem Wasserdampf der Atmosphäre zu einer solchen Lösung zusammentritt und Kondensation erfolgt.

Die meisten festen Stoffe lösen sich in warmem Wasser bedeutend leichter als in kaltem. Kochsalz löst sich in warmem Wasser kaum mehr als in kaltem, zitronensaurer Kalk ist in heißem Wasser viel weniger löslich als in kaltem. Die Löslichkeit fester Stoffe ist praktisch nicht abhängig vom Druck. Vgl. hierzu auch die Artikel „Chemisches Gleichgewicht“ und „Thermochemie“.

Die Fähigkeit, Elektrolyte in ihre Ionen zu spalten, kommt vorwiegend dem Wasser zu (vgl. den Artikel „Dissoziation. Elektrolytische Dissoziation“); die „Ionenreaktionen“ bleiben daher in vielen anderen Lösungsmitteln aus. Manche Vorgänge in nicht flüssigen Systemen sind auch an die Anwesenheit von Wasser — wenn auch nur in Spuren — gebunden; z. B. reagieren absolut trockenes NH_3 und HCl kaum miteinander.

8. Hydrolytische Wirkung. Im Artikel „Hydrolyse“ wird die auf der Wirkung der wenigen im Wasser enthaltenen $H^{\cdot}$- und OH'-Ionen beruhende Spaltung von Salzen erörtert; diese Art der Hydrolyse ist an elektrolytische Dissoziation geknüpft; anders verhält es sich mit vielen Hydrolysevorgängen in der organischen Chemie, bei denen eine Molekelspaltung unter Aufnahme der Bestandteile des Wassers erfolgt, die also Umkehrungen der oben unter 2c besprochenen Prozesse darstellen. Hierher gehören z. B. die Hydrolyse der Fette, die als „Verseifung“ bezeichnet wird, die Hydrolyse von höheren Kohlehydraten u. a. Vgl. dazu die Artikel „Ester“, „Fette und Oele“ und „Kohlehydrate“.

9. Die natürlichen Wässer. Die in der Natur vorkommenden Wässer lassen sich trennen in Regenwasser, Quellwasser, Flußwasser, Meerwasser (s. auch den Artikel „Meteorwasser“).

9a) Regenwasser. Wenn die Luft unter ihren Taupunkt abgekühlt wird (und wenn Staub-, Rauchteilchen oder Gasionen vorhanden sind, an denen sich der Wasserdampf kondensieren kann), dann verdichtet sich der Wasserdampf zu tropfbar flüssigem Wasser, es regnet. Scheidet sich der Wasserdampf nicht in Tropfen, sondern in Kristallen aus, dann entsteht Schnee; fallen die Regentropfen durch kalte Luftschichten und erstarren dabei, dann fallen sie als Hagel auf die Erde nieder. Regenwasser ist das reinste der natürlichen Wässer. Durchschnittlich enthält es 40 mg feste Bestandteile im Liter, an der Meeresküste kann es bis zu 14 mg im Liter Kochsalz aufnehmen. In Industriegegenden ist es mit Ruß verunreinigt und kann bis zu 70 mg im Liter Schwefelsäure und schweflige Säure enthalten (aus dem Schwefeleisen der Kohle).

Im Liter Regenwasser sind durchschnittlich gelöst enthalten

Kalk und Magnesia	5	mg
Chlor	6,3	„
Kohlenstoff in organischer Bindung	1	„
Gesamtstickstoff	0,7	„
Stickstoff in salpetersauren und salpetrigsauren Salzen . . .	0,07	„
Ammoniak	0,2	„
Stickstoff in organischer Bindung	0,22	„

Die im Regenwasser gelösten Gase enthalten etwa

Sauerstoff	30%
Stickstoff	62%
Kohlensäure . . .	8%

Im allgemeinen schätzt man (aber die Schätzung entbehrt brauchbarer Unterlagen), daß ein Drittel des Regenwassers wieder verdunstet, ein weiteres Drittel als Oberflächenwasser abläuft, und daß nur ein Drittel in den Erdboden einsickert. Das Grundwasser scheint jedoch nicht vornehmlich dem in den Erdboden eindringenden Regenwasser seine Entstehung zu verdanken, in erster Linie soll es vielmehr durch Kon-

densation von Wasserdampf entstehen, der aus der Luft in den Boden eindringt.

9b) Quellwasser und Grundwasser. Härte. Reinigung. Filtration. Das durch den Erdboden sickernde Wasser löst aus diesem alles Lösbare auf. Von besonderer Bedeutung ist dabei die in dem Regenwasser enthaltene Kohlensäure, mit deren Vermittelung Kalk und Magnesia als Bikarbonate gelöst werden. Die geologische Beschaffenheit des Niederschlags- und des Quellgebiets, die Tiefe, in der die Quelle entspringt, und die Temperatur des Wassers bedingen einen mannigfach wechselnden Gehalt an festen Bestandteilen des Quell- und Brunnenwassers, der am geringsten in Granit- und Porphyrformationen ist (von 24 mg im Liter ab), und am höchsten in Kalkgebirgen (bis zu 420 mg im Liter).

Wasser, das relativ viel Calcium- und Magnesiumsalze enthält, insbesondere Calciumbikarbonat, Magnesiumbikarbonat und Gips, heißt hartes Wasser. Enthält Wasser nur wenig von diesen Salzen, so wird es als weiches Wasser bezeichnet. Hartes Wasser eignet sich nicht zum Waschen, wegen der Bildung der unlöslichen fettsauren Salze des Calciums und Magnesiums, nicht zum Kochen von Hülsenfrüchten, weil der Kalk mit dem Legumin eine schwerlösliche Verbindung eingeht, auch nicht zu den verschiedensten Gewerbebetrieben (Zuckerfabrik, Leimfabrik), ferner ist es nicht tauglich als Kesselspeisewasser, weil beim Kochen des harten Wassers der als Bikarbonat im Wasser enthaltene Kalk und die Magnesia sich als Karbonate unlöslich ausscheiden und den sogenannten Kesselstein bilden. Als Maß für die Härte eines Wassers gilt der Härtegrad. Ein (deutscher) Härtegrad ist der Gehalt von 1 Teil CaO in 100000 Teilen Wasser. Die durch den Gesamtgehalt an Calcium- und Magnesiumsalzen bedingte Härte wird als Gesamthärte bezeichnet, die Härte des gekochten Wassers, in dem die Bikarbonate zerlegt und die Karbonate ausgeschieden sind, als bleibende oder permanente Härte. Die Differenz beider, die auf dem Gehalt an Bikarbonat beruhende Härte, heißt die temporäre Härte. Ein französischer Härtegrad entspricht 1 Teil $CaCO_3$ in 100000 Teilen Wasser, ein englischer Härtegrad 1 Teil $CaCO_3$ in 70000 Teilen Wasser.

Die Härtebestimmung beruht auf der Umsetzung von Calcium- und Magnesiumsalzen mit fettsaurem Alkali (Seife) zu unlöslichem, fettsaurem Calcium und Magnesium. Die gebräuchlichste Methode ist die von Clark.

Erforderlich sind:

1. Baryumchloridlösung ($BaCl_2 . H_2O$), die 0,5233 g Baryumchlorid im Liter enthält. Davon entspricht die in 100 ccm enthaltene Baryumsalzmenge = 12 mg CaO, 100 ccm entsprechen also 12 deutschen Härtegraden.

2. Seifenlösung. 20 g Kaliseife werden in einem Liter Alkohol von 56 Volumprozent gelöst und gegen die Baryumchloridlösung so eingestellt, daß 45 ccm der Seifenlösung 100 Baryumchloridlösung = 12 Härtegraden entsprechen. Die Einstellung geschieht in der Weise, daß man zu 100 ccm Baryumchlorid in einem Glasstöpselgefäß von 200 ccm Inhalt Seifenlösung zufließen läßt und nach jedesmaligem Zusatze kräftig umschüttelt. Man fügt so lange Seifenlösung zu, bis ein Seifenschaum bestehen bleibt, der sich wenigstens fünf Minuten lang hält. Die Bestimmung der Härte wird analog der Einstellung ausgeführt, unter Verwendung von 100 ccm des zu prüfenden Wassers. Der Verbrauch an Seifenlösung steigt nicht in demselben Verhältnisse wie die Härte, die Werte sind einer Tabelle zu entnehmen. Um Vergleichszahlen zu erhalten, müssen die Bestimmungen immer bei 15° vorgenommen werden.

Zur Bestimmung der bleibenden Härte werden 500 ccm Wasser eine Stunde lang gekocht unter Ersatz des verdampfenden Wassers durch destilliertes Wasser. Nach dem Abkühlen ergänzt man auf 500 ccm und ermittelt die Härte in 100 ccm.

Eine genaue quantitative Bestimmung der Calcium- und Magnesiumsalze läßt sich nur auf gewichtsanalytischem Wege ermitteln (als Calciumoxalat und Magnesiumpyrophosphat).

Grundwasser ist häufig eisenhaltig (Eisenbikarbonat), und um es gebrauchsfähig zu machen, muß es enteisent werden. Die Enteisenung geschieht am einfachsten durch Lüftung; man läßt Wasser aus großen Brausen über Kokstürme herabrieseln, wobei es mit dem Sauerstoff der Luft in innige Berührung kommt. Das Ferrobikarbonat wird oxydiert und Eisenhydroxyd scheidet sich in Flocken aus, die durch Filtration durch ein Sandfilter zurückgehalten werden. Enteisenung kann auch bewirkt werden durch Vermischen des eisenhaltigen Wassers mit Kalkmilch; dieses Verfahren ist aber nicht überall anwendbar, weil dadurch das Wasser hart wird.

Grundwasser und Oberflächenwasser hat mitunter nicht die Beschaffenheit, die von ihm zum Gebrauch als Trinkwasser gefordert werden muß. Wichtig sind daher die Verfahren zur Reinigung und Verbesserung des Trinkwassers. In Betracht kommen die schwebenden ungelösten Stoffe, die gelösten und kolloidal gelösten Stoffe, die lebenden Organismen. Durch die Beseitigung der genannten Verunreinigungen werden gleichzeitig Geruch, Geschmack, Farbe und Durchsichtigkeit des Wassers verbessert.

Die Beseitigung der Schwebestoffe. Durch ungelöste Stoffe getrübtes Wasser kann man klären durch Absitzenlassen oder

durch Filtration. Die Sedimentiermethode ist unvollkommen, sie kann verstärkt werden durch die Bildung von unlöslichen Niederschlägen in dem Wasser, die die Trübungen und auch einen Teil der Bakterien mit niederreißen. In den Sedimentierbecken wird dem zu klärenden Wasser Aluminiumsulfat zugesetzt, das sich mit dem natürlichen Calciumkarbonat des Wassers oder mit zugesetzter Kalkmilch zu Aluminiumhydroxyd und Gips umsetzt. Ferner werden Kalk und Ferrisulfat empfohlen, oder auch Kaliumpermanganat; ferner spielt eine ziemliche Rolle, hauptsächlich zur Beseitigung von Bakterien, aber dabei auch klärend wirkend, ein gleichzeitiger Zusatz von Eisenchlorid und Chlorkalk. Am besten scheint sich in der Praxis Aluminiumsulfat zu bewähren. Die Klärung durch Zusatz von Chemikalien soll indes nur bei sehr verunreinigtem Wasser angewendet werden, und sie dient dabei hauptsächlich zur Vorbereitung und Unterstützung der Filtration.

Enteisenung und die Entfernung von Mangan, das stellenweise im Grundwasser vorkommen kann, läßt sich auch ermöglichen durch das Permutit-Verfahren, das gleichfalls zur Enthärtung von Wasser dient. Unter Permutit versteht man einen künstlichen Zeolith, unter Natriumpermutit z. B. ein Natriumaluminiumsilikat, das beim Zusammenbringen mit Salzlösungen seine basischen Bestandteile gegen Eisen, Mangan und Kalk austauscht, z. B.

$$\text{Permutit-Na}_2 + CaSO_4 = \text{Permutit-Ca} + Na_2SO_4$$

$$\text{Permutit-Na}_2 + Ca(CO_3)_2H_2 = \text{Permutit-Ca} + 2NaHCO_3$$

$$\text{Permutit-Na}_2 + MnCl_2 = \text{Permutit-Mn} + 2NaCl.$$

Durch Waschen mit 10prozentiger Kochsalzlösung läßt sich der Natriumpermutit regenerieren.

Von den Filtrationsanlagen für Trinkwasser sind von besonderer Bedeutung die Vorrichtungen, die nicht nur die groben, sichtbaren Verunreinigungen beseitigen, sondern die auch die Mikroorganismen beseitigen oder wenigstens nahezu vollständig zurückhalten. Man unterscheidet dabei zwischen der natürlichen Bodenfiltration und den künstlichen Filteranlagen, die entweder langsam arbeiten oder als Schnellfilter ausgebildet sind.

α) Bodenfiltration. Die Bodenfiltration beruht auf der Tatsache, daß Grundwasser aus Schichten, die 4 m unter der Oberfläche liegen, bakterienfrei ist. Die Haupttypen der Bodenfiltration sind die Anlage von Brunnen und Brunnengalerieen in der Nähe von Flüssen und Seen, wobei hauptsächlich horizontale Filtration stattfindet, und Rieselwiesen mit vertikaler Filtration. Wesentlich für die gute Arbeit der Bodenfiltration ist ein kontinuierlicher Betrieb und möglichste Vermeidung von Druckschwankungen.

β) Die künstliche Filtration. Diese ist der natürlichen vorzuziehen, weil man, zumal die Mächtigkeit des künstlichen Filters bedeutend geringer ist als die des natürlichen, eine ausreichende Kontrolle über die Homogenität des Filters hat und etwaige Schäden bald beseitigen kann.

Die langsame Sandfiltration geschieht in gemauerten, wasserdichten Bassins mit betonierter Sohle, die die Abflußröhren (Drainageröhren) trägt. Auf der Sohle liegt zunächst eine Schicht Steine, dann grober Kies, mittelfeiner Kies, feiner Kies, grober Sand und als oberste Schicht feiner Sand mit einer Korngröße von 0,3 bis 0,4 mm. Diese oberste Schicht soll wenigstens 60 cm hoch sein. Die Gesamthöhe der Beschickung eines Sandfilters beträgt etwa 150 cm.

Die Filtration geht in der Weise vor sich, daß das gründlich gewaschene Filter zur Verdrängung der Luft von unten her mit filtriertem Wasser beschickt wird, bis dieses über der obersten Sandschicht steht. Alsdann wird das Filter vorsichtig, damit sich durch das Einströmen keine trichterartige Vertiefungen bilden, mit dem zu filtrierenden Wasser beschickt, das zweckmäßig in Sedimentierbecken vorgeklärt war, und nun etwa 1 bis 2 Tage lang der Ruhe überlassen, darauf beginnt man langsam mit der Filtration und steigert deren Geschwindigkeit allmählich bis zum Maximum, das im allgemeinem 100 mm in der Stunde, also rund $2^1/_2$ m im Tag nicht überschreiten soll. Dabei liefert jeder Quadratmeter Filteroberfläche im Tag $2^1/_2$ Kubikmeter Wasser.

Durch die Sandschichten werden grobe Verunreinigungen und Bakterienklümpchen sicher zurückgehalten, die einzelnen Bakterien werden aber erst zurückgehalten durch die „Filterhaut", die sich während der ersten Ruhepause des neu beschickten Filters bildet. Sie entsteht aus Algen, Bakterienklümpchen, kleinen Teilchen organischer Substanz und anderen Schwebestoffen (Detritus). Da diese Haut einen nur dünnen und in sich nicht derben Belag bildet, also leicht reißen kann, ist auf ein kontinuierliches Filtrieren und Vermeidung von zu großem Ueberdruck besonderes Gewicht zu legen. Ueberdruck kann entstehen, wenn die Filterhaut während der Wirksamkeit des Filters dichter geworden und ihre Durchlässigkeit für Wasser verringert ist. Alsdann muß das Filter gereinigt und neu beschickt werden. Zur Reinigung, die sich meist nur auf die oberste Sandschicht zu erstrecken braucht, sind besondere maschinelle Anlagen vorgesehen. Die Ver-

wendung von sterilisiertem Sand hat sich nicht als vorteilhaft erwiesen, Filter aus nicht sterilem Sande arbeiten besser. Die Filterhaut ist übrigens nicht der allein wirksame Teil des Sandfilters. Die Arbeitsfähigkeit eines Filters ist von vielen Faktoren abhängig und wechselt zwischen etwa 14 Tagen und mehreren Monaten.

Für die Kontrolle der Sandfilter hat das Kaiserliche Gesundheitsamt „Grundsätze für die Reinigung von Oberflächenwasser durch Sandfiltration" zusammengestellt.

Günstig wäre es, die Filtrieranlagen offen anzulegen, damit reichlicher Zutritt von Licht und Luft die Filterwirkung durch Selbstreinigung, Oxydation, unterstützen könnte, wobei allerdings auch unliebsames Algenwachstum entstehen kann. In den meisten Fällen ist dies aber wegen der Frostgefahr nicht möglich, und die Filteranlagen müssen überdeckt gebaut werden.

In Frankreich hat man anscheinend mit Erfolg sogenannte nicht überstaute Filter angelegt, bei denen die feine Sandschicht wenigstens 130 cm hoch ist, und auf die das Wasser mittels Brausen aus einem höher gelegenen Bassin auffließt. Bei diesen Filtern bildet sich keine Filterhaut aus, und die Wirksamkeit soll annähernd ein Jahr dauern.

Schnellfiltration. Das Prinzip der Schnellfiltration ist eine rasch wirkende Filtration bei Vermeidung ausgedehnter Anlagen, wie sie die langsamen Sandfilter benötigen, und bei Wegfall der umständlichen Reinigung. Bei ihnen wird die sich allmählich bildende Filterhaut ersetzt durch einen künstlichen Niederschlag von Eisenhydroxyd oder meistens Aluminiumhydroxyd durch den Zusatz von Aluminiumsulfat zu hartem oder künstlich gehärtetem Wasser. Die Schnellfilter arbeiten entweder mit dem natürlichen Wasserdruck oder unter Ueberdruck. In Deutschland ist besonders das Jewellfilter in Gebrauch, das eine ausgedehnte maschinelle Anlage beansprucht. Erforderlich ist eine gewisse Reinheit des Aluminiumsulfats und die richtige Abmessung des Zusatzes, der 25 bis 35 g pro Kubikmeter betragen soll. Die Bedienung der Schnellfilter ist sehr einfach, die tägliche Gewinnung von 400000 Kubikmeter Wasser kann durch eine Arbeitskraft beaufsichtigt und geleitet werden.

Die Schnellfilter liefern die 40 bis 50fache Menge Wasser wie die langsame Sandfiltration.

Hausfilter. Die Verwendung von Kleinfiltern zum Anschluß an eine Leitung oder auch ohne Leitung sind nur ein Notbehelf und für eine dauernde keimfreie Wasserversorgung nicht empfehlenswert, da sie nur in beschränktem Maße bakteriendicht und nicht rasch genug arbeiten. Als Filtermaterial für die Kleinfilter wird gepreßte Kohle, Asbest, Porzellan oder Kieselgur (Berkefeld) verwendet. Nach einiger Zeit ist Reinigung durch Abbürsten und Sterilisation durch Auskochen erforderlich.

Sterilisierung durch Ozon. In neuerer Zeit hat man auch Ozon zur Reinigung des Trinkwassers verwendet. Große praktische Bedeutung hat dieses Verfahren nicht gewonnen.

9c) Flußwasser. Flußwasser ist in der Regel weiches Wasser, es enthält weniger Kalk und Eisen in Lösung, weil durch die andauernde Lüftung die Bikarbonate zerlegt werden. Sonst enthält es aber neben den übrigen Bestandteilen des Regen- und Quellwassers noch reichlich organische Stoffe, Abfallstoffe und Abwässer der Städte und der Fabriken. Von größter Bedeutung für die Beseitigung dieser Verunreinigungen ist die Selbstreinigung der Flüsse. Dabei sinken die gröberen Teilchen allmählich zu Boden, die gelöste organische Substanz wird entweder durch Mikroorganismen aufgebraucht oder oxydiert. Der hierzu erforderliche Sauerstoff wird durch den Assimilationsprozeß der im Wasser lebenden Algen oder auch höher organisierter Pflanzen geliefert. Etwa 10 Kilometer unterhalb einer Stadt ist der Selbstreinigungsprozeß der Flüsse beendigt, bei der chemischen Untersuchung ist der Gehalt an organischer Substanz und damit der Sauerstoffverbrauch derselbe, wie oberhalb der betreffenden Stadt, während er inzwischen bis z. B. zum sechsfachen Werte angestiegen war.

9d) Meerwasser. Im Meerwasser sind etwa 30 Elemente festgestellt worden, die Zusammensetzung der offenen Meere hat überall nahezu die gleiche Zusammensetzung. Im Durchschnitt enthält es 3,5% Salze gelöst, wovon 2,7% Kochsalz sind, 0,4% Magnesiumchlorid, 0,2% Gips, 0,15% Kaliumsulfat, 0,1% Bittersalz, 0,04% Bromnatrium. Die übrigen Bestandteile sind in äußerst geringer Menge darin enthalten, z. B. 0,05 g Gold in einer Tonne Meerwasser, oder die ganz geringen Mengen Jod. Letztere werden indes von einzelnen Tangen in dem Maße aufgespeichert, daß deren Asche bis zu 0,5% Jod enthält.

Das Wasser der Binnenmeere hat andere Zusammensetzung; ist reichlich Zufluß von süßem Wasser vorhanden, so ist der Salzgehalt geringer (Ostsee 0,5 bis 1,8% Kochsalz), ist wenig Zufluß bei reichlicher Verdunstung vorhanden, so werden die gelösten Salze erheblich angereichert (im roten Meer 4%).

Besonders reich an Salzen sind Binnenseen, die keinen Abfluß haben, z. B. das tote Meer mit 22 % Salzen, namentlich wenn diese Wasserbecken frühere Meeresteile darstellen (Salzlagerbildung, Staßfurt).

9e) Mineralwasser. Wasser, das einen

besonderen Gehalt an Mineralstoffen oder an Gasen aufzuweisen hat, und das wegen seiner Bestandteile zu Heilzwecken Verwendung findet, bezeichnet man als Mineralwasser. Solche natürliche Mineralwässer haben je nach der Tiefe ihres Ursprungs verschiedene Temperatur, die oft beträchtlich über der Temperatur der Luft liegen. Als Thermalwasser, Thermen, bezeichnet man Quellen, deren Temperatur höher ist, als die mittlere Jahrestemperatur der Luft ihrer Umgebung.

Auffallend ist die Konstanz der Zusammensetzung der Mineralwässer auch im Laufe größerer Zeitabschnitte.

Die Mineralquellen zerfallen je nach den wirksamen Bestandteilen in folgende Gruppen: 1. Wildbäder, radioaktive Quellen mit verhältnismäßig wenig gelösten Stoffen. 2. Säuerlinge, Sauerbrunnen, die gleichfalls wenig Bestandteile enthalten, aber durch einen hohen Gehalt an Kohlensäure ausgezeichnet sind. 3. Alkalische Wässer enthalten neben freier Kohlensäure Natriumbikarbonat; in diese Gruppe gehören die alkalischen Säuerlinge mit Natriumbikarbonat und viel freier Kohlensäure, die alkalisch-muriatischen Wässer, die Natriumbikarbonat und Kochsalz enthalten und die alkalisch-salinischen Wässer, die durch einen besonderen Gehalt an Glaubersalz ausgezeichnet sind. 4. Erdige Mineralwässer enthalten Kalksalze und zwar die kalten Quellen Gips und Calciumbikarbonat, die warmen nur Gips. Manche dieser erdigen Mineralwässer enthalten als wesentlichen Bestandteil Magnesiumbikarbonat. 5. Die erdig-sulfatigen Wässer, die Bitterwässer, enthalten neben Glaubersalz und Gips noch Bittersalz (Magnesiumsulfat). 6. Die Kochsalzwässer werden unterschieden in einfache Kochsalzwässer, die höchstens 1,5% Kochsalz und im ganzen nicht mehr als 2% gelöste Bestandteile enthalten, ferner in Solen mit einem Gehalt von 1,5 bis 2% Kochsalz als schwache Solen, von 2 bis 4% als mittelstarke Solen und über 4% als starke Solen, deren stärkste völlig gesättigte Kochsalzlösungen darstellen. Zu den Kochsalzwässern gehören außerdem noch die jod- und bromhaltigen Kochsalzwässer.

Der Jodgehalt dieser Mineralwässer ist äußerst gering; während die hierher gehörigen Siebenbürgischen Mineralwässer noch einen Jodgehalt von 0,025% aufweisen, sinkt er in den übrigen Quellen auf den zehnten oder hundertsten Teil. 7. Die Lithionwässer enthalten Lithiumchlorid oder Lithiumbikarbonat in der geringen Menge von 0,02 bis 0,002%. 8. Bei den eisenhaltigen Mineralwässern ist zu unterscheiden zwischen „Stahlwässern", die Eisenbikarbonat gelöst enthalten, zugleich mit freier Kohlensäure, und zwischen Eisenvitriolwässern, die mitunter beträchtliche Mengen (bis zu 0,46%) Ferrosulfat enthalten. 9. Die Arsenwässer enthalten (außer Roncegno und der Dürkheimer Maxquelle, die 43 bezw. 17 mg arsenige Säure im Liter enthalten) nur selten mehr als 1 mg arsenige Säure im Liter gelöst. 10. Die Schwefelwässer enthalten entweder Natriumsulfid, weniger Kaliumsulfid oder Calciumsulfid, oder freien Schwefelwasserstoff, die Schwefelwässer und die Schwefelwasserstoffwässer.

Anhang.

Wasserstoffperoxyd.

Wasserstoff und Sauerstoff verbinden sich außer zu Wasser zu Wasserstoffperoxyd oder Wasserstoffsuperoxyd. Diese Verbindung hat die Formel H_2O_2, der auch das Molekelgewicht entspricht. Wasserstoffperoxyd ist wahrscheinlich eine ungesättigte Verbindung von Wasserstoff und Sauerstoff, in der der Sauerstoff vierwertig auftritt, möglicherweise

$$=O=O\begin{matrix}\diagup H \\ \diagdown H\end{matrix}.$$

Jedenfalls ist Wasserstoffperoxyd nicht als ein Oxydationsprodukt des Wassers, als H-O-OH aufzufassen; durch Oxydation von Wasser läßt sich auch kein Wasserstoffperoxyd gewinnen.

Vorkommen. Ueber das Vorkommen von Wasserstoffperoxyd in der Natur sind die Ansichten immer noch sehr geteilt. Während die einen Forscher im Gewitterregen, im gewöhnlichen Regenwasser und im Schnee Wasserstoffperoxyd in der Menge von 0,04 bis 1 mg im Liter nachgewiesen haben, wird von anderen die Gegenwart von Wasserstoffperoxyd in der Luft und damit in den atmosphärischen Niederschlägen bezweifelt. Die Irrtümer können dadurch entstehen, daß der exakte Nachweis so geringer Mengen äußerst schwierig ist und sich fast ausschließlich auf die Oxydation der Jodwasserstoffsäure zu freiem Jod und dessen Nachweis durch Stärkekleister gründet. Nun wird die blaue Jodstärke auch durch andere oxydierende Stoffe gebildet, die besonders bei Gewittern in der Luft vorhanden sind, Ozon und besonders salpetrige Säure.

Die Wahrscheinlichkeit, daß Wasserstoffperoxyd aber tatsächlich in der Luft vorhanden ist, ergibt sich daraus, daß bei der Einwirkung von Radiumstrahlen und von ultraviolettem Licht auf Wasser dieses in Wasserstoff und Wasserstoffperoxyd zerlegt wird. So ist es erklärlich, daß aus dem Wasserdampf in der Luft durch das Sonnenlicht Wasserstoffperoxyd gebildet wird.

Es ist nicht sicher gelungen, in Pflanzen-

säften Wasserstoffperoxyd nachzuweisen, auch hier sind die Reaktionen nicht eindeutig. Nach der Autooxydationstheorie von Bach-Engler müssen jedoch Peroxyde, wenigstens als Zwischenprodukte bei der langsamen Verbrennung, als die auch die Assimilationsvorgänge in der lebenden Zelle anzusehen sind, auftreten. In der Tat ist es auch gelungen, aus dem frisch ausgepreßten Saft von Lathraea squamaria, der oxydasehaltig ist, bei Zusatz von Barytwasser und Durchleiten von Luft Baryumsuperoxyd zu erhalten.

Wasserstoffperoxyd ist ein Bestandteil des normalen Speichels. Es wird ferner im feuchten Aether gefunden, der mit Luft und Sonnenlicht in Berührung war, ferner entsteht es bei der Verdunstung von Terpentinöl und anderen ätherischen Oelen. Ueberhaupt bildet sich Wasserstoffperoxyd bei allen langsamen Oxydationen, die bei Gegenwart von Wasser vor sich gehen, z. B. wenn Phosphor oder fein verteiltes Zink mit Luft und Wasser in Berührung sind. Auch bei der Reaktion zwischen Blei, Luftsauerstoff und Wasser bildet sich Wasserstoffperoxyd nach der Formel

$$Pb + 2H_2O + O_2 = Pb(OH)_2 + H_2O_2.$$

Herstellung. Wasserstoffperoxyd wird allgemein gewonnen durch die Zerlegung von Superoxyden der Alkalien und der alkalischen Erden, insbesondere von Baryumsuperoxyd nach der Formel $BaO_2 + 2HCl = BaCl_2 + H_2O_2$.

Das technische Baryumperoxyd, das durch Erhitzen von Baryumoxyd an der Luft auf 450° bis 550° erhalten wird ($BaO + O = BaO_2$) wird von Schwefelsäure nicht angegriffen; man zerlegt es durch Salzsäure, befreit die Flüssigkeit durch wenig Barytwasser von Verunreinigungen durch Metalloxyde und fällt dann mittels Baryumhydroxyd aus dem Filtrat das Wasserstoffperoxyd abermals als Baryumperoxyd aus; es scheidet sich in wasserhaltigen Kristallen ab und kann nun in dieser Form durch die berechnete Menge Schwefelsäure zerlegt werden.

Nach einem Merckschen Patent kann man Wasserstoffperoxyd auch gewinnen durch Zerlegen einer Lösung von Natriumperoxyd mit Schwefelsäure und Destillation der Reaktionsflüssigkeit.

Andere Methoden, konzentrierte Lösungen zu erhalten, sind die Destillation verdünnter Lösungen im Vakuum bei Wasserbadtemperatur, wobei 50%iges Peroxyd erhalten werden kann, und ferner das Ausfrierenlassen, wobei die Flüssigkeit 70 bis 80%ig wird.

Eigenschaften. Wasserfreies Wasserstoffperoxyd ist eine sirupdicke, wasserhelle, farblose Flüssigkeit, die in dicker Schicht blau aussieht, ähnlich wie Wasser. Das spezifische Gewicht des reinen wasserfreien Peroxyds liegt über 1,45. Es erstarrt noch nicht bei —30°, wird bei Kühlung mit Aether und Kohlensäure fest und damit geimpft kristallisiert auch die bei auf —10° abgekühlte Flüssigkeit. Die wasserhellen Säulen schmelzen bei —2°.

Wegen der Zersetzlichkeit stellt man kein reines Peroxyd her, sondern nur die handelsüblichen Lösungen von 3% Gehalt und das 30%ige, das zurzeit allein von Merck-Darmstadt unter dem Namen Perhydrol in den Handel gebracht wird. Diese Lösung wird mitunter als 100%ig bezeichnet, was so zu verstehen ist, daß 1 Volumen des 30%igen Perhydrols bei der Zersetzung 100 Volumina Sauerstoff entwickelt. Die Aufbewahrung von konzentrierten Lösungen muß, damit sie haltbar bleiben, in Gefäßen aus Paraffin oder damit ausgekleideten Glasgefäßen erfolgen.

Lösungen von Wasserstoffperoxyd sind geruchlos, schmecken adstringierend und bitter. Konzentrierte Lösungen ätzen sehr und schmerzhaft, die Epidermis wird alsbald weiß.

Wasserstoffsuperoxyd rötet Lackmuspapier nicht, sondern bleicht es.

Verhalten. Reines Wasserstoffperoxyd zerfällt sehr leicht in Wasser und Sauerstoff, mitunter explosionsartig. Jedenfalls muß man auch mit konzentrierteren Lösungen sehr vorsichtig umgehen. Auch reine Lösungen erleiden dieselbe Zersetzung von selbst im Laufe der Zeit, spontan durch Katalysatoren, wie Platinmohr, Silberoxyd, Braunstein, Blut u. a. m. Die Selbstzersetzung kann verlangsamt werden durch den Zusatz von Säuren, namentlich von Phosphorsäure, ferner von den verschiedensten stickstoffhaltigen Stoffen, z. B. Acetanilid, aliphatischen tertiären Basen, auch von Harnstoff, mit dem es Verbindungen liefert, die konzentrierte Wasserstoffperoxydlösung kristallwasserartig gebunden enthalten und haltbar sind.

Wichtig ist Wasserstoffperoxyd als Oxydationsmittel, wovon in der Analyse anorganischer Stoffe Gebrauch gemacht wird, was aber auch die technische und medizinale Verwendung bedingt. Durch die Oxydationswirkung ist es ein vorzügliches Bleichmittel, besonders für Stoffe, die von Chlor zerstört würden, Haare, Federn, Elfenbein, Leder u. ä. Wertvoll ist, daß bei diesem Bleichprozeß außer dem aktiven Sauerstoff eben nur noch Wasser gebildet wird, also sekundäre Reaktionen und Zerstörungen ausgeschlossen sind.

Als Desinfektionsmittel wird Wasserstoffsuperoxyd besonders in der Chirurgie (als bestes Mittel zur Reinigung eitriger Wunden) ferner als Desodorans und zur Desinfektion der Mundhöhle angewandt; zu diesem Zwecke

in reiner Lösung, oder in Form von „haltbar gemachtem“ Präparat (z. B. mit Harnstoff); oder man benützt die Zersetzung der Peroxyde, z. B. des Perborates.

Als Konservierungsmittel z. B. für Milch ist es unzulässig.

Wasserstoffperoxyd ist aber nicht nur ein Oxydationsmittel, sondern es kann auch Reduktionswirkungen ausüben. Silberoxyd, Goldoxyd, Quecksilberoxyd werden von ihm unter Sauerstoffentwickelung zu den Metallen reduziert. Mangansuperoxyd und Kaliumpermanganat werden in schwefelsaurer Lösung zu Manganosulfat reduziert (quantitative titrimetrische Bestimmung). Ferrihydroxyd gibt bei Gegenwart von Kalilauge Ferrooxyd; Jod wird in sodaalkalischer Lösung zu Jodwasserstoffsäure reduziert, während in saurer Lösung der umgekehrte Prozeß stattfindet.

Die abwechselnde oxydierende und reduzierende Wirkung ist von großer Bedeutung für die analytische Chemie und ermöglicht gute quantitative Trennungen, die vor anderen Trennungsmethoden den Vorzug haben, daß der zu analysierenden Flüssigkeit keinerlei neue Ionen hinzugefügt werden.

Nachweis. Zur Erkennung des Wasserstoffperoxyds dienen einige Oxydationsreaktionen, von denen die erste, die Blaufärbung von Jodzinkstärkelösung zwar empfindlich, aber nicht charakteristisch ist. Ebensowenig charakteristisch ist die Blaufärbung von Tetramethylparaphenylendiamin. Dagegen ist für größere Mengen von Wasserstoffperoxyd brauchbar die Ueberchromsäurereaktion. Wenn eine verdünnte Lösung von Dichromsäure mit wenig Schwefelsäure (also eine angesäuerte Lösung von Kaliumdichromat) mit Wasserstoffperoxyd zusammengebracht wird, so färbt sich die Flüssigkeit tiefblau. Schüttelt man die blaue Flüssigkeit (die blaue Farbe ist nur kurze Zeit beständig) mit Aether, so geht die Blaufärbung in den Aether über. Charakteristisch und empfindlich ist die Gelbfärbung einer Lösung der Titansäure in konzentrierter Schwefelsäure durch Spuren von Wasserstoffperoxyd. Als Fällungsreaktion sei die Fällung des Baryumsuperoxyds mittels Barytwasser erwähnt. Ueber die physikalische Chemie des Wasserstoffperoxyds vgl. den Artikel „Wasserstoff“.

Literatur. ***W. Ostwald***, *Grundlinien der anorganischen Chemie.* — ***Roscoe-Schorlemmer***, *Lehrbuch der anorganischen Chemie.* — ***Gmelin-Kraut-Friedheim***, *Handbuch der anorganischen Chemie.* — ***O. Anselmino***, *Das Wasser. (Aus Natur und Geisteswelt).* — ***Rubner-Gruber-Ficker***, *Handbuch der Hygiene.* ***Deutsches Bäderbuch.***

O. Anselmino.

Wasserkraftmaschinen und Wasserhebemaschinen.

Definition. Wasserkraftmaschinen verwandeln die Energie des strömenden oder fallenden Wassers in eine technisch brauchbare Form, meist indem sie dieselbe an eine rotierende Welle abgeben.

Den Wasserhebemaschinen wird — meist durch eine rotierende Welle — von außen mechanische Energie zugeführt, durch welche sie Wasser heben oder gegen einen Druck in Gefäße oder Rohrleitungen fördern.

I. Wasserkraftmaschinen.

1. Kolbenmaschinen arbeiten ähnlich wie eine Kolbendampfmaschine. Sie sind nie für große Leistungen ausgeführt worden und heute ohne wirtschaftliche Bedeutung. Die — im Verhältnis zum Dampf — sehr große spezifische Masse des Wassers nämlich läßt bei mäßiger Größe der Ein- und Auslaßorgane des Arbeitszylinders nur ganz geringe Umlaufzahlen der Maschinen zu, so daß die Leistung derselben im Verhältnis zu den Zylinderabmessungen viel zu klein ausfällt.

2. Kolbenlose Maschinen. Der historischen Entwickelung entsprechend unterscheidet man Wasserräder und Turbinen, obwohl grundsätzliche Unterschiede nicht vorhanden sind und Uebergangsformen bestehen.

2a) Wasserräder. Figur 1 S. 500 zeigt ein sogenanntes oberschlächtiges Wasserrad. Das Wasser wirkt hauptsächlich durch sein Gewicht. Energieverluste entstehen hier besonders durch zu frühen Austritt des Wassers aus den Schaufeln. Immerhin geben gute oberschlächtige Wasserräder Wirkungsgrade bis 75%, wenn man das Gefälle vom Oberwasserspiegel bis zur Unterkante des Rades rechnet. Bei der wirklichen Aufstellung des Rades kommt aber noch ein weiterer Verlust hinzu durch das notwendige „Freihängen“ des Rades. Das Rad muß nämlich so hoch gesetzt werden, daß es bei dem — bei Hochwasser stets eintretenden — Ansteigen des Unterwasserspiegels (sogenannter Rückstau) noch nicht „watet“, weil dabei sehr viel Kraft durch den Widerstand der Schaufeln im Unterwasser verloren gehen würde. Bei normaler oder geringer Wasserführung des Flusses steht dann das Unterwasser erheblich unter der Unterkante des Rades. Das aus den Radschaufeln austretende Wasser durchfällt diese Strecke frei, so daß die Energie

verloren geht. Der durchschnittliche Wirkungsgrad selbst guter Räder übertrifft deswegen kaum 60%, bezogen auf das Gesamtgefälle.

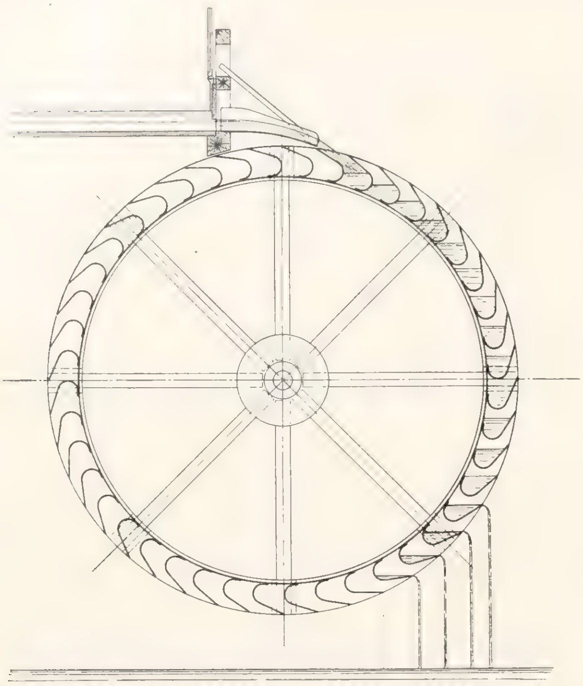


Fig. 1.

Figur 2 zeigt ein unterschlächtiges Rad (Poncelet-Rad). Das Wasser wirkt in ihm außer durch sein Gewicht auch wesentlich durch seine Geschwindigkeit; es tritt mit erheblicher Geschwindigkeit aus der Spannschütze auf die Schaufel, steigt auf ihr in die Höhe, kehrt seine relative Geschwindigkeit zur Schaufel um und tritt mit geringer Absolutgeschwindigkeit aus dem Rade aus. Der „Austrittsverlust", d. h. die verlorene Bewegungs- und Gewichtsenergie des austretenden Wassers, ist deswegen auch bei verhältnismäßig schnell laufenden Rädern gering. Durch die ebenso wie bei den oberschlächtigen Rädern bestehende Notwendigkeit des Freihängens wird der durchschnittliche Wirkungsgrad solcher Räder aber auch meist geringer als 60%.

Wasserräder würden für große Leistungen teuer und unausführbar groß werden; sie haben auch den Nachteil einer verhältnismäßig geringen Umlaufzahl, so daß zum Antrieb der meist schnell laufenden modernen Arbeitsmaschinen Uebersetzungen ins Schnelle notwendig werden, welche den Wirkungsgrad der Gesamtanlage weiterhin herabsetzen. Wasserräder werden deshalb heute selten und nur für kleine Kräfte ausgeführt.

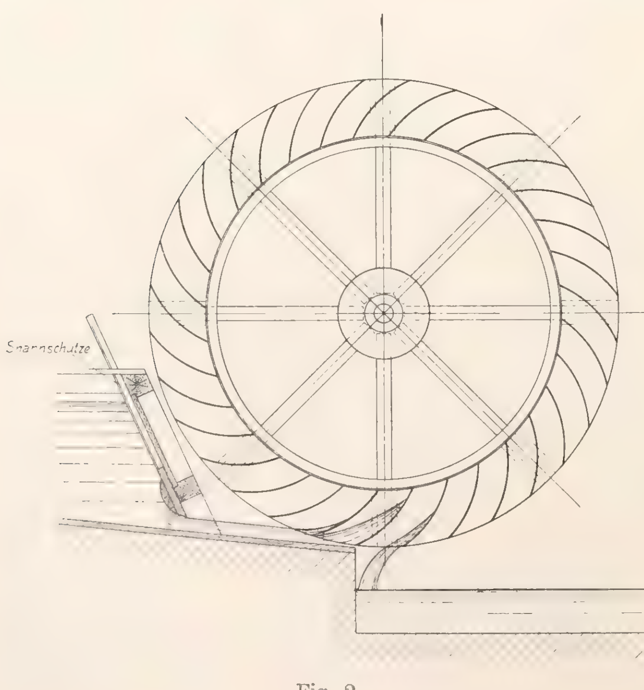


Fig. 2.

2b) Turbinen. In den Turbinen wirkt das Wasser auf die Schaufeln durch seine Geschwindigkeit, während Gewichtswirkung nicht vorhanden ist oder doch ganz zurücktritt.

a) Konstruktion der Turbinen. Die Turbinen bestehen im wesentlichen aus dem Leitrad, welches dem ankommenden Wasser eine bestimmte Richtung erteilt, und aus dem Laufrad, welches dem aus dem Leitrad zuströmenden Wasser die Energie entzieht und sie auf die Welle überträgt. Wenn beim Uebertritt aus dem Leitrade in das Laufrad Wassergeschwindigkeit die

kleiner als die dem Gefälle entsprechende Fallgeschwindigkeit ist, hat das Wasser dort (wenn die Turbine in der Höhe des Unterwasserspiegels steht) noch einen Ueberdruck; man bezeichnet sie dann als Reaktions- oder Preßstrahlturbine. Ist umgekehrt beim Leitradaustritt schon die dem Gesamtgefälle entsprechende Geschwindigkeit vorhanden, so spricht man von einer Aktions- oder Freistrahlturbine.

Das Wasser kann dem Laufrade entweder auf dem ganzen Umfange — Vollturbinen — oder nur auf einem Teile desselben — Partialturbinen — zugeführt werden. Die technische Entwickelung hat dahin geführt, daß man für kleine und mittlere Gefälle (etwa bei 150 m) Preßstrahlvollturbinen, für hohe Gefälle Freistrahlpartialturbinen verwendet.

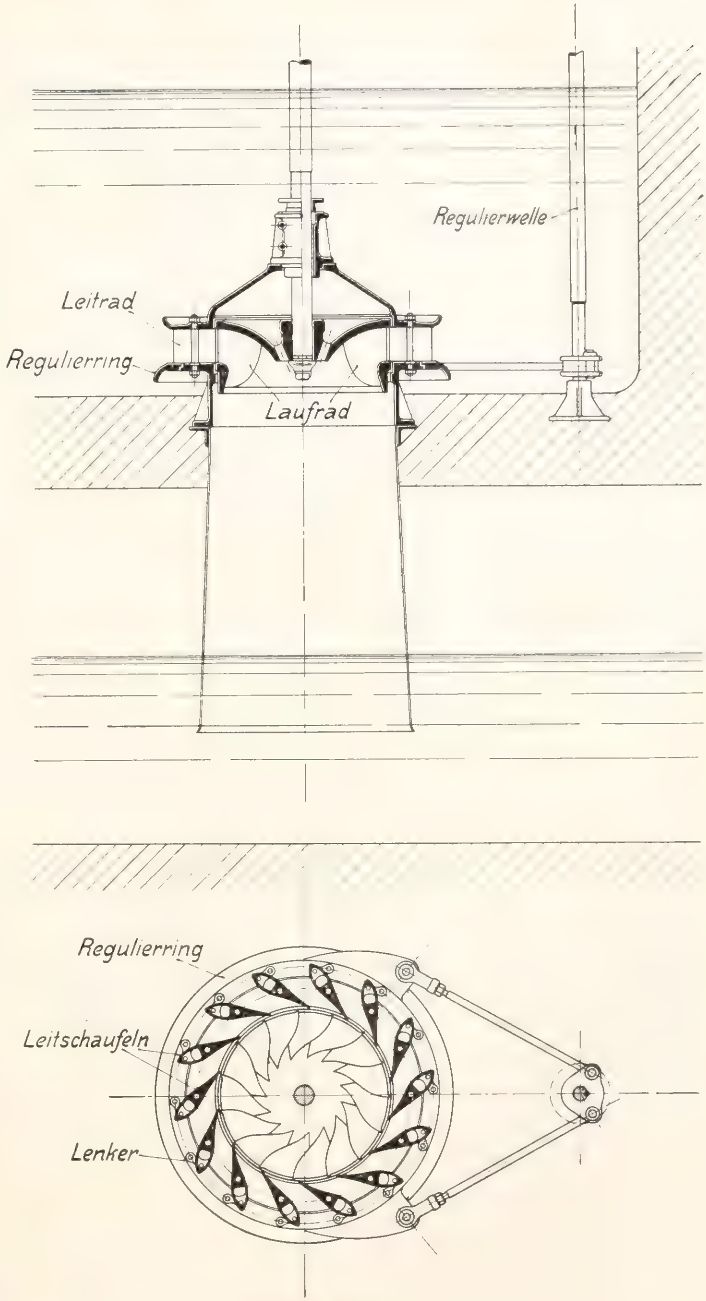


Fig. 3 und 4.

Von den Preßstrahlvollturbinen sind früher sehr viele Arten gebaut worden, am verbreitetsten waren Turbinen mit rein achsialem Zu- und Abfluß des Wassers (Achsialturbinen), zu welchen die bekannte Jonvalturbine gehört, und Radialturbinen mit Zuströmung des Wassers radial von innen und Abströmung radial nach außen — Fourneyronturbinen. Diese Formen haben heute nur mehr historische Bedeutung; Die Francisturbine, eine Turbine mit radialem Wasserzutritt von außen nach innen und achsialem Austritt, hat sich seit etwa 30 Jahren für kleine und mittlere Gefälle allen anderen Formen als bedeutend überlegen erwiesen. Sie wird im folgenden deswegen näher besprochen.

Figur 3 zeigt eine einfache derartige Turbine, in eine offene Wasserkammer eingebaut. Aus dem Laufrade tritt das Wasser in das Saugrohr ein, welches in den Unterwasserspiegel eintaucht. Beim Anlassen der Turbine spült das Wasser die Luft aus

dem Saugrohr heraus, so daß sich dieses ganz füllt. Dadurch wird an der Turbine das gesamte Gefälle wirksam, auch wenn sie höher steht, als das Unterwasser. Der Turbine kann also — innerhalb der durch die barometrische Saughöhe gegebenen Grenze — eine beliebige Höhenlage gegeben werden und sie nützt trotzdem — im Gegensatz zu den Wasserrädern — stets das ganze vorhandene Gefälle aus. Dem konisch erweiterten Saugrohr fällt weiterhin noch die Aufgabe zu, die kinetische Energie des Wassers beim Laufradaustritt, welche bei langsamlaufenden Turbinen 3 bis 6, bei schnellaufenden bis 20% des Gefälles beträgt, durch Verzögerung in Druck zurückzuverwandeln, d. h. am Laufradaustritt eine über die Höhendifferenz hinausgehende Saugwirkung zu erzeugen.

Figur 4 zeigt einen Schnitt durch Lauf- und Leitrad. Beim Austritt des Wassers aus dem Leitrade ist etwa die Hälfte des bogen wird. Die Schaufeln werden in die Gußform für die Laufradkränze eingesetzt und an den Rändern eingegossen.

Das Leitrad wird bei modernen Turbinen stets mit Drehschaufelregulierung ausgeführt (erfunden von Fink): die meist gußeisernen Schaufeln des Leitrades sind um der Turbinenachse parallele Bolzen drehbar, sie werden von dem Regulierring durch Lenker gedreht. Wenn die Kraftleistung der Turbine verringert werden soll, wird der Regulierring durch die Regulierwelle gedreht, wodurch sich die Leitschaufeln ganz oder teilweise schließen.

Die Francisturbine kann statt mit senkrechter Welle ebensogut mit wagerechter Welle ausgeführt werden. Es ergeben sich dabei oft erhebliche Vorteile für die Weiterleitung der Kraft, indem entweder die Arbeitsmaschinen direkt mit der Turbinenwelle gekuppelt werden können oder — bei kleineren Kräften — eine Riemenübertragung angewendet werden kann. Ein Nachteil ist das notwendigerweise gekrümmte Saugrohr, in

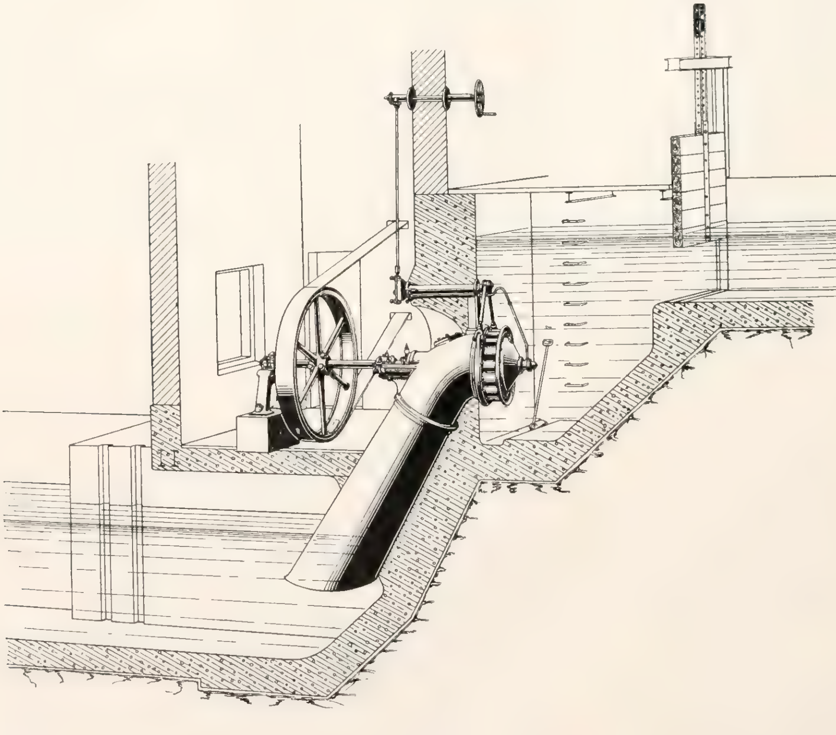


Fig. 5.

Gefälles in Geschwindigkeit verwandelt. Der übrige Teil des Gefälles dient dazu, dem Wasser in den Laufradschaufeln eine Relativbeschleunigung zum Laufrad zu erteilen und das Wasser der Fliehkraftwirkung entgegen der Achse zu nähern.

Die Laufradschaufeln bestehen meistens aus Stahlblech, welches in besonderen Formen ge-

welchem die Umsetzung der Bewegungsenergie des aus dem Laufrade austretenden Wassers in Druck nicht so vollkommen erfolgt wie in einem geraden Saugrohr. Figur 5 zeigt eine einfache horizontale Turbine für den Antrieb einer Mühle.

Bei Gefällen von mehr als etwa 10 m können die Turbinen nicht mehr in eine

offene Wasserkammer eingebaut werden. Man verwendet dann geschlossene Turbinen, auch Gehäuseturbinen genannt, und führt das Wasser durch eine Rohrleitung zu. Figur 6 zeigt zwei in zylindrische Blechgehäuse gesetzte Zwillingsturbinen — vgl. darüber S. 504 — welche unter 18 m Gefälle je 2400 PS leisten und unmittelbar gekuppelte Drehstromgeneratoren antreiben. (Vgl. Schnittzeichnung Figur 9.) Bei höheren Gefällen sucht man die Abmessungen des Gehäuses möglichst zu verkleinern, um Material zu sparen: man legt das Gehäuse in Spiralform um das Leitrad herum. In Figur 7 ist eine solche Spiralturbine in Werkstattmontage, zusammengebaut mit dem Geschwindigkeitsregler, dargestellt.

Bei Großkraftanlagen müssen die Turbinen unmittelbar mit den elektrischen Generatoren gekuppelt werden. Die Turbine muß sich dabei der für den Generator vorteilhaften Drehzahl möglichst anpassen.

Für eine gegebene Laufradform steigt die günstigste Umfangsgeschwindigkeit wie die Wurzel aus dem Gefälle; ferner muß zur Erreichung einer bestimmten Leistung das Laufrad in um so kleinerem Maßstabe ausgeführt werden, je größer das Gefälle ist. Beide Umstände bewirken, daß für eine gegebene Laufradform und Leistung die Drehzahlen mit dem Gefälle stark zunehmen.

Um bei niedrigen oder hohen Gefällen mit den Turbinen für die Generatoren passende Drehzahlen zu erreichen, muß man daher Laufräder von besonderer Form anwenden: „Schnelläufer“ und „Langsamläufer“ im Gegensatz zum „Normalläufer“.

Diese Bezeichnungen sollen also nicht die absolute Drehzahl der Turbine andeuten; sie drücken nur aus, daß die Drehzahl im Verhältnis zu dem gegebenen Gefälle und zur gegebenen Leistung hoch oder niedrig ist. Ebenso soll der Ausdruck: große oder kleine Umfangsgeschwindigkeit nur besagen, daß die Umfangsgeschwindigkeit für das betreffende Gefälle groß oder klein ist.

Für niedrige Gefälle braucht man „Schnelläufer“. Schnelläufigkeit erreicht man einmal dadurch, daß man das Laufrad für möglichst große Umfangsgeschwindigkeit konstruiert. Der Umfangsgeschwindigkeit sind jedoch Grenzen gesteckt, weil mit der Umfangsgeschwindigkeit auch die Relativgeschwindigkeit des Wassers zu den Laufradschaufeln und damit die Reibungsverluste wachsen. Um mit nicht zu hoher Umfangsgeschwindigkeit hohe Drehzahlen zu erreichen, sucht man deswegen auch den Durchmesser des Laufrades möglichst zu verkleinern; damit dasselbe dann die vorgeschriebene Wassermenge verarbeiten kann, erhält es eine große Einlaufbreite. Solche „Schnelläufer“ weisen Formen wie Figur 8 und 15 auf. Eine weitere Steigerung der Drehzahl erreicht man dadurch, daß man die Gesamtwassermenge auf mehrere (bis 8) auf derselben Welle sitzende Laufräder verteilt, wodurch der Laufraddurchmesser kleiner und bei festgehaltener Umfangsgeschwindigkeit

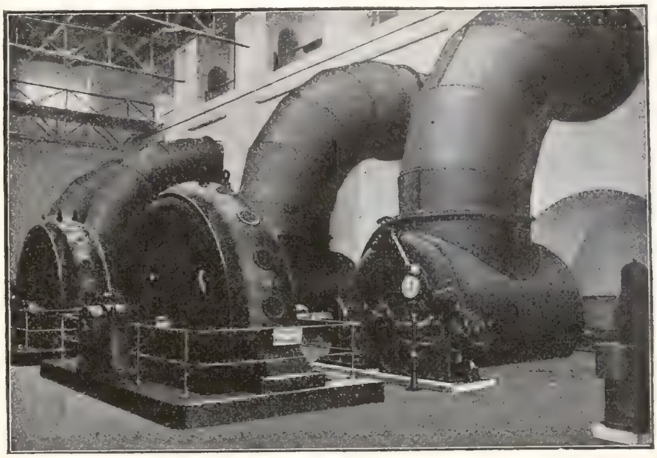


Fig. 6.

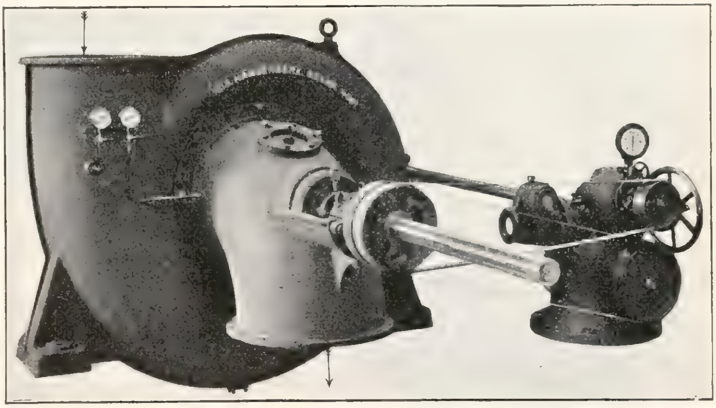


Fig. 7.

die Drehzahl höher wird. Figur 9 zeigt eine der in Figur 6 dargestellten Turbinen im Schnitt: zwei Laufräder sitzen auf derselben Welle und gießen in ein gemeinsames Saugrohr aus.

Bei hohen Gefällen würde ein normales Rad umgekehrt zu schnell laufen, man braucht also einen „Langsamläufer". Mit der Umfangsgeschwindigkeit kann man dabei nicht sehr herabgehen, weil es bei zu starker Verkleinerung schon unangenehm hoch. Der Verwendung von Francisturbinen für diese Gefälle steht auch die Gefahr entgegen, daß Anfressungen, sogenannte Korrosionen, deren Ursache noch nicht sicher erkannt ist, an den Laufrädern auftreten.

Die Figur 11 zeigt die Wirkungsgrade einer normalen Francisturbine mit Drehschaufelregulierung in Abhängigkeit von der



Fig. 8.

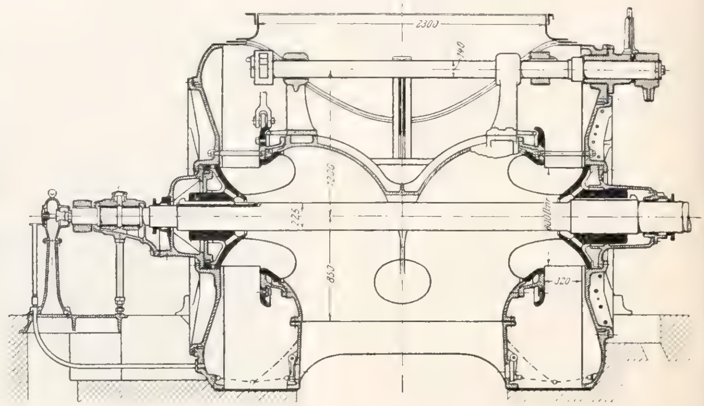


Fig. 9.

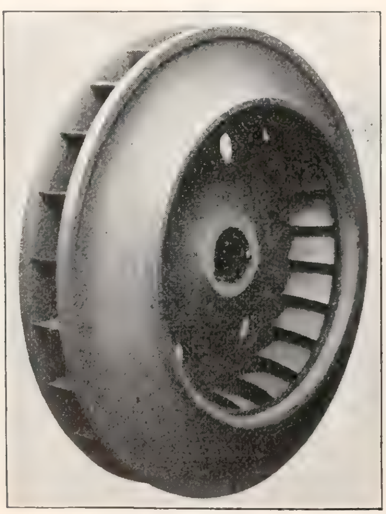


Fig. 10.

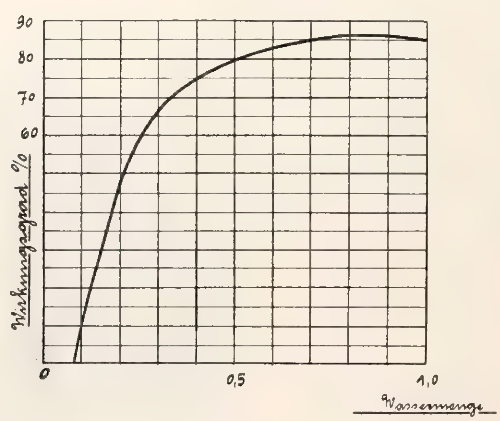


Fig. 11.

derselben nicht mehr möglich ist, dem Wasser im Laufrade die Energie zu entziehen. Um die Drehzahlen zu verringern, vergrößert man deswegen den Laufraddurchmesser unter Verkleinerung der Einlaufbreite (Fig. 10). Eine Grenze wird hier dadurch gegeben, daß bei zu großem Durchmesser die Wasserverluste im Spalt zwischen Leit- und Laufradkranz zu groß werden. Bei Gefällen über 150 bis 200 m wird deswegen die für die Turbine noch mögliche niedrigste Umlaufzahl für die Generatoren

als Abszisse aufgetragenen Wassermenge. Die Wirkungsgrade bei geringerer Wassermenge sind deswegen noch so gut, weil die Drehschaufeln dabei das Wasser in schrägerer Richtung dem Laufrad zuführen. Unter besonders günstigen Verhältnissen — große Turbinen, sorgfältige Ausführung der Schaufeln, sehr gute Wasserzuführung und Wasserabführung — können mit Normalläufern Wirkungsgrade bis 90% erzielt werden. Bei Langsamläufern, die bei gleicher Wassermenge und gleichem Gefälle nur etwa ein Drittel der Umlaufzahl einer normalen Turbine haben, sind die Wirkungsgrade wenig

(2 bis 3%) geringer; Schnelläufer laufen bis etwa dreimal so schnell als die Normalturbine und haben dann bei voller Leitschaufelöffnung etwa um 3%, bei geringeren Leitschaufelöffnungen noch um erheblich mehr geringeren Wirkungsgrad als die Normalturbine.

Die stärksten bisher ausgeführten Francisturbinen leisten ungefähr 25000 PS.

Peltonräder, auch schlechthin Freistrahlturbinen genannt. An die Stelle des Leitrades tritt hier eine Düse von meist rundem Querschnitt. Zur Regulierung der Wassermenge wird der Austrittsquerschnitt der Düse verändert, meist durch eine zentrale „Nadel" mit dickem Kopf, welche, zur Verkleinerung des Austrittsquerschnittes von innen in die Mündung vorgeschoben wird. Das Laufrad ist eine mit becherförmigen Schaufeln besetzte Scheibe. Der aus der Düse austretende Strahl trifft auf die Schneide der Becher, welche mit ungefähr der halben Strahlgeschwindigkeit laufen, wird auf diesen um fast 180° abgelenkt und verläßt die Becher mit geringer Absolutgeschwindigkeit. Figur 12 zeigt ein Peltonrad nach Abnahme der oberen Spritzhaube vor dem Aufsetzen auf das Mauerwerk; die Düse ist auf dem Bilde durch die vorgeschobene Nadel ganz geschlossen.

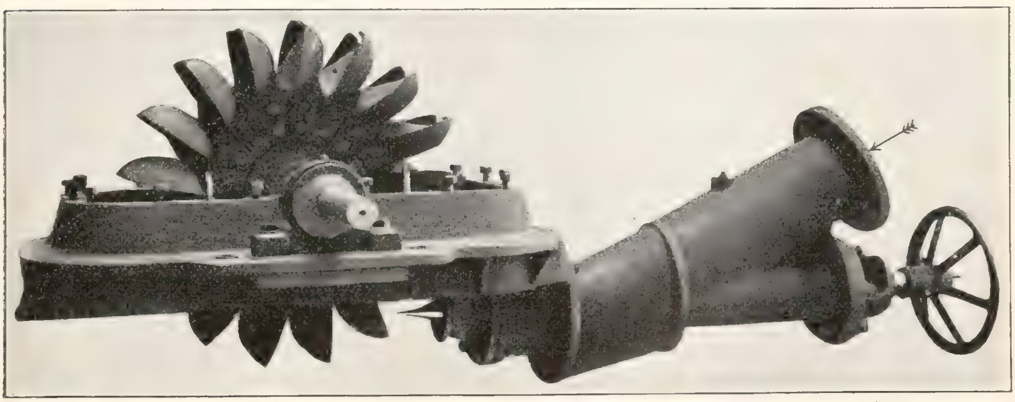


Fig. 12.

Der Durchmesser der Laufräder kann innerhalb der durch konstruktive Rücksichten gezogenen Grenzen beliebig vergrößert und damit die Drehzahl bei der durch das Gefälle gegebenen Umfangsgeschwindigkeit vermindert werden. Die Peltonräder können deswegen bis zu den höchsten vorkommenden Gefällen angewendet werden (bisher für Gefälle bis 900 m ausgeführt).

Die Peltonräder dürfen nicht mit dem Unterwasser in Berührung kommen, müssen also ebenso wie die Wasserräder freihängen. Der dadurch entstehende Gefällsverlust ist aber bei den großen Gesamtgefällen verhältnismäßig gering und wird mehr als ausgeglichen durch den vorzüglichen Wirkungsgrad der Räder, welcher bei guter Ausführung (polierte Becher!) und Konstruktion 90% übersteigen kann.

Peltonräder sind bisher für Leistungen bis etwa 15000 PS gebaut worden.

β) Regulierung der Turbinen. Die Drehschaufeln der Francisturbinen und die Nadeln der Peltonräder werden nur bei kleineren Anlagen bisweilen von Hand unter Vermittelung eines Uebersetzungsgetriebes, der jeweils von der Turbine verlangten Leistung entsprechend, eingestellt. In der Mehrzahl der Fälle — bei großen Kräften immer — verstellt ein selbsttätiger Geschwindigkeitsregler die Drehschaufeln oder die Nadeln so, daß die Drehzahl auch bei wechselnder Belastung der Turbine unverändert bleibt. Es ist bei Wasserturbinen aber nicht wie etwa bei den Dampfmaschinen möglich, die Regulierorgane unmittelbar von einem Fliehkraftregler (Schwungkugelregulator) zu verstellen, weil zu ihrer Bewegung viel zu viel Kraft erforderlich ist: zu einer einmaligen vollständigen Regulierbewegung einer großen Turbine ist eine Arbeitsleistung von mehreren tausend Meterkilogramm nötig. Der Fliehkraftregler dient deswegen hier nur als auslösendes Organ: er verschiebt einen Steuerkolben, welcher Drucköl auf die eine oder die andere Seite eines Arbeitskolbens (Servomotors) leitet, der seinerseits das Regulierorgan der Turbine bewegt. Durch besondere Vorrichtungen wird dafür gesorgt, daß die Bewegung des Arbeitskolbens rechtzeitig, nämlich bevor die Geschwindigkeit auf ihren normalen Wert zurückgegangen ist, unterbrochen wird.

Die Theorie und Konstruktion dieser sogenannten indirekten Regler sind mit großer Sorgfalt durchgearbeitet; sie gehören zu den feinsten Apparaten der modernen Technik. Eine nähere Beschreibung würde hier zu weit führen.

Bei Turbinen, denen das Wasser durch eine längere Rohrleitung zugeführt wird, tritt für die Regulierung eine besondere Schwierigkeit durch die Trägheitswirkung des Wassers in der Leitung ein. Wenn beispielsweise die Belastung der Turbine verringert wurde und der Regler die Leitradöffnung etwas verkleinert hat, ist dann im ersten Augenblick die sekundliche Wassermenge dieselbe wie vorher, da die lange Wassersäule in der Rohrleitung ihre Geschwindigkeit nicht plötzlich ändert. Da die unveränderte Durchflußmenge durch die kleinere Leitradöffnung durchtreten muß, steigt der Druck vor der Turbine. Die Kraftleistung der Turbine, welche von dem Produkt: sekundliche Wassermenge mal Druck abhängt, ist daher zuerst größer, indem die kinetische Energie des Wassers in der Rohrleitung zunächst teilweise auf das Turbinenlaufrad übergeht. So hat jede Verstellung des Regulierorgans zuerst die gegenteilige Wirkung, die erwünschte Wirkung tritt erst einige Zeit später ein. Es ist leicht einzusehen, daß dadurch ein Anlaß zur Instabilität der Regulierung gegeben ist. Die modernen Turbinenregler besitzen Vorrichtungen, welche den schädlichen Einfluß der Wasserträgheit auf die Stabilität überwinden.

γ) Hydraulik und Hydrodynamik der Turbinen. Die einfache Turbinentheorie betrachtet nur einzelne Wasserfäden und kann deshalb als Hydraulik der Turbinen bezeichnet werden (vgl. den Artikel „Flüssigkeitsbewegung" S. 103). Bei sehr schmalen Rädern — extremen Langsamläufern — kann man den in der Mitte der Eintrittsbreite eintretenden Wasserfaden als Repräsentant des ganzen Wasserstromes annehmen. Die Rotationsfläche um die Turbinenachse, welche dieser Wasserfaden beschreibt, kann in ein gegebenes oder angenommenes schmales Laufradprofil mit genügender Genauigkeit eingezeichnet werden (in Figur 13 gestrichelt). Das Verfahren bei breiten Rädern wird später besprochen.

Bezeichnungen: c Absolutgeschwindigkeit des Wassers, w Relativgeschwindigkeit des Wassers zum Laufrade, u Umfangsgeschwindigkeit des Laufrades.

Der Index 0 gilt für den Leitradaustritt, der Index 1 für den Laufradeintritt, der Index 2 für den Laufradaustritt und der Index 4 für den Austritt aus dem Saugrohr (c_1 bezeichnet also die Absolutgeschwindigkeit des Wassers beim Laufradeintritt, u_1 die Umfangsgeschwindigkeit der Laufradeintrittskante usw. Vgl. Fig. 13).

H das Gefälle,
g die Beschleunigung der Schwere,
ϱ den Reibungswiderstand in Bruchteilen des Gefälles (enthält außer den eigentlichen Reibungsverlusten auch die Verluste durch Wirbelbildung und durch unvollkommene Druckrückgewinnung bei der Verzögerung im Saugrohr).

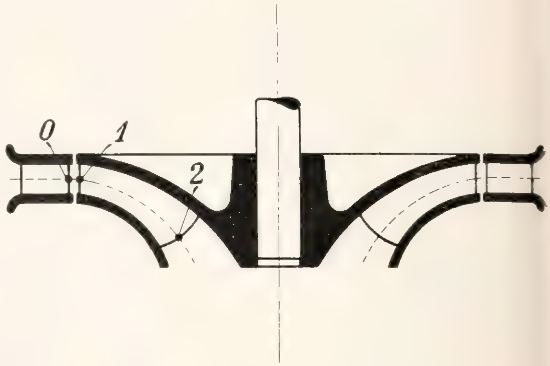


Fig. 13.

Zwischen c_1, u_1, w_1 und ebenso zwischen c_2, u_2, w_2 besteht ein geometrischer Zusammenhang, da die Relativgeschwindigkeit w zur Umfangsgeschwindigkeit u geometrisch addiert die Absolutgeschwindigkeit c gibt. Man stellt diesen Zusammenhang im Geschwindigkeitsdruck am Eintritt und im Geschwindigkeitsdruck am Austritt dar (Fig. 14).

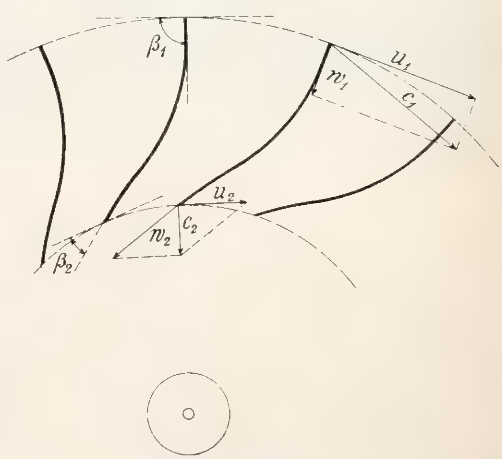


Fig. 14.

Als Verlust ist außer ϱ nur die kinetische Energie des aus dem Saugrohre austretenden Wassers vorhanden, deswegen ist nach dem Energiesatz $H(1-\varrho) - \frac{c_4^2}{2g}$ die von der Gewichtseinheit des Wassers auf das Laufrad übertragene Arbeit.

Um starke Verluste durch Wirbelung am

Laufradeintritt zu vermeiden, konstruiert man die Räder immer für „stoßfreien Eintritt“, d. h. so, daß das vom Leitrade ankommende Wasser relativ zum Laufrade die Richtung der Anfangstangente an die Laufradschaufel hat. Plötzliche Richtungsänderungen beim Uebergang sind dann nicht vorhanden, c_0 ist nach Größe und Richtung gleich c_1. Es wird dann beim Uebergang selbst keine Energie zwischen Wasser und Laufradschaufel ausgetauscht, sondern die Energieübertragung findet allein später im Laufradkanal statt. Unter dieser Voraussetzung ergibt sich durch Anwendung des Energiesatzes auf den Weg des Wassers im Leitrad, im Laufrad und im Saugrohr die Hauptgleichung der Turbinentheorie:

$$2gH(1-\varrho) = c_1^2 - c_2^2 - w_1^2 + w_2^2 + u_1^2 - u_2^2 + c_4^2$$

welche nicht nur für Francisturbinen, sondern ganz allgemein gilt.

Anschaulicher wird die Gleichung, wenn man sie durch 2g dividiert und $\frac{w_2^2 - w_1^2}{2g}$ auf eine Seite bringt. $\frac{w_2^2 - w_1^2}{2g}$ ist nämlich die Druckhöhe, welche erforderlich ist, um das Wasser im Laufrade von der Relativgeschwindigkeit w_1 beim Eintritt auf w_2 beim Austritt zu beschleunigen. Es ist

$$\underbrace{\frac{w_2^2 - w_1^2}{2g}}_{\substack{\text{Zur Relativbeschleunigung}\\ \text{im Laufrade verfügbare}\\ \text{Druckhöhe}}} = \underbrace{H(1-\varrho)}_{\substack{\text{Gefälle minus}\\ \text{Reibung}}}$$

$$- \underbrace{\frac{c_1^2}{2g}}_{\substack{\text{Zur Erzeugung der}\\ \text{Leitradaustritts}\\ \text{geschwindigkeit}\\ \text{verbrauchte Druckhöhe}}} - \underbrace{\frac{u_1^2 - u_2^2}{2g}}_{\substack{\text{Zur Ueberwindung}\\ \text{der Fliehkraft}\\ \text{nötige Druckhöhe}}}$$

$$+ \underbrace{\frac{c_2^2 - c_4^2}{2g}}_{\substack{\text{Erhöhung der Saugwirkung}\\ \text{durch Verzögerung im Saugrohr.}}}$$

Bei der Konstruktion ist man bestrebt, c_2 möglichst klein zu halten, weil die Druckrückgewinnung im Saugrohr immer mit großen Verlusten verknüpft ist; da die zur Umfangsgeschwindigkeit senkrechte Komponente von c_2 durch die zu verarbeitende Wassermenge gegeben ist, wählt man deswegen auch die Richtung von c_2 ganz oder annähernd senkrecht auf u („senkrechter Austritt“). Die geringsten Reibungsverluste im Laufrad ergeben sich erfahrungsgemäß, wenn der Winkel β_1 (Fig. 14) etwa gleich 90° ist. Bei Rädern für geringe Umfangsgeschwindigkeit (Langsamläufern) wird β_1 größer, bei Schnelläufern kleiner als 90°.

Besonders wichtig ist es, bei der Konstruktion im Laufrade Relativverzögerung zu vermeiden. Diese wird nämlich in Wirklichkeit nicht erreicht; der Strahl löst sich vielmehr dann von der Laufradkanalwand ab, und die Verluste durch Wirbelung werden sehr groß. Bei Langsamläufern und normalen Rädern läßt sich leicht überall eine starke Relativbeschleunigung erreichen. Bei Rädern mit hoher Umfangsgeschwindigkeit ist das schwieriger; wenn $u_1^2 - u_2^2$ sehr groß wird, ist es sogar nicht mehr möglich, der Hauptgleichung zu genügen, ohne c_2 übermäßig groß zu machen oder $w_2 > w_1$ zu machen, also ohne Relativvergrößerung anzunehmen. Bei Rädern mit sehr hoher Umfangsgeschwindigkeit neigt man deswegen die Eintrittskante oben stark nach der Turbinenachse zu, so daß für jeden Wasserfaden Ein- und Austritt aus der Laufradschaufel nicht sehr verschieden von der Achse entfernt und u_1 von u_2 nicht sehr verschieden ist. Die Francisturbine nähert sich daher in ihren extremen, noch nicht fertig durchgebildeten Formen immer mehr einer Achsialturbine.

Bei breiten Rädern verfolgt man bei der Konstruktion mehrere Wasserfäden, welche man von verschiedenen Punkten der Eintrittsbreite ausgehend denkt und „nach Gefühl“ in das gegebene oder angenommene Laufradprofil einzeichnet (Fig. 15). Der

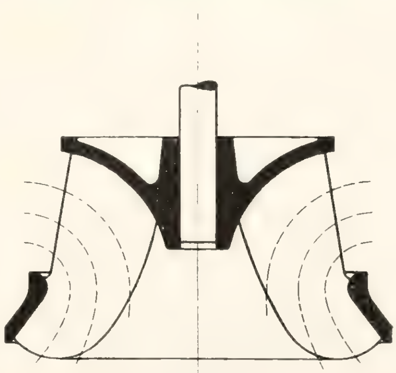


Fig. 15.

angenommene Verlauf der Wasserfäden ist dabei in hohem Grade willkürlich, schon deswegen, weil er noch von der erst später zu ermittelnden Schaufelform abhängt. Das Verfahren liefert deshalb nur in der Hand erfahrener Konstrukteure gute Ergebnisse, und auch da nur für solche Laufradformen, für die Erfahrungsziffern von früheren Ausführungen vorliegen. Bei neuen Formen, besonders bei sehr schnellen Rädern, ist es

ganz unzuverlässig. Alle führenden Turbinenfabriken unterhalten deswegen Versuchsanstalten, auf denen neue Formen — in der Regel als Modell — geprüft werden, bevor sie einem Kunden geliefert werden.

Dieser unbefriedigende Stand der alten Turbinentheorie hat in unserer Zeit die Bestrebung ausgelöst, das ganze Strombild einer Turbine auf einmal zu erfassen. Prášil und Lorenz sind hier vorangegangen. Lorenz insbesondere denkt sich die endliche Zahl der Laufradschaufeln durch deren unendlich viele ersetzt, und ersetzt ferner die Wirkung der unendlich vielen Schaufeln auf das Wasser durch entsprechende stetig verteilte Massenkräfte. Bei Vernachlässigung der Reibung gelingt dann für eine spezielle Form des Profils die analytische Lösung des Problems. Für die praktische Ausführung wäre diese Lösung zunächst wenig verwendbar, weil das spezielle Profil gerade für diejenigen Fälle, für welche die ältere Turbinentheorie versagte, nämlich für Schnelläufer, nicht geeignet ist. Dem ist durch Bauersfeld abgeholfen worden, welcher einen zeichnerischen Weg nachwies, durch welchen die Lorenzschen Gedanken auf beliebige Profile angewendet werden können.

Bei der für „ideale Flüssigkeit“ aufgestellten Theorie treten die für die wirkliche Flüssigkeit wichtigen Beschränkungen, Vermeidung von Relativverzögerung im Laufrad und nicht zu große Austrittsgeschwindigkeit aus dem Laufrad, nicht auf, sie werden deshalb leicht übersehen. Der wesentliche Mangel dieser Theorie ist aber durch die Vernachlässigung der Reibung im Zusammenhange mit der Annahme unendlich großer Schaufelzahl bedingt. Wenn man die Turbinen mit sehr vielen Schaufeln ausstatten könnte, würde die Strömung noch ähnlich verlaufen wie bei unendlich vielen Schaufeln; gerade bei schnellaufenden Turbinen ist man aber gezwungen, mit der Schaufelzahl sehr herunterzugehen, weil bei ihnen große Relativgeschwindigkeit zwischen Wasser und Schaufel und deswegen großer Reibungswiderstand an den Schaufeln auftreten; die Kanalbreite ist dann von derselben Größenanordnung wie Länge und Krümmungsradius des Kanals, die Strömung wird eine ganz andere als bei unendlich vielen Schaufeln, und die Schaufelwinkel müßten andere sein, um die gewollte Wirkung auf das Wasser zu erzwingen.

Grundsätzlich haftet der Lorenzschen Methode der Mangel an, daß sie uns über unsere tatsächliche Macht über die Wasserströmung keinen Aufschluß gibt; also nicht untersucht, ob es überhaupt — auch bei sehr vielen Schaufeln — möglich ist, die als Ersatz der Schaufelwirkung angenommenen Massenkräfte auf das Wasser auszuüben. In einer aus dem Ruhezustande unter Einwirkung von Kräften, die ein Potential haben (Erdschwere), anlaufenden Strömung einer idealen Flüssigkeit erfährt bekanntlich ein Körper keinen Widerstand, das Laufrad erhält kein Drehmoment, und die Turbine geht überhaupt nicht. Eine Theorie, welche den Mechanismus der Turbinenwirkung ergründen will, muß daher unbedingt die Abweichungen der Eigenschaften des Wassers von denen der idealen Flüssigkeit beachten, da durch diese Abweichung die Turbinenwirkung überhaupt erst zustande kommt.

Die Prandtlsche Theorie der Grenzschichten und die Kutta-Schukowskische Theorie für den Auftrieb der Tragflächen der Flugzeuge (vgl. den Artikel „Flüssigkeitsbewegung“) gestatten, auch den Mechanismus der Turbinenwirkung wenigstens prinzipiell zu erkennen. Beim Anlauf der Strömung aus der Ruhe entsteht danach zuerst tatsächlich das Strömungsbild der idealen Flüssigkeit, welches kein Drehmoment auf die Welle liefert. In Figur 16 ist ein

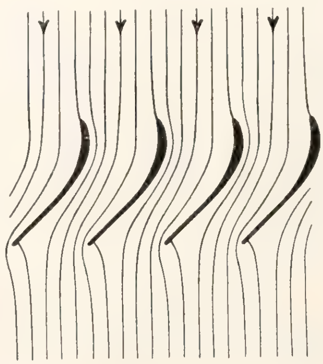


Fig. 16.

solches Strömungsbild der Relativströmung der Einfachheit wegen für eine Turbine mit sehr großem Radius skizziert, wobei angenommen ist, daß das Laufrad bereits umläuft. Diese Strömung liefert keine treibende Kraft, aber sie weist eine starke Verzögerung an der Austrittskante der Schaufel auf. Infolgedessen bildet sich dort ein Wirbel, welcher Wasser enthält, das vorher unmittelbar an der Oberfläche der Schaufel vorbeigeströmt ist (die Grenzschicht) und deswegen — auch bei Flüssigkeiten mit ganz kleiner Zähigkeit — einem Reibungseinfluß unterlegen ist (l. c. S. 117). Dieser Wirbel übt während des Entstehens und Fortschwimmens eine solche Rückwirkung auf die Strömung aus, daß eine Zirkulation um die Schaufel in dem in Figur 17 angedeuteten Sinne entsteht, welche das Strömungsbild ändert (l. c. S. 119). Es entstehen dann immer neue Wirbel, bis die Zirkulation so groß geworden ist, daß an der Austrittskante keine Verzögerung mehr vor-



Fig. 17.

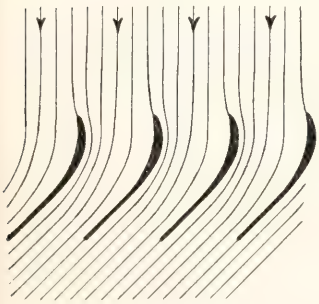


Fig. 18.

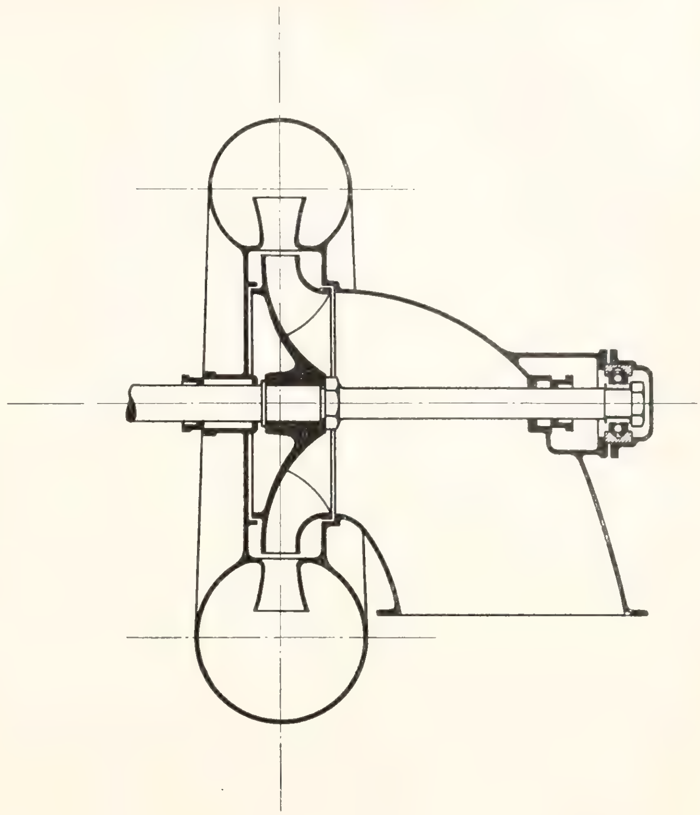


Fig. 19.

handen ist. Diese Strömung (Fig. 18) ist dann stabil, und sie liefert auch eine treibende Kraft. Man sieht auch aus der Figur, daß die Stromlinien an der gewölbten Seite enger aneinander liegen als an der hohlen und erkennt, daß an der gewölbten Seite größere Geschwindigkeiten und dementsprechend kleinere Drücke auftreten als an der hohlen, daß also eine treibende Kraft entsteht.

Die Skizze Figur 18 läßt auch erkennen, daß die Tangente an der Schaufel am Eintritt eine andere Richtung haben muß als der Wasserstrom in größerer Entfernung vor demselben. Diese Notwendigkeit, den Eintrittswinkel zu „übertreiben", ist durch Versuche nachgewiesen worden, sie ist dadurch bedingt, daß das Verhältnis Kanalbreite : Krümmungsradius der Schaufel am Kanalanfang einen endlichen Wert aufweist. Am Laufradaustritt werden die Schaufeln meist so geformt, daß sie nicht mehr auf das Wasser drücken (sogenannte neutrale Schaufelenden). Dann ist es nicht nötig, auch die Austrittswinkel zu „übertreiben". Wenn dagegen die Schaufeln im Bereich der Kanalmündung noch auf das Wasser drücken, müssen auch die Austrittswinkel übertrieben werden, d. h. der Winkel β_2 (Fig. 14) muß kleiner gemacht werden als der gewollten mittleren relativen Austrittsrichtung entspricht. Bei Schnelläufern mit großen Umfangsgeschwindigkeiten, bei welchen die Schaufeln im Verhältnis zur Kanalbreite möglichst kurz sein müssen, sind diese Bedingungen besonders wichtig.

II. Wasserhebemaschinen.

1. **Kolbenpumpen** arbeiten ähnlich wie die Kolbenluftpumpen (vgl. den Artikel „Luftpumpen" Fig. 2). Bei ihnen treten dieselben Schwierigkeiten auf, wie bei den Kolbenwasserkraftmaschinen; sie werden deshalb nur für hohe Drücke, bei denen die erwähnten Schwierigkeiten zurücktreten, oder für kleine Leistungen ausgeführt.

Der Pumpenkolben wird meist durch ein Kurbelgetriebe von einer rotierenden Welle angetrieben. Bei den Dampfpumpen wird dagegen in der Regel der Pumpenkolben von einem mit ihm auf derselben Kolbenstange sitzenden, aber in einem besonderen Zylinder arbeitenden Dampfkolben getrieben. Diese Bauart zeichnet sich durch Eifachheit aus, da jede Umsetzung der Kolbenbewegung in Drehbewegung entfällt und wird daher vielfach, namentlich für Kesselspeisepumpen auf Dampfern, vorgezogen.

2. **Kolbenlose Pumpen.** 2a) Schöpfräder können als Umkehrung des oberschlächtigen Wasserrades aufgefaßt werden.

Ein in das Unterwasser tauchendes, mit Bechern besetztes Rad schöpft Wasser in ein oben angebrachtes Gerinne. Von Pferden angetriebene Schöpfräder wurden früher oft für Bewässerungszwecke verwendet, werden aber heute nicht mehr gebaut.

2b) Kreiselpumpen (Zentrifugalpumpen) sind die Umkehrung der Turbinen. Sie eignen sich wegen ihrer hohen Umlaufzahl vorzüglich für direkte Kuppelung mit den modernen schnellaufenden Kraftmaschinen (Elektromotoren, Dampf- und Wasserturbinen). Früher auf niedrige Druckhöhen beschränkt, werden sie seit einigen Jahren auch für hohe und höchste Drücke gebaut, wobei Hintereinanderschaltung mehrerer Räder angewendet wird.

Obwohl die Kreiselpumpen grundsätzlich die Umkehrung der Turbinen sind, bestehen für sie doch im einzelnen andere Bedingungen. Zunächst muß von einer Kreiselpumpe verlangt werden, daß sie sicher gegen Druck anläuft, d. h. auch dann einen Druck liefert, wenn noch kein Wasserstrom durch die Pumpe läuft. Da in diesem Zustande das im Laufrade steckende Wasser im wesentlichen einfach die Drehung des Laufrades mitmacht (wenn man nämlich von der Störung an der Grenze zwischen Lauf- und Leitrad absieht), entsteht ein Druck nur durch Zentrifugalwirkung. Zur Umkehrung in eine Pumpe eignet sich daher nur die Francisturbine. Figur 19 zeigt einen Schnitt durch eine Niederdruckzentrifugalpumpe im Spiralgehäuse. Das dem Leitrade der Turbine entsprechende, hier aber meist mit festen Schaufeln ausgeführte Element heißt Diffusor.

Die Hauptgleichung der Turbinentheorie für eine Turbine mit senkrechtem Austritt gilt in derselben Form auch für die Kreiselpumpen, nur muß man statt $H(1-\varrho)$ hier $H(1+\varrho)$ schreiben. Trotzdem kann eine Francisturbine nicht unverändert als Pumpe gebraucht werden: es war oben darauf hingewiesen, daß im Turbinenlaufrade überall Relativbeschleunigung vorhanden sein muß, wenn die Verluste klein bleiben sollen. Bei Umkehrung der Strömungsrichtung würde daher der Laufradkanal dem Wasser eine Relativverzögerung vorschreiben, welche mit großen Verlusten verknüpft ist. Die Schaufelform der Pumpe muß deswegen ganz anders sein, als die der Turbine, wenn bei der Pumpe Relativbeschleunigung auftreten soll.

Im Diffusor und im anschließenden Spiralgehäuse läßt sich allerdings Verzögerung nicht vermeiden, da das Wasser dem Laufrade mit größerer Geschwindigkeit entströmt, als für die Weiterleitung in der anschließenden Rohrleitung erwünscht ist. Die Tangentialkomponente der Austrittsgeschwindigkeit aus dem Laufrade wird zwar möglichst verkleinert durch Anwendung hoher Laufradumfangsgeschwindigkeiten, aber trotzdem sind die Verluste bei der Verzögerung im Diffusor und Gehäuse groß. Der Wirkungsgrad der Zentrifugalpumpen bleibt daher hinter dem Wirkungsgrad der Turbinen erheblich — im Mittel um fast 10% — zurück. Der Nachteil des nicht immer befriedigenden Wirkungsgrades wird für die meisten Zwecke mehr als aufgewogen durch die großen Vorteile der Kreiselpumpen gegenüber Kolbenpumpen außer dem erwähnten Vorteil des bequemen Antriebes: große Leistung bei geringem Platzbedarf, geringe Ansprüche an die Bedienung, große Betriebssicherheit. Die Kreiselpumpen erobern sich deshalb immer mehr Anwendungsgebiete, die früher den Kolbenpumpen vorbehalten waren, wie z. B. die Wasserhaltung in Bergwerken, für welche sie jetzt mit Leistungen von mehreren tausend Pferdestärken ausgeführt werden.

Literatur. *Wasserkraftmaschinen. Umfassende Werke:* ***R. Escher,*** *Die Theorie der Wasserturbinen. Berlin 1908.* — ***A. Pfarr,*** *Die Turbinen für Wasserkraftbetrieb. Berlin 1912.* — ***R. Thomann,*** *Die Wasserturbinen. Stuttgart 1908.*

Ableitung der Hauptgleichung: ***R. Camerer,*** *Neue Diagramme zur Turbinentheorie. Berlin 1902.*

Ueber Regler: ***W. Bauersfeld,*** *Die automatische Regulierung der Turbinen. Berlin 1905.* — ***A. Budau,*** *Die Berechnung der hydraulischen Turbinenregulatoren. Wien 1906.* — ***Derselbe,*** *Die Geschwindigkeitsregulierung der hydraulischen Motoren von ihren Anfängen bis in die achtziger Jahre des vorigen Jahrhunderts. Wien 1906.* — ***Derselbe,*** *Die Geschwindigkeitsregulierung der hydraulischen Motoren von den achtziger Jahren des vorigen Jahrhunderts bis auf den heutigen Tag. Wien 1906.* — ***D. Thoma,*** *Die neuen Turbinenregler von Briegleb, Hansen & Co. in Gotha, Zeitschr. des Vereins deutscher Ingenieure 1912, S. 121. u. f.*

Ueber Hydrodynamik der Turbinen: ***W. Bauersfeld,*** *Die Konstruktion der Francisschaufel nach der Lorenzschen Turbinentheorie, Zeitschr. des Vereins deutscher Ingenieure 1912, S. 2045 u. f.* — ***H. Blasius,*** *Stromfunktionen für die Strömung durch Turbinenschaufeln, Zeitschr. f. Mathematik und Physik, 60. Band, 1912, Heft 4.* — ***H. Föttinger,*** *Ueber die physikalischen Grundlagen der Turbinen- und Propellerwirkung, Verhandl. der Versamml. von Vertretern der Flugwissenschaft. München 1912.* — ***H. Lorenz,*** *Neue Theorie und Berechnung der Kreiselräder. München 1906.* — ***R. von Mises,*** *Theorie der Wasserräder. Leipzig 1908.* — ***F. Prášil,*** *Technische Hydrodynamik. Berlin 1913.*

Wasserhebemaschinen. ***K. Hartmann und J. O. Knoke,*** *Die Pumpen. Berlin.* — ***F. Neumann,*** *Die Zentrifugalpumpen. Berlin 1912.* — ***H. Mitter,*** *Der*

Turbinenpumpenbau von C. H. Jaeger & Co., Zeitschr. d. Vereins deutscher Ingenieure 1913, S. 1005 u. f.

D. Thoma.

Wasserpflanzen.

1. Allgemeines. 2. Habitus der submersen Pflanzen. 3. Habitus der Schwimmpflanzen. 4. Vegetative Vermehrung und Ueberwinterung der Wasserpflanzen. 5. Blüten der Wasserpflanzen. 6. Frucht- und Samenverbreitung der Wasserpflanzen. 7. Anatomie der Submersen. 8. Anatomische Struktur der Schwimmpflanzen.

1. Allgemeines. Als Wasserpflanzen sind alle im Wasser lebenden Gewächse zu bezeichnen. Wir unterscheiden submerse Pflanzen, und Schwimmpflanzen; erstere leben mit ihren vegetativen Organen ganz untergetaucht, letztere breiten ihre Blätter auf der Oberfläche des Wassers aus. Am Rande der Gewässer wurzeln im nassen Schlamm- oder Sandboden oder in seichtem Wasser die Sumpfpflanzen (semiaquatische oder emerse Pflanzen), die ihre Sprosse oder ihre Blätter an die Luft erheben und sich im Wesentlichen wie Landpflanzen feuchter Standorte verhalten. In jeder dieser drei Gruppen gibt es Vertreter, die streng an ihre bestimmte Lebensweise gebunden sind; Ceratophyllum ist typisch submers, Hydrocharis typische Schwimmpflanze, Phragmites typische Sumpfpflanze. Die Abgrenzung dieser drei Gruppen ist aber keine scharfe, denn an manchen Submersen kommen in älteren Stadien auch Schwimmblätter zur Entwickelung und die Schwimmpflanzen bringen in der Regel anfangs untergetauchte Blätter in geringerer oder größerer Zahl hervor. Einerseits sind viele Wasserpflanzen imstande, Landformen auf feuchtem Boden zu bilden und andererseits vermögen die Sumpfpflanzen auch in Wasserformen zu vegetieren. Solche amphibische Pflanzen vermögen sich also wechselndem Wasserstand anzupassen. Je nach den Arten ist ihre Plastizität eine größere oder geringere; eine jede Wasser- oder Sumpfpflanze ist an bestimmte Lebensbedingungen gebunden, unter denen sie ihr Optimum findet und je mehr dieses unter- oder überschritten wird, desto kümmerlicher wächst sie.

Die Gesamtheit der submersen und schwimmenden Gewächse bildet pflanzengeographisch eine Einheit, eine Formation höheren Grades, die der Formation der Sumpfgewächse gegenübersteht. Innerhalb einer Wasserpflanzenvegetation lassen sich unterscheiden: Plankton, freischwimmende Organismen, und Benthos, am Boden festgewurzelte, die nun entweder als kleine Pflanzen den Boden überziehen, oder als langsprossige im Wasser fluten und dabei entweder ganz submers bleiben oder Schwimmblätter bilden. Den Süßwasserformationen gegenüber zeigen die marinen weitgehende Unterschiede. Vor allem ist das Benthos hier viel mannigfaltiger ausgestaltet, an Brandungsküsten durchaus verschieden von dem Benthos stiller seichter Meeresbuchten. Aber auch im Süßwasser lassen sich eine Reihe verschiedener Unterformationen erkennen. Auf Felsen in Stromschnellen der Tropenländer findet sich die eigenartige Gesellschaft der Podostemonaceen vor, die in ihren Formen vielfach Analogien zu marinen Küstenalgen aufweisen; in rasch fließenden Flüssen besteht die Wasserflora aus langstengeligen flutenden Vließen von Wasserhahnenfuß und Potamogetonen, in träge fließenden Bächen wird die Formation schon reicher und gemischter, auch kleinere Schwimmpflanzen stellen sich ein und erst in stillen größeren Teichen und toten Flußarmen (z. B. im Altrhein bei Lampertheim) erscheinen die vielen verschiedenen größeren und kleineren Lebensformen, die die Vegetation vom Boden an bis zum Spiegel in Stockwerken aufbauen. Hier findet oft ein Kampf um Licht und Raum statt, in welchem die gesellig und kräftig vegetierenden Arten (Elodea, Ceratophyllum, Potamogeton, Trapa) unweigerlich die zarteren Formen überwuchern oder ganz ausschalten. Die Beschaffenheit des Bodens, ob kiesig, sandig, schlammig, die Tiefe des Wassers (die Phanerogamenvegetation findet meist schon bei etwa 5 m Tiefe ihre Grenze), sein Gehalt an Salzen, Bewegung des Wassers sind von Einfluß auf die Zusammensetzung der Vegetation.

Sämtliche Klassen des Pflanzenreichs stellen Vertreter zur Wasserflora. Im folgenden werden nur die höheren Pflanzengruppen, in erster Linie die Gefäßpflanzen, berücksichtigt.

Sämtliche Wasserpflanzen besitzen krautige Sprosse, während unter den Sumpfpflanzen auch Baumwuchs (Rhizophora) oder Strauchwuchs (Herminiera) vorkommt. Sie entstammen also vorwiegend Pflanzenfamilien, die wenigstens in der Hauptmasse aus Kräutern bestehen. Die höherstehenden Wasserpflanzen von den Moosen an aufwärts sind ausnahmslos aus land- oder sumpfbewohnenden Pflanzen hervorgegangen, auch solche, die in ihren Fortpflanzungsorganen einfacheren Bau zeigen und daher phylogenetisch ältere Typen vorstellen könnten, die aber mit mehr Recht als reduzierte Formen aufzufassen sind. So leitet man jetzt auch die einfacher

organisierten aquatischen Ricciaceen von den höher differenzierten landbewohnenden Marchantiaceen-Lebermoosen ab. Die systematische Zusammensetzung der Wasserflora ist eine höchst mannigfaltige; die morphologischen und physiologischen Eigenschaften, die den Uebergang von Landpflanzen zu Lebensweise im Wasser ermöglichten, sind also öfters und an sehr verschiedenen Stellen der phylogenetischen Reihen zum Vorschein gekommen. Erforderlich war eine hinreichende Plastizität, die Fähigkeit der in Bildung begriffenen Organe auf die wechselnden Bedingungen am und im Wasser so zu reagieren, daß die Strukturen den neuen Anforderungen entsprachen. Kräuter mit gewissen Blattformen, vor allem solche, die zur Bildung von feinzerteilten oder von bandförmigen Blättern neigten, waren bevorzugt, sich im Wasser anzusiedeln. So erklärt sich, daß manche Familien gar keine, andere nur ganz vereinzelte submerse oder schwimmende Arten (Subularia unter den Cruciferen, Lobelia dortmannia unter den Lobeliaceen) erzeugt haben, wiederum andere Familien aber vorwiegend oder sogar in allen Vertretern aquatische Lebensweise angenommen und als Wasserpflanzen sich in zahlreiche Arten gespalten haben.

Die typischen Wasserpflanzen zeigen in ihrer Organisation deutliche Anpassungen an ihre besondere Lebensweise. Ihre Strukturen kommen aber mehr oder weniger vollkommen auch an den Wasserformen amphibischer Gewächse zum Vorschein und so liegt der Schluß nahe, „daß die nur noch zum Wasserleben befähigten Gewächse ihre so zahlreichen gemeinsamen Charaktere einer erblichen Fixierung der durch direkte Bewirkung des Mediums veranlaßten Abänderungen verdanken"; „die Uebereinstimmungen des Baues hätten schwerlich zustande kommen können, wenn nur unbestimmte Variationen und die natürliche Auslese unter diesen für die Entwickelungsrichtung maßgebend gewesen wären" (Strasburger). Die eigenartigen Strukturen der Wasserpflanzen lassen sich zum Teil auf Hemmungen in der Entwickelung der Gewebe zurückführen, zum Teil aber auf Progressionen. Selbstverständlich beeinflußt nicht das Wasser als solches d i r e k t die Gestaltung, vielmehr kommt für jede einzelne Formänderung ein bestimmter Faktor oder auch eine Kombination solcher Faktoren in Betracht, der als Reiz wirkt und Wachstumsvorgänge im Plasma auslöst. Wenn wir also von einer Einwirkung des Mediums sprechen, so haben wir darunter die Einwirkung dieser, durch das Medium modifizierten Faktoren zu verstehen (Belichtungsverhältnisse, Zufuhr von Nährsalzen, von Sauerstoff, Transpiration, Zustand der Ernährung, mechanische Inanspruchnahme usw.).

Die durch äußere Faktoren bedingten Strukturänderungen entsprechen bei Wasserpflanzen in der Regel den Anforderungen des neuen Mediums, stellen sich als Anpassungen dar. Die Fähigkeit dazu kann als eine ererbte bezeichnet werden, denn die Vorfahren aller Landpflanzen, aus denen die submersen hervorgegangen sind, waren wasserbewohnende Thallophyten, die bei dem Uebergang zum Landleben eine Reihe eigenartiger, dem Leben an der Luft entsprechender Strukturen (z. B. Epidermis, Spaltöffnungen, Gefäße) neu erhielten. Infolge erblicher Fixierung werden diese nicht mit einem Schlage wieder rückgängig gemacht, wenn Rückkehr zur Lebensweise im Wasser eintritt. So können beispielsweise Spaltöffnungen, allerdings in geringerer Zahl, noch an den submersen Blättern einiger großblättriger Potamogetonen zur Entwickelung gelangen. Aus erblichem Festhalten an der Luftstruktur und aus der von den Vorfahren überkommenen Befähigung der Landpflanzen zu submerser Lebensweise ergeben sich somit unter dem Einfluß des Mediums Modifikationen des Baues der Landpflanzen, aber keine vollkommene Uebereinstimmung mit der Struktur der Algen.

Der Einfluß des Mediums sei an zwei Beispielen erläutert. Die submersen Wasserhahnenfüße (R a n u n c u l u s f l u i t a n s, B a u d o t i i, a q u a t i l i s) zeigen an ihren submersen Formen lange Internodien, fädlich zerschlitzte Wasserblätter und an den oberen Enden der Sprosse unter den Blüten in der Regel auch einige Schwimmblätter von ganz anderer Gestalt, mit mehrlappiger breiter Spreitenfläche (Fig. 1). Gerät die Pflanze auf Schlammboden an die Luft, so entstehen neue Sprosse aus den Blattachseln, kurzstengelige Landformen, die sich durch kleinere, bedeutend geringer zerteilte Luftblätter mit abgeplatteten Zipfeln auszeichnen (Fig. 2). S a g i t t a r i a s a g i t t i f o l i a, Pfeilkraut, ist eine Seichtwassersumpfstaude, die ihr Optimum etwa bei 15 bis 30 cm Wassertiefe findet. Wie viele andere Pflanzen ist sie heteroblastisch, erzeugt in ihrem Entwickelungsgang stets zuerst bandförmige Primärblätter und dann, wenn die Pflanze kräftiger geworden ist, Folgeblätter mit pfeilförmiger Spreite (G o e b e l, G l ü c k). Keimt eine Winterknolle an Land, so erscheinen zunächst 5 bis 7 derbe kurze Bandblätter, 2 bis 3 Uebergangsblätter mit löffelförmiger Spreite und später 4 bis 6 langgestielte Pfeilblätter (Fig. 3). Entwickelt sich die Pflanze in 15 bis 30 cm tiefem Wasser, so bildet sie 6 bis 8 zarte halbdurchsichtige Bandblätter von 7 bis 31 cm Länge, die zwar in ihrer



Fig. 1. Ranunculus Baudotii. Im Brackwasser der Ost- und Nordsee. $^1/_2$ natürlicher Größe. Nach Hegi.



Fig. 2. Ranunculus fluitans. Landform. Verkleinert. Nach Goebel.

äußeren Form Primärblätter sind, aber in ihrer anatomischen Struktur dem Wasserleben angepaßt sind. Dann kommen die Folgeblätter, zunächst in modifizierter Form zu 1 bis 3 als Schwimmblätter mit elliptischer, an der Basis ausgeschnittener, oberseits schwer benetzbarer Spreite und endlich 3 bis 7 emerse Luftblätter mit pfeilförmiger Spreite und abstehenden Spreitenzipfeln. Je tiefer das Wasser ist, desto länger und zahlreicher werden die bandförmigen Wasser-



Fig. 3. Sagittaria sagittifolia. Landform. Aus Knolle K_1 erwachsen. Drei Ausläufer mit Winterknollen. $^1/_4$ natürlicher Größe. Nach Glück.

blätter, desto mehr geht unter dem Einfluß des Lichtmangels und der ungünstigen Ernährungsverhältnisse die Entwickelung der Luftblätter zurück. So entsteht in 150 bis 500 cm Tiefe die Forma vallisneriifolia, an der Luftblätter und meist auch Blütenstände unterdrückt und nur noch vereinzelte Schwimmblätter zum Vorschein kommen (Fig. 4). In fließendem Wasser werden die Bandblätter bis über 2 m lang.

2. Habitus der submersen Pflanzen. Die untergetauchten Pflanzen verhalten sich wie Schattenpflanzen. Ihre Sprosse zeichnen sich meist durch lange Internodien und ihre Blätter oder Blattzipfel oft durch auffallende Länge aus. Dies tritt namentlich klar hervor beim Vergleich submerser Formen mit Landformen, die allgemein stark verkürzte Stengel und kleinere oder weniger zerteilte, kurzzipflige Blätter aufweisen (Rannunculus aquatilis, Myriophyllum). Unter Wasser fällt die Transpiration weg. Dementsprechend fehlen den typischen Submersen alle besonderen Einrichtungen, die bei den an der Luft lebenden Gewächsen die Transpiration regeln oder herabsetzen, wie Spaltöffnungen, Verdickung der Oberhautwände, Schutzhaare. Das Laubwerk wird zart, die Blattspreite dünn. Die in Wasser gelösten Gase (Kohlensäure und Sauerstoff) werden direkt aus dem Medium durch die dünnwandige Epidermis der Sprosse aufgenommen. Die Oberhaut dient aber auch der Aufnahme von Nährsalzen. Eine wichtige Rolle spielen die Bikarbonate, die oft den



Fig. 4. Sagittaria sagittifolia. Tiefwasserform. $^1/_{15}$ natürlicher Größe. Nach Glück.

Hauptanteil der Kohlensäure für den Assimilationsprozeß liefern. Die Tatsache, daß einige Wasserpflanzen überhaupt keine Wurzeln mehr bilden, so Ceratophyllum, Aldrovandia und Utricularia, und daß wurzellose Sproßstücke vieler submerser Pflanzen weiter vegetieren, spricht für solche Aufnahme der Nährstoffe. Unzweifelhaft beteiligen sich aber auch noch die in erster Linie der Verankerung dienenden Wurzeln an der Absorption der mineralischen Nährstoffe aus dem Boden, die durch einen in den Gefäßen aufsteigenden Wasserstrom emporgeleitet werden. Hydathoden an den Blättern dienen der Abscheidung von Wasser. Submerse Gewächse wachsen kräftiger heran, wenn sie im Boden angewurzelt sind, als Sproßstücke von ihnen ohne Wurzeln (Pond, Snell). Die einzelnen Arten zeigen aber darin verschiedenes Verhalten; Myriophyllum und Elodea sind z. B. von der Ernährung durch die Wurzeln in höherem Maße abhängig als der in fließendem Wasser gedeihende Ranunculus fluitans.

Der Absorptionsfunktion der Blätter entspricht ihre Form: Zerteilung des Laubes in fädliche abstehende Zipfel, Ausbildung dünner Bandblätter oder zarthäutige Beschaffenheit der Spreiten.

Die Sauerstoffversorgung der Gewebe ist im Wasser, das bedeutend weniger Sauerstoff enthält als die atmosphärische Luft, erschwert; zu ihrer Ermöglichung tritt eine oft sehr beträchtliche Erweiterung der lufterfüllten Interzellularen ein.

Alle diese Momente bewirken, daß die Masse der Wasserpflanzen im Verhältnis zu ihrem Volumen verhältnismäßig eine viel geringere ist, als bei Landpflanzen und daß das Gewicht der Trockensubstanz im Verhältnis zum Frischgewicht auffallend niedrig ist. Manche Submersen bestehen zu 95% und mehr aus Wasser.

Die mechanische Inanspruchnahme der Organe ist in dem dichteren Medium des Wassers eine andere als in der Luft; die langen Stengel vieler Submersen, die langen Bandblätter dienen nicht als biegungsfeste Träger sondern werden nur auf Zugfestigkeit beansprucht. Im bewegten Wasser hängt das Laubwerk an den Stengeln wie an Tauen und so erinnern diese Stengel etwas an die langen Stengel krautiger Lianen.

Ihrer verschiedenen systematischen Herkunft entsprechend, zeigen die Submersen in Habitus, Gestalt und Anordnung der Blätter, Verzweigung der Stengel zwar recht mannigfaltige Formen im einzeln, aber sie lassen sich zu verhältnismäßig wenigen Haupttypen zusammenfassen, die oft bei phylogenetisch nicht miteinander verwandten Vertretern sehr übereinstimmendes Gepräge aufweisen. Nach der Form der Blätter unterscheiden wir zunächst solche mit fein zerteilten und solche mit ganzen Spreiten; erstere entstammen ausschließlich den Dikotylen, zu letzteren gehören alle monokotylen und auch einige dikotyle Gattungen.

Myriophyllumform. Die feinzerteilten Blattspreiten haben fädliche, oft sehr lange Blattzipfel und sitzen an langen im Wasser flutenden und schwimmenden Stengeln. Hierher gehören die zahlreichen Arten von Myriophyllum, Tausendblatt (Halorrhagaceae) mit quirlständigen einfach gefiederten Blättern (Fig. 5) und die zu den Ranunculaceen gehörigen Wasserhahnenfüße mit wiederholt geteilten Blättern, die namentlich bei Ranunculus fluitans auffallende Länge erreichen. Ranunculus circinatus erzeugt nur submerse Blätter, andere Arten (Ranunculus aquatilis, fluitans, Baudotii); aber an ihren Sproßenden unter den Blüten auch noch mehrlappige Schwimmblätter (Fig. 1). Bei Ambulia (Limnophila) heterophylla, einer tropisch asiatischen Scrophulariacee (Fig. 6A), bei der nordamerikanischen Composite Bidens Beckii (Fig. 6B) und der südafrikanischen



Fig. 5. Myriophyllum elatinoides. Südamerika, Neuseeland, Tasmania. ³/₄ natürlicher Größe. Nach Schindler.

Composite Cotula myriophylloides sind die Wasserblätter ebenfalls in zahlreiche Zipfel zerspalten; ihre Sprosse wachsen aus dem Wasser heraus, erzeugen dann anders gestaltete ganzspreitige Luftblätter und gehen zur Blütenbildung über.

Die Primulacee Hottonia palustris, Wasserfeder, unterscheidet sich von Myriophyllum durch abgeplattete schmale Zipfel ihrer einfach gefiederten und wechselständigen Blätter. Hottonia hat einen langen, am Grunde festgewurzelten und in einem aus dem Wasser emporragenden Blütenstand endigenden Stengel, der unter der Wasseroberfläche sich in 6 bis 8 fast quirlständige Seitenäste verzweigt. Diese trennen sich nach der Fruchtreife los und überwintern mit ihren Endknospen, können also eine Zeit wurzellos im Wasser umhertreiben.

Ausschließlich submers leben Ceratophyllum, Igellock (monotype Familie) und unsere einheimischen Utricularia-Arten (Lentibulariaceae), ersteres mit gegabelten oder mehrmals geteilten quirlständigen, letztere mit wechselständigen Blättern. Beide Gattungen sind voll-



Fig. 6A.



Fig. 6B.

Fig. 6A. Ambulia heterophylla. Wasserblätter, Uebergangsblätter und Luftblätter. ³/₈ natürlicher Größe. Nach Goebel.

Fig. 6B. Bidens Beckii. Sproß mit zwei Wirteln Luftblättern, einem Wirtel Uebergangsblätter, drei Wirteln zerschlitzter Wasserblätter. ³/₅ natürlicher Größe. Nach Goebel.

kommen wurzellos, bei Ceratophyllum und auch bei gewissen Utricularien werden aber die fehlenden Wurzeln ersetzt durch besondere Seitensprosse, die senkrecht nach unten in den Schlamm wachsen und sehr zarte, fast farblos bleibende Blattzipfel ausbilden. Utricularia gehört zu den Insektivoren, besitzt an den Blattzipfeln kleine Schläuche als Fangapparate und ist ausgezeichnet durch ihre eigenartigen morphologischen Verhältnisse. Ihre Laubsprosse sind aus Blättern hervorgegangen, die die Natur von Sprossen angenommen haben (Goebel). An Utricularia schließt sich die kleine, horizontal schwimmende, ebenfalls vollkommen wurzellose und insektivore Droseracee Aldrovandia vesiculosa an, die in Rücksicht auf ihre eigenartige Blattgestalt eine besondere Form der Submersen vorstellt.

Elodeaform. Reichverzweigte am Boden wurzelnde Sprosse mit einfachen, kleinen, linealen, lanzettlichen, spateligen oder lang elliptischen Blättern. Hierher die nordamerikanische, in Europa eingeschleppte Hydrocharitacee Elodea canadensis, Wasserpest (Fig. 7) und die mit ihr verwandte in der alten Welt weitverbreitete Hydrilla verticillata (Fig. 13), die Najadaceen Najas major und minor, die submersen

Callitrichaceen, die Portulacacee Montia rivularis.

Die Hippurisform schließt sich hier unmittelbar an; sie zeigt unverzweigte flutende Sprosse, die bei der Wasserform des Tannwedels, Hippuris vulgaris (Halorrhagaceae) einem Rhizom entspringen und in tiefem Wasser bis



Fig. 7. Elodea canadensis. Natürliche Größe. Aus Natürliche Pflanzenfamilien.

140 cm Länge erreichen können. Die quirlständigen Blätter werden bei der Wasserform schlaff und dünn, bis 75 mm lang, an den gedrungenen Landformen dagegen nur bis 15 mm lang. Auffallende Aehnlichkeit mit Hippuris zeigt die Wasserform von Elatine Alsinastrum (Elatinaceae). Hierher auch die tropisch-amerikanischen monocotylen Mayaca fluviatilis (Mayacaceae) und Tonina fluviatilis (Eriocaulaceae).

Potamogetonform Die zahlreichen submersen Potamogetonarten, Laichkräuter, zeichnen sich durch lange, aus Rhizomen entspringende Laubsprosse aus, ferner durch ganzrandige Wasserblätter, je nach den Arten von verschiedenen Umriß. Alle Uebergänge sind vertreten von breiten zarthäutigen eiförmigen sitzenden Spreiten (P. perfoliatus) oder gestielten breitlanzettlichen (P. lucens) zu breitlinealen (P. crispus Fig. 14) und schmallinealen (P. acutifolius) und schließlich zu abgeflacht fädlichen (P. pectinatus, trichoides). Den schmalblättrigen Arten schließen sich habituell Zannichellia palustris und Ruppia maritima an, von den marinen Wasserpflanzen auch die verwandten Zostera marina und minor, ferner die tropische Pontederiacee Heteranthera graminea.

Vallisneriaform. Den langstengeligen Vertretern stehen andere gegenüber, bei denen die Achsen kurz, gestaucht, bodenständig bleiben, die Blätter aber bedeutende Länge erreichen. So besitzen die südeuropäische Hydrocharitacee Vallisneria spiralis (Fig. 8) und die ost-



Fig. 8. Vallisneria spiralis. Verkleinert. Aus Natürliche Pflanzenfamilien.

indische Blyxa octandra lange bandförmige zarthäutige flutende Blätter. Zur Vallisneriaform gehören auch die meisten an nicht zu tiefen Meeresbuchten wachsenden marinen Wasserpflanzen oder Seegräser, die in etwa 2 Dutzend Arten den Hydrocharitaceen und den Potamogetonaceen angehören, ferner die südafrikanische Aponogetonacee Aponogeton vallisnerioides, die Alismacee Sagittaria natans, die außer Bandblättern im blühreifen Zustand auch noch einige wenige Schwimmblätter erzeugt, endlich die Tiefwasserformen oder flutenden Formen von Sumpfpflanzen der Alismaceen Sagittaria sagittifolia, Echinodorus ranunculoides, Alisma graminifolium.

Aponogetonform. Gestauchte bodenständige Achsen und gestielte breitspreitige dünnhäutige Blätter treffen wir bei einigen tropischen Hydrocharitaceen (Ottelia alismoides) und Aponogetonaceen an. Unter letzteren ist eine der merkwürdigsten Wasserpflanzen zu erwähnen, die auf Madagaskar einheimische Fensterpflanze Ap. fenestralis (Abb. Hdw. Bd. I S. 10), deren etwa 30 cm lange oblonge Spreite 5 bis 8 durch zahllose Quernerven verbundene Längsnerven aufweist und gitterartig zwischen diesen Nerven durchbrochen ist. Die feine Zerteilung der Blattlamina

wird also hier auf andere Weise als bei der Myriophyllumform erreicht.

Isoëtesform. Eine dritte Gruppe von Submersen mit gestauchten bodenständigen Achsen zeichnet sich durch lineale pfriemliche oder stielrunde Blätter aus. Es sind kleinere, meist in Seen auf sandigem Boden auftretende Gewächse, die zu den Pteridophyten gehörigen Isoëtes lacustris und hystrix, die ihnen habituell sehr ähnliche Plantaginacee Litorella lacustris, die Lobeliacee Lobelia dortmannia und als kleinste submerse Pflanzen die Crucifere Subularia aquatica.

Stratiotes aloides (Hydrocharitaceae) bildet für sich eine eigenartige Form von Wasserpflanzen. Ihr gestauchter, Ausläufer treibender Stamm trägt eine Rosette großer schwertförmiger gezähnter Blätter, die mit ihren oberen Teilen aus dem Wasser auftauchen. Die Pflanze lebt freischwimmend in Teichen nach Art gewisser Schwimmpflanzen und sinkt im Herbst zur Ueberwinterung unter. Die Vermehrung vollzieht sich durch Tochterrosetten, die auf langen Ausläuferstielen sitzen und sich schließlich loslösen.

Auch die kleine untergetauchte schwimmende Lemnacee Lemna trisulca stellt eine eigene Form dar. Die wichtigsten Vertreter der submersen Lebermoose sind Riccia fluitans, deren gabelig geteilter kleiner Thallus frei im Wasser schwimmt, und Riella, mit kleinen aufrechten beblätterten festsitzenden Stengeln, deren Dorsalseite zu einem häutigen spiralig gewundenen Längsflügel auswächst. Zahlreicher sind untergetaucht lebende Laubmoose; die festsitzenden verzweigten langen Sprosse von Fontinalis erinnern im Habitus an eine Elodeaform mit kleinen Blättchen.

Die Podostemonaceen nehmen unter den Submersen eine besondere Stellung ein. Sie wachsen in Wasserfällen oder rasch strömenden Flüssen der Tropen auf Felsen oder Steinen mittels besonderer Haftorgane (Hapteren) befestigt; ihr Vegetationskörper erinnert in seiner mannigfaltigen Ausbildung an die in der Brandungzone vorkommenden Meeresalgen und ist in seiner gesamten Organisation an die Lebensweise auf solch exponierten Standort angepaßt. Da stark strömendes Wasser reicher an Sauerstoff ist als ruhiges, so tritt die Bildung von Interzellularen in den Geweben zurück.

Sämtliche hier aufgezählten Formen von Submersen sind autotrophe grüne Pflanzen. Von heterotrophen Vertretern ist bis jetzt nur die in Algier und Sardinien auftretende parasitische Cucusta alba bekannt geworden. Sie schmarotzt submers an Isoëtes, Litorella, Ranunculus aquatilis, Oenanthe fistulosa, Chara u. a.

3. Habitus der Schwimmpflanzen. Wie die Submersen entstammen auch die Schwimmpflanzen Familien sehr verschiedener systematischer Stellung. Im Gegensatz zum Wasserblatt zeigt das Schwimmblatt in seiner den Anforderungen der besonderen Lebensweise am besten entsprechenden Gestalt eine lederartige, oberseits glatte und unbenetzbare, unzerteilte, meist ganzrandige Spreite von kreisförmigem, nierenförmigem, herzförmigem oder elliptischem Umriß und diese Blattformen kehren in oft überraschender Uebereinstimmung sowohl bei monokotylen als auch dikotylen Vertretern wieder. Der Blattstiel, der die Spreite wie ein schwimmendes und leicht verschiebbares Floß zu halten hat, ist an schildförmigen Schwimmblätter mehr nach der Mitte zu eingefügt, bei herzförmigen in den basalen Ausschnitt; er setzt sich in schiefem Winkel an die Spreite, ist biegsam, bleibt längere Zeit streckungsfähig, und vermag so auch bei steigendem Wasserstand die Spreiten zur Oberfläche emporzubringen. Nach Karsten's Versuchen mit einigen Schwimmpflanzen sind die Blätter erst negativ geotropisch, die Spreite dagegen transversal geotropisch und die Hemmung im Wachstum der Stiele bei Erreichung der Wasseroberfläche wird bedingt durch den Sauerstoff der Atmosphäre. Bei der Beurteilung der Schwimmblattgestalt kommen hauptsächlich mechanische Momente in Betracht: Herstellung der Schwimmfähigkeit, Festigung gegen Zerreißen, zugfeste Verbindung der Spreite mit der Achse, während bei submersen Blättern die Absorption der Nährstoffe aus dem Medium eine wichtigere Rolle spielt.

Die Schwimmpflanzen sind nicht so reich an Vertretern wie die submersen. Die größten Formen stellt die Familie der Teichrosen, der Nymphaeaceen vor allem in Victoria regia, die in den Nebenflüssen des Amazonenstroms meilenweit die Wasserfläche bedeckt. Ihre einem mehrjährigen kurzen Rhizom entspringenden, langgestielten kreisrunden Schildblätter erreichen über 2 m Durchmesser und sind entsprechend ihrer Größe mit besonderen Ausrüstungen versehen; ihre Blattrand wird bis 13 cm Höhe ringsum aufgebogen, ihre dichotom verzweigten und durch Querrippen verbundenen Hauptnerven springen auf der Unterseite bis über 6 cm vor und bilden so ein Wabensystem großer Luftkissen. Zu dieser Familie gehören auch die einheimischen, durch breiteiförmige, am Grunde tiefeingeschnittene, etwa 30 cm lange Blätter ausgezeichneten weißen und gelben Teichrosen (Nymphaea alba, Nuphar luteum nebst dem kleineren Nuphar pumilum). Blätter- und Blütenstiele entspringen bei diesen einem dicken verzweigten Rhizom und können in tieferem Wasser mehrere Meter Länge erreichen. Nuphar bildet an den Rhizomästen überwinternde Rosetten eigenartiger zarthäutiger submerser Blätter von herzförmiger Gestalt. Anderen Habitus zeigen dagegen die außerhalb Europas weitverbreitete Brasenia peltata und die tropisch amerikanische Calomba aquatica, beide mit langen flutenden Stengeln, erstere mit submersen und schwimmenden Blättern von elliptisch schildförmiger Gestalt, letztere dagegen heterophyll mit feinzerteilten Wasserblättern und schildförmigen Schwimmblättern. Die Gentianacee Limnanthemum (Fig. 9) hat lange verzweigte Stengel und langgestielte rundliche tief eingeschnittene 10 bis 20 cm lange Schwimmblätter. Aehnlichen Habitus zeigt die tropisch

amerikanische Butomacee Hydrocleis nymphoides. Auch die tropischen Pontederiaceen Eichhornia natans und Heteranthera reniformis schließen sich hier an.

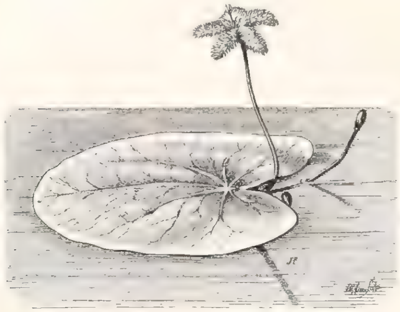


Fig. 9. Limnanthemum Humboldtianum. Südamerika. Verkleinert. Nach Goebel.

Breitelliptische Blattspreiten besitzen Potamogeton natans und verwandte Arten. Innerhalb dieser Gattung können wir alle Uebergänge von solchen typischen Schwimmpflanzen zu ausschließlich submersen mit linealen Wasserblättern



Fig. 10. Potamogeton gramineus. 1. Form mit untergetauchten und mit Schwimmblättern. 2. Untergetauchte Form mit linealen Wasserblättern. Nach Hegi.

antreffen. In der Mitte steht Pot. gramineus, (Fig. 10) der zunächst lineale submerse und dann oben an den Stengeln eiförmige Schwimmblätter bildet, in tieferen Wasser aber auf der submersen Form stehen bleibt.

Habituell erinnert die Schwimmform der Polygonacee Polygonum amphibium in hohen Grade an Potamogeton natans. Dieser Knöterich ist eine ungemein plastische Pflanze, denn er gedeiht auch recht gut als Landpflanze, sogar in einer starkbehaarten und kleinblättrigen Sanddünenform. Breit lanzettliche Schwimmblätter hat die ostindische Graminee Hygroryza aristata.

Unter den Alismaceen ist Caldesia parnassifolia (Fig. 11) eine typische, an etwa 20 bis 40 cm



Fig. 11. Caldesia parnassifolia. Mit Schwimblättern, Blütenstand und Turionenstand T. Bei P ein Primärblatt mit am Grunde abgerundeter Spitze. $^1/_6$ natürlicher Größe. Nach H. Glück.

tiefes Wasser gebundene Schwimmpflanze mit gestauchter Achse und einer Rosette von herzförmigen Schwimmblättern, ferner Elisma natans mit sehr langgestielten kleinen elliptischen Spreiten. Von den Wasserhahnenfußarten, die meistens submers leben, zum Teil aber auch Schwimmblätter erzeugen, sind Ranunculus hederaceus und Ranunculus lenormandi ausgesprochene Schwimmpflanzen des seichten Wassers, die ausschließlich nierenförmige Blätter erzeugen.

Einen eigenartigen Typus stellt die zu den Onagraceen gehörige Wassernuß, Trapa natans. Ihre langen Stengel tragen an den unteren Knoten schmale vergängliche Wasserblätter, an ihren

oberen Enden aber Rosetten rhombischer, grob gezähnter Blätter, deren blasig aufgetriebene Blattstiele ihre Länge so bemessen, daß die Spreiten ein kunstvolles schwimmendes Blattmosaik bilden. Neben jedem Wasserblatt entspringen zwei büschelig verzweigte grüne Wasserwurzeln, die sich an der Assimilation beteiligen und in ihrer Beschaffenheit Aehnlichkeit mit zerschlitzten Wasserblättern aufweisen.

Aehnliche Schwimmblätter wie Trapa, aber in gegenständiger Anordnung an langen Stengeln zeigt die chinesische Pedaliacee Trapella natans.

Die zu den Hydrocharitaceen gehörige Hydrocharis morsus ranae, Froschbiß, stellt ebenfalls einen eigenen Typus vor. Sie schwimmt ganz frei im Wasser mit ihren Rosetten herzförmiger, 7 cm langer Blätter; diese entspringen einer gestauchten Achse, deren Wurzeln ins Wasser hinabwachsen. Zahlreiche Ausläufer des Stammes entwickeln an ihren Enden neue Rosetten, so daß eine einzige Pflanze einen Kreis von über 1 m Durchmesser bedecken kann. Aehnlich verhält sich auch die verwandte tropisch-amerikanische Hydromystria stolonifera (Trianea).

An diesen Typus reihen wir die Pontederiacee Eichhornia crassipes und die Aracee Pistia stratiotes, beide tropische freischwimmende Rosettenpflanzen, die aber ihre Blätter über den Wasserspiegel an die Luft erheben (emerse Schwimmpflanzen).

Eine besondere Gruppe für sich bilden die kleinsten Schwimmpflanzen, Salvinia und Azolla unter den Pteridophyten, Ricciocarpus natans unter den Lebermoosen, und die monokotylen Wasserlinsen oder Lemnaceen. Alle diese schwimmen frei an der Oberfläche des Wassers. Salvinia (Abb. Hdw. I. S. 9) ist wurzellos, erzeugt aber als Ersatz für die Wurzeln büschelig fein zerteilte Wasserblätter, an jeden Knoten des Stengels je eins nach unten und zwei elliptische Schwimmblättchen nach oben. Die Lemnaceen, deren Vegetationsorgane aus linsenförmigen durch Sprossung an ihrer Basis sich vermehrenden Blättchen bestehen (Goebel), haben zum Teil noch freie Würzelchen, die aber kaum noch der Nahrungsaufnahme dienen, sondern die winzigen Pflänzchen auf dem Wasserspiegel festhalten, zum Teil aber sind sie ganz wurzellos. Zu ihnen gehören die kleinsten Blütenpflanzen; die eiförmigen Schwimmblättchen von Wolffia brasiliensis sind nur ½ bis 1 mm lang.

4. Vegetative Vermehrung und Ueberwinterung der Wasserpflanzen. Im allgemeinen begünstigt das Wasser ausdauernde Lebensweise; die Schwierigkeiten der Wasserversorgung während des Winters oder während einer trockenen Jahreszeit fallen weg. Einjährig sind nur Salvinia natans, Subularia aquatica und Najas. In den wärmeren Gebieten vegetieren die Wasserpflanzen fortgesetzt weiter, in den gemäßigten bewirkt die winterliche Kälte einen Rückgang oder eine vollständige Unterbrechung der Vegetation. Die einzelnen Arten zeigen darin verschiedenes Verhalten, je nachdem sie auf höhere oder tiefere Temperaturen gestimmt sind.

Da sekundäres Dickenwachstum und Verholzung der Achsen unter Wasser ausgeschlossen ist, so bleiben die Stengel krautig und die Sprosse mit ihren zarthäutigen oder feinen Blättern können kein hohes Alter erreichen, zumal sie leicht Verletzungen ausgesetzt sind und im Laufe der Vegetationsperiode mit Schlamm, Kalkablagerungen, Algenkolonien bedeckt und dadurch geschädigt werden. In der Regel sterben die sommerlichen Laubsprosse im Herbst ab. Fast sämtliche einheimische Wassergewächse erhalten sich aber auf vegetativem Wege während des Winters. Bei manchen sterben zwar alle Laubsprosse im Herbst ab, aber sie überwintern mittels ihrer Rhizome, oder sie bilden vorher besondere Knollen an ihnen oder an Ausläufern (Sagittaria, Potamogeton pectinatus) oder sie erzeugen Winterknospen von eigenartigem Bau. Viele submerse Wasserpflanzen aber überwintern ohne besondere Vorkehrungen mittels beblätterter Sprosse, die am Grunde der Gewässer vor Frost geschützt, grün bleiben, ja sogar mitten im Winter langsam weiter vegetieren. So verhält sich Ceratophyllum, dessen Sommersprosse von hinten her absterben, während die so aus dem Verband gelösten Seiten- und Endsprosse im grünen Zustand überwintern und im nächsten Jahre zu neuen Pflanzen heranwachsen. Im grünen Zustand überwintern Elodea, Myriophyllum spicatum, Ranunculus aquatilis, Zannichellia, Callitriche, Elatine Alsinastrum, Montia rivularis und manche andere. Die Vegetation erleidet zwar einen Rückgang, die älteren Sprosse sterben ab, aber zahlreiche neugebildete junge Sprosse bleiben erhalten, um im Frühjahr weiter zu sprossen. Etwaige Landformen dieser Pflanzen aber sterben im Herbst ab.

Da bei den langstengeligen Formen der basale Teil des Hauptsprosses keine Verstärkung erfährt, also nur ein Sproßsystem von bestimmtem Größenmaß festhalten und versorgen kann, so findet leicht bei größerer mechanischer Inanspruchnahme ein Abreißen statt. Die Sprosse zerbrechen leicht in bewegtem Wasser oder infolge Schädigung durch Tiere, aber jeder losgelöste Sproß kann weiterwachsen und sich zu einer neuen Pflanze entwickeln. Besonders auffallend ist dieses Zerbrechen der Sprosse in Stücke bei Ceratophyllum zu beobachten.

Eine sehr ausgiebige vegetative Vermehrung findet bei vielen Wasserpflanzen der gemäßigten Zonen statt vermittelst besonderer Knospen, Turionen (Glück), die im Laufe des Sommers gebildet werden und sich von der Mutterpflanze loslösen. Entweder beginnen sie schon im Sommer auszutreiben und die jungen Sprosse überwintern oder sie dienen zugleich auch oder ausschließlich

als Winterknospen (Hibernakeln), die den Winter über ruhen und erst im nächsten Frühjahr austreiben. Bei tropischen Wasserpflanzen sind solche Turionen nicht beobachtet worden; ihre Bildung wird also ursprünglich wohl durch klimatische Bedingungen veranlaßt worden sein. Winterknospen können bereits im Winter zum Auskeimen gebracht werden, wenn man sie ins Warmhaus versetzt.

Die einzelnen Arten zeigen in bezug auf die Turionenbildung verschiedenes Verhalten. Während z. B. Myriophyllum spicatum und alterniflorum ohne weitere Vorkehrungen mit grünen Sprossen überwintern, bildet dagegen Myriophyllum verticillatum (Fig. 12) typische



Fig. 12. Myriophyllum verticillatum. Winterknospenbildung an einem Seitenast. $^5/_4$ natürlicher Größe.

Winterknospen im Herbst, wenn die Existenzbedingungen ungünstiger werden, und stirbt dann bis auf diese hier keulenförmigen, 6 bis 51 mm langen, am Grunde der Gewässer überwinternden Gebilde ab. Diese Knospen bestehen aus dicht aufeinanderfolgenden Quirlen kleiner gefiederter Blätter, führen als Reservestoff Stärke und keimen im Frühjahr. In ähnlicher Weise vollzieht sich die Bildung von Winterknospen bei unseren Utricularia-Arten, bei Aldrovandia vesiculosa und bei Hydrilla verticillata (Fig. 13).



Fig. 13. Hydrilla verticillata. Winterknospe. Nach Caspary.

Von unseren Potamogetonen erzeugen P. obtusifolius, compressus, acutifolius, mucronatus, pusillus, trichoides, rutilus an ihren Laubsprossen längliche, aus zahlreichen, zweizeilig gegenständigen Blättchen und ihren Stipeln zusammengesetzte Winterknospen, während diese bei P. rufescens aus den Spitzen der Rhizomäste hervorgehen. Andere Arten dieser Gattung (P. lucens, perfoliatus) überwintern dagegen mit ihren ganzen Rhizomen. Potamogeton crispus (Fig. 14) zeichnet sich durch sehr eigenartige Turionen aus, die bei dieser Art in erster Linie der vegetativen Vermehrung dienen, denn ihre Bildung beginnt bereits Ende



Fig. 14. Potamogeton crispus. Gekeimter Turio im November. $^2/_3$ natürlicher Größe.

Mai und sie keimen meist schon im Laufe des Sommers aus, so daß die aus ihnen hervorkommenden Laubsprosse als solche den Winter überdauern. Bei der Keimung bleibt der Turio hier auch unverändert, während er bei allen anderen Arten sich streckt und die Knospenblätter auseinander schiebt. Die Turionen von P. crispus entstehen an den Laubsprossen als achselständige Knospen von verschiedener Form und Länge. Gewöhnlich tragen sie 3 bis 7 stark verkürzte und am Rande scharf gezähnte verdickte Blättchen, von horniger Konsistenz. Bei der Keimung entwickelt sich meist nur ein Keimsproß, der aus der Achsel eines Knospenblattes hervorkommt. Die Winterknospe verankert in wirksamer Weise die junge Pflanze im Schlammboden.

Unter den Schwimmpflanzen bildet Hydrocharis morsus ranae im Herbst an den Enden langer Ausläuferstiele eiförmige, Caldesia parnassifolia (Fig. 11) dagegen zahlreiche spindelförmige Turionen auf besonderen Ständen, die in ihrer Form vegetativ gewordenen Blütenständen entsprechen.

Bei Stratiotes und Elodea canadensis ist die Turionenbildung gleichsam noch im Anfangsstadium stehen geblieben, indem hier die Knospen meist noch im Zusammenhang mit der Mutterpflanze austreiben.

5. Blüten der Wasserpflanzen. Bei den Wasserpflanzen, besonders bei den sub-

mersen, spielt rein vegetative Vermehrung, sei es durch aus dem Verband gelöste Sprosse, sei es durch Knollen oder Rhizomknospen, sei es durch Turionen eine sehr wichtige Rolle. In manchen Fällen findet sogar nur solche Vermehrung statt, in vielen ist sie wenigstens die vorherrschende, da die Blütenbildung mehr oder weniger zurücktritt oder Samen selbst bei reichlicher Blütenerzeugung nur in geringer Anzahl zur Reife und Keimung gelangen. Elodea canadensis, bei uns nur in weiblichen Individuen vertreten, hat ihren Siegeszug aus Nordamerika in die europäischen Gewässer nur auf Grund ihrer reichlichen vegetativen Vermehrung unternehmen können. Hydrilla verticillata, Wolffia arrhiza erzeugen bei uns nie Blüten, Aldrovandia vesiculosa äußerst selten. Häufig genug kommt es vor, daß die Blütenbildung infolge zu tiefen Wasserstandes oder in stark flutendem Wasser unmöglich wird. Tiefwasserformen von Ranunculus, Myriophyllum, Hippuris, Sagittaria, Alisma, Elatine, Callitriche, Potamogeton, Isoëtes u. a. gelangen nicht mehr oder nur höchst kümmerlich zur Fruktifikation, da die besonderen Bedingungen für ihr Eintreten, Vorhandensein bestimmter Substanzen, Zufuhr von Sauerstoff, genügende Mengen von Assimilaten und Nährsalzen, eine gewisse Intensität des Lichtes, unter solchen ungünstigen Verhältnissen nicht mehr gegeben sind.

Sämtliche Schwimmpflanzen und auch die meisten submersen Pflanzen, erheben die Blüten oder Blütenstände über die Wasseroberfläche in die Luft, wo sie dann durch Vermittlung von Insekten oder durch den Wind bestäubt werden (Fig. 9). Wenn die Blütenstiele einem am Boden der Gewässer befindlichen Rhizom entspringen, so strecken sie sich solange, bis sie den Wasserspiegel erreichen. So können bei den Teichrosen die Blütenstiele in tiefem Wasser mehrere Meter Länge erreichen. Besondere Einrichtungen zur Herbeiführung der Bestäubung der weiblichen Blüten auf der Wasseroberfläche treffen wir bei Vallisneria spiralis an (Fig. 8). Die weiblichen Blüten sitzen auf sehr langen spiralig aufsteigenden zarten Stielen und liegen schwimmend auf dem Wasserspiegel, die männlichen Blütenstände dagegen sind kurz gestielt; die kleinen männlichen Blüten lösen sich von ihren zarten Stielchen los, steigen empor und öffnen sich erst über der Wasseroberfläche. Sie schwimmen umher und bringen so ihre starr abstehenden drei oder zwei Staubgefäße in Berührung mit den Narben. Auch bei der verwandten, im indischen Ozean lebenden Hydrocharitacee Enalus acoroides und bei Elodea kommen ähnliche Anpassungen vor.

Wenn Wasserpflanzen mit entomogamen oder anemogamen Blüten in tieferem Wasser vegetieren und die Blütenstiele die Wasseroberfläche nicht mehr erreichen können, so tritt vielfach Bildung kleistogamer Blüten als Ersatz für die normalen ein, so bei Ranunculus aquatilis, Alisma natans Subularia aquatica.

Bei verhältnismäßig wenigen Wasserpflanzen werden die Blüten unter Wasser ausgebildet und auch bestäubt (Hydrogamie). Uebergänge dazu zeigt die Gattung Callitriche. Während Callitriche verna noch die Blüten an der Luft entwickelt, sind sie bei Callitriche autumnalis bereits ganz submers.

Ausschließlich submerse Blüten besitzen Ceratophyllum, Najas, Zostera, Cymodocea, Posidonia. Sie sind alle sehr einfach gebaut, getrennt geschlechtig und entbehren der Schauapparate. Allgemein unterbleibt an den Antheren die Ausbildung der Verdickungsfasern in der Epidermis; das Oeffnen der Fächer vollzieht sich hier durch den Druck des Inhalts, nach Desorganisation eines Teils der inneren Wandzellen (Fig. 15).



Fig. 15. Ceratophyllum submersum. Reife Anthere kurz vor der Oeffnung quer. Vergrößerung 55. Nach Strasburger.

Ferner ist die Membran an den Pollenkörnern außerordentlich zart und stets glatt. Bei einigen Gattungen (Zostera, Posidonia) hat der Pollen fadenförmige Gestalt. Die Narben sind zum Auffangen der im Wasser schwebenden oder sinkenden Pollenkörner, die wie bei Windblütlern in großer Menge erzeugt werden, eingerichtet.

6. Frucht- und Samenverbreitung der Wasserpflanzen. Nur bei einigen wenigen Gattungen ragen die Fruchtstände über die Wasserfläche empor und streuen die Samen durch die Luft auf den Wasserspiegel (Hottonia, Lobelia dortmannia, Utricularia). Die meisten Vertreter aber reifen ihre Früchte unter Wasser; ihre Blütenstiele krümmen sich nach der Befruchtung der Samenanlagen aktiv abwärts, bei Vallis-

neria und Ruppia rollen sie sich spiralig zusammen, Stratiotes sinkt durch Kalkauflagerungen auf den Blättern, die ihr Gewicht vergrößern, unter Wasser.

Die Früchte der Wasserpflanzen sind in den meisten Fällen kleine einsamige Schließfrüchte mit fester innerer Steinschale. Diese sind in vielen Fällen längere oder kürzere Zeit schwimmfähig und werden durch das Wasser verbreitet (Potamogeton, Najas, Ranunculus, Zannichellia, Lemna).

Aber nicht alle Gattungen haben schwimmfähige Früchte. Bei einigen sinken die reifen Früchte nach der Loslösung sofort unter auf den Boden des Gewässers, wobei sie durch Strömungen oder durch Wassertiere Verbreitung erfahren können (Ceratophyllum, Hippuris, Myriophyllum).

Kapselfrüchte fehlen naturgemäß bei Wasserpflanzen mit submerser Fruchtreife. Dagegen zeichnen sich einige Gattungen durch Beerenfrüchte aus, die eine fleischige grüne Schale besitzen und unregelmäßig durch Verwesung und Aufquellen der Wandungszellen aufplatzen und schwimmfähige Samen entlassen. Bei Nymphaea wird die Schwimmfähigkeit bedingt durch Luft, die zwischen der äußeren und inneren Schicht des Samenmantels eingeschlossen ist, bei Nuphar fehlt der Samenmantel aber die Fruchtfächer bestehen hier aus luftreichem weißem Gewebe und lösen sich als schwimmfähige Gebilde nach dem Aufplatzen der Fruchtwand voneinander los. Bei Limnanthemum sind die flachen glatten Samen an ihren Rändern mit steifen Borsten gewimpert, die das Untersinken eine Zeit lang verhindern.

Besondere Einrichtungen zeigt Trapella, eine chinesische Schwimmpflanze aus der Familie der Pedaliaceen. Sie besitzt Schließfrüchte mit 5 verdornten Kelchzipfeln, von denen 3 zu langen an der Spitze eingekrümmten Angelhaken sich verlängern. Diese Angelfrüchte sind also an die Verbreitung durch Wassertiere angepaßt. Sicher tragen Wassertiere, besonders Wasservögel, zur Verbreitung der Wasserpflanzen dadurch bei, daß sie Früchte und Samen an ihrem Gefieder oder in dem an ihren Füßen und Schnäbeln haftenden Schlamm oder Algengewirre von einem Tümpel zum anderen verschleppen. Die sehr ausgedehnten und diskontinuierlichen, sogar Inseln umfassenden Areale vieler Wassergewächse erklären sich aus den oft weiten Flugstrecken von Wasser- und Sumpfvögeln.

Die auffallend großen, mit vier scharfen Dornen besetzten Steinfrüchte der Wassernuß, Trapa natans, lösen sich bei der Reife sehr leicht mit ihrem Stiel los, sinken aber dann sofort auf den Grund, und werden wohl infolge ihres großen Gewichts nur in ganz seltenen Fällen von Wassertieren verbreitet. Sie können als Ankerfrüchte bezeichnet werden, denn tatsächlich verankern sie in wirksamer Weise die junge Pflanze im Schlammboden.

7. Anatomie der Submersen. 7a) Blätter. An typischen submersen Blättern ist die Epidermis dünnwandig, nur von einer sehr zarten Cuticula überzogen, entbehrt der Spaltöffnungen und enthält Chlorophyllkörner. Unter Wasser wird ein epidermales Wassergewebe überflüssig; der Oberhaut fällt die Rolle zu, aus dem Medium Nährsalze, Kohlensäure und Sauerstoff aufzunehmen; mit dem Wegfall der Transpiration verlieren die Spaltöffnungen ihre Bedeutung; die peripherische Lagerung der Chlorophyllkörner steht in Zusammenhang mit der geringeren Lichtintensität. Das Blattparenchym enthält zwar ebenfalls noch Chlorophyllkörner, aber in viel geringerer Menge. Differenzierung in Palisaden- und Schwammparenchym tritt nicht ein, die Wasserblätter verhalten sich wie Schattenblätter, und werden bilateral-symmetrisch oder bei fadenförmiger Gestalt der Spreite oder Spreitenzipfel radiär, in manchen Fällen genau ebenso regelmäßig wie ein Stengel oder eine Wurzel. Alles Grundgewebe bleibt dünnwandig und wird von weiten Interzellularen oder größeren Luftgängen durchzogen, die dem Gasaustausch, vor allem der Atmung der Zellen dienen und sich in gleicher Weise auch im Stengel und in der Wurzel bei allen Wasser- und Sumpfpflanzen, dem geringeren Sauerstoffgehalt des Mediums entsprechend, vorfinden. Die Blattgefäßbündel sind sehr zart, ihre Gefäße reduziert. Im Vergleich zu Luft- und Sonnenblättern stehen die Wasserblätter auf einer einfacheren Stufe der Gewebeausbildung, die zum Teil auf Hemmungen der Entwickelung beruht (so die Nichtausbildung von Spaltöffnungen, und von Palisaden), zum Teil aber auch andere Bahnen einschlägt (Vergrößerung der Lufträume, Chlorophyll in der Epidermis). Mechanisches Gewebe fehlt den meisten Wasserblättern; aber man kann nicht behaupten, daß allgemein die Bildung von dickwandigen Bastfasern unter der Einwirkung der durch das Medium bedingten Faktoren unmöglich geworden sei. Bei manchen Potamogetonen und namentlich in den Blättern mancher Seegräser sind wohlentwickelte Bastfasern, der stärkeren Inanspruchnahme dieser Organe auf Zugfestigkeit entsprechend, nachweisbar. Jedenfalls sind aber die Bedingungen zur Ausbildung starkverdickter Zellen unter Wasser ungünstig, die mechanische Ausrüstung der Blätter wie auch der Stengel daher in vielen Fällen gerade nicht als vollkommen zu bezeichnen. Tatsächlich zerreißen bei stark bewegtem Wasser zartere Formen leicht in Stücke.

Im einzelnen zeigt das Querschnittsbild des

Wasserblattes manche Verschiedenheiten entsprechend der in systematischer Hinsicht bunten Zusammensetzung der Wasserflora.

Regelmäßigen radiären Bau des Blattgewebes zeigen die fadenförmigen Blattzipfel der submersen Hahnenfußarten, z. B. Ranunculus circinatus (Fig. 16 A bis C), ferner Myri-

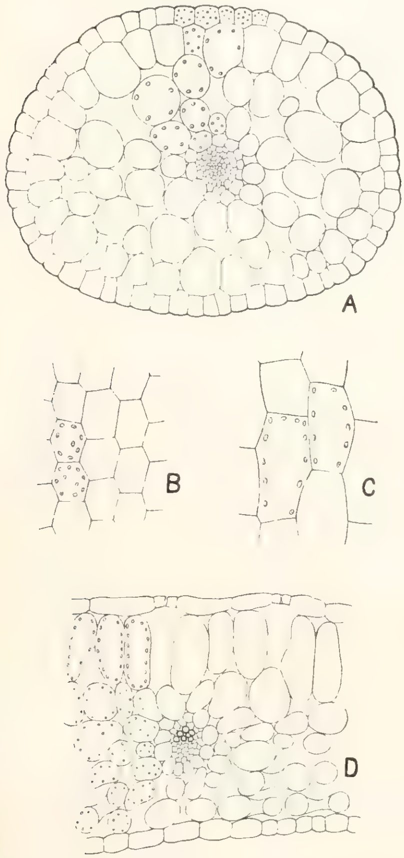


Fig. 16. Ranunculus circinatus. A. Blattzipfel quer. Vergrößerung 120. B. Epidermis derselben von oben. Vergrößerung 208. C. Subepidermale Parenchymschicht von oben. Vergrößerung 178. — Ranunculus aquatilis. D. Blattzipfel der Landform quer. Vergrößerung 120.

ophyllum, Utricularia u. a. An den kurzzipfeligen Blättern der Landformen von Ranunculus (Fig. 16, D) dagegen kommt die für Luftblätter charakteristische Struktur wieder voll und ganz zur Entwickelung, eine farblose Oberhaut mit Spaltöffnungen, Differenzierung von Palisaden- und Schwammparenchym, dorsiventraler Blattbau. Sogar an einem und demselben Blatt können einzelne auftauchende Zipfel diese Luftblattstruktur annehmen, so scharf antworten diese plastischen Pflanzen auf den Wechsel der Lebensbedingungen während ihrer Entwickelung.

Bei elliptischem Querschnitt ist der Blattbau ein bilateral-symmetrischer. Als Beispiele seien Zannichellia palustris (Fig. 17), Potamogeton pectinatus, die bandförmigen Wasserblätter von Alisma natans und A. plantago genannt.

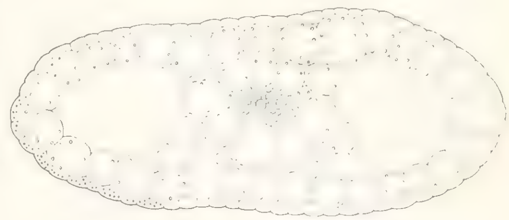


Fig. 17. Zannichellia palustris. Blattquerschnitt. Vergrößerung 146.

Vollkommen isolateralen Bau haben die bandförmigen Blätter von Vallisneria spiralis (Fig. 18), die von einer Reihe großer längsverlaufender Luftgänge durchzogen werden. Diesem

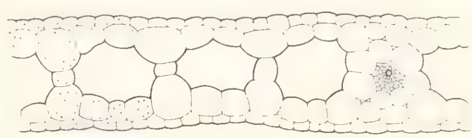


Fig. 18. Vallisneria spiralis. Blattquerschnitt. Vergrößerung 55.

Typus gehören auch die Seegräser an, deren Blätter aber dicker sind und unter der Oberhaut und in der Umgebung der Gefäßbündel kleine Bastfaserbündel aufweisen. Die großen breitspreitigen dünnen Blätter von Potamogeton lucens, perfoliatus und ähnlichen Arten sind im wesentlichen ebenfalls isolateral gebaut, abgesehen von der Verteilung der größeren Luftkanäle in der Umgebung der Blattnerven. In den Blättern dieser Gattung treten vielfach auch noch kleine Bastfasergruppen auf.

Bei vielen Wasserpflanzen sind an den Blät-

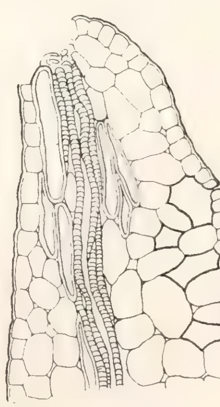


Fig. 19. Potamogeton densus. Längsschnitt durch die Blattspitze mit Apikalöffnung. Auf der Oberseite rechts auch eine Spaltöffnung. Vergrößerung 220. Nach C. Sauvageau.

tern, meist an den Blattspitzen, Hydathoden, nämlich Wasserspalten, Epitheme oder Apikalöffnungen nachgewiesen, aus denen Wassertropfen abgeschieden werden, wenn die Blätter aus dem Wasser aufgetaucht und in feuchter Luft gehalten werden. Figur 19 zeigt eine Apikalöffnung von Potamogeton densus. Sie entsteht frühzeitig durch Zerfall der Epidermiszellen und der darunter gelegenen Zellen.

Im Gegensatz zu den Landpflanzen tritt die Haarbildung an submersen Blättern zurück; besondere Schutzmittel gegen übermäßige Transpiration sind nicht erforderlich. An den Blatträndern mancher Submersen finden sich höchstens kleine Stachelhaare. Die Blattflächen sind in der Regel glatt. Nur Sekrethaare spielen eine wichtigere Rolle. Allgemein verbreitet sind nicht nur bei submersen, sondern auch bei schwimmenden Wasserpflanzen eigenartige Schleimhaare (Fig. 20), die sich frühzeitig an den noch in der

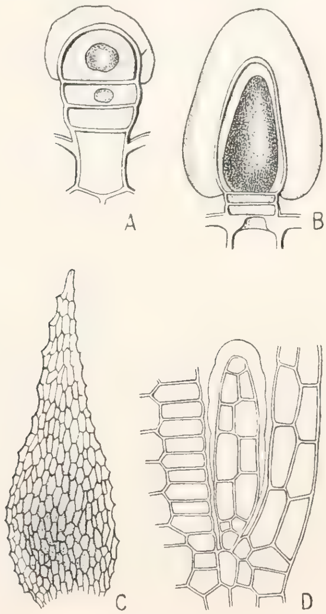


Fig. 20. Schleimtrichome. A. von Nuphar luteum; B von Brasenia peltata. C von Vallisneria spiralis. D von Elodea canadensis. Nach J. A. Schilling.

Knospe befindlichen Blättern entwickeln, Schleim in großer Menge erzeugen und die jungen Organe damit einhüllen. Während der Streckung der Blätter fallen sie ab und der Schleim verschwindet dann wieder. Der Schleim entsteht überall aus den äußersten Schichten der Zellwand zwischen der dünnen, zuletzt aufplatzenden Cuticula und der Zellulosewand. Je nach den Gattungen haben die Schleimhaare verschiedenen Bau. Bei den Nymphaeaceen und Ranunculus fluitans sind es Köpfchenhaare; bei Limnanthemum ist das Schleimhaar ein vielzelliger Zellfaden; bei Hydrocharitaceen, Alismaceen, Potamogetonaceen liefern die aus zwei Zellschichten bestehenden, in den Blattachseln stehenden Schuppenhaare (Intravaginalschuppen) den Schleim. Dem Schleim ist die Rolle eines Schutzmittels gegen unmittelbaren Zutritt des Wassers zu den jungen Pflanzenteilen zugesprochen worden (Schilling, Goebel). Etwaige Schädigung der Knospen durch Wasser ist aber keineswegs nachgewiesen und nicht recht ersichtlich. Von anderer Seite wird der Schleim als Schutzmittel gegen Tierfraß und gegen Algenbesiedelung betrachtet (Stahl) und ferner als ein Gleitmittel für die aus den Knospen sich entfaltenden Blättern und Sprosse (Hunger).

Außer Schleim tritt bei Wasserpflanzen noch ein anderes Sekret häufiger auf, das Myriophyllin (Raciborski), eine glykosidartige, stark lichtbrechende Substanz, deren Beschaffenheit und Bedeutung noch wenig bekannt ist. Es findet sich in manchen Schleimdrüsen, nimmt aber nicht an der Schleimbildung teil. Bei Myriophyllum und Ceratophyllum (Fig. 21) tragen die jungen

Fig. 21. Ceratophyllum demersum. Myriophyllinzotte an der Spitze eines Blattzipfels. Nach J. de Klercker.



Blätter besondere vielzellige Zotten, die dieses Sekret — vielleicht als Schutzmittel für die Knospen — erzeugen. Auch in den Geweben kommen myriophyllinhaltige Zellen mit cutinisierten Wänden zerstreut vor.

7b) Stengel. Das Durchlüftungssystem im Rindengewebe erfährt im submersen Stengel eine bedeutende Vergrößerung durch Erweiterung der Interzellularen, die sich mehr oder weniger gleichmäßig auf die Mehrzahl dieser erstreckt, oft so, daß im Querschnitt regelmäßige polygonale, durch einschichtige Wände getrennte Luftkammern entstehen (Potamogeton) oder die Kanäle werden in einer Ringzone besonders stark erweitert, so daß der Querschnitt radförmig erscheint (Elatine Alsinastrum (Fig. 22)). Seltener entstehen die Luftkanäle durch Zusammenschrumpfen oder Zerstörung von Zellreihen (Callitriche). Die Reduktion der Gefäße schreitet um so weiter vor, je ausschließlicher eine Wasserpflanze an submerse Lebensweise gebunden ist. Aber selbst in den extremen Fällen läßt sich stets noch ein Gefäß oder Gefäßgang nachweisen, selbst wenn jegliche Wandverdickungen an ihm unterbleiben und dies

sowohl wie das Auftreten von Hydathoden deutet darauf hin, daß die Leitung des Wassers und der in ihm gelösten Salze nicht gänzlich aufgegeben wird. Die Siebröhren

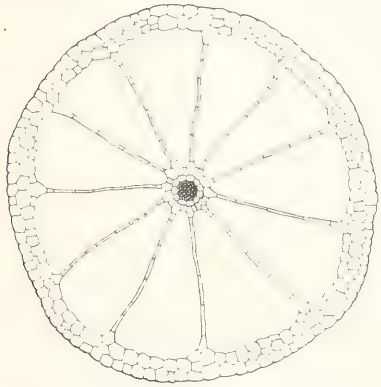


Fig. 22. Elatine Alsinastrum. Stengelquerschnitt mit großen Luftkanälen. Vergrößerung 22.

dagegen erleiden keine Rückbildung. Das mechanische System tritt zwar zurück und fehlt manchen submersen Stengeln vollständig, in anderen Fällen aber lassen sich noch Bastfasergruppen oder stark verdickte Schutzscheiden nachweisen (Potamogeton-Arten). Bei den dikotylen Vertretern fehlt in der Regel das Cambium, sowie sekundäre Holzbildung vollständig.

In der Anordnung der Gefäßbündel zeigt die überwiegende Mehrzahl der Submersen mit langgestreckten, auf Zugfestigkeit beanspruchten Stengeln Analogie mit den Wurzeln, darin daß die Bündel zu einem axilen Strang verschmelzen. Sowohl unter den Dikotylen als auch unter den Monokotylen läßt sich eine Reihe fortschreitender Vereinfachungen dieses Zentralzylinders aufstellen und die Endglieder zeigen ganz übereinstimmenden konzentrischen Bau, ein sehr bemerkenswertes Beispiel von Konvergenz.

1. Dikotylen. Hippuris, Myriophyllum, Hottonia, Elatine zeigen innerhalb der dünnwandigen Schutzscheide einen axilen Strang, der zunächst mit einer zartwandigen Siebzone beginnt; dann folgt ein Ring von Gefäßen mit zwischengelagertem zartwandigem Holzparenchym und in der Mitte ein zartwandiges Mark. In der Sieb- und Gefäßzone ist die Unterscheidung einzelner abgegrenzter Gefäßbündel nicht mehr möglich. Die Vereinfachung des Stranges ist bei Aldrovandia und Ceratophyllum (Fig. 23) am weitesten vorgeschritten. Beiden fehlt das Mark; bei ersterer enthält der in die Achse gelagerte Holzteil nur einige Ringgefäße, die aber bald durch einen wasserführenden Gefäßgang ersetzt werden, bei letzterer ist ebenfalls ein zentraler Gang zu sehen, der durch Resorption der zarten Wände englumiger Procambiumzellen entsteht. Bei Ceratophyllum bleiben alle Elemente unverholzt. Unter den Dikotylen nehmen die submersen Ranunculus-Arten eine Sonderstellung in der Gefäßbündelanordnung ein. In ihrem Stengel ist ein großer Luftgang vorhanden und

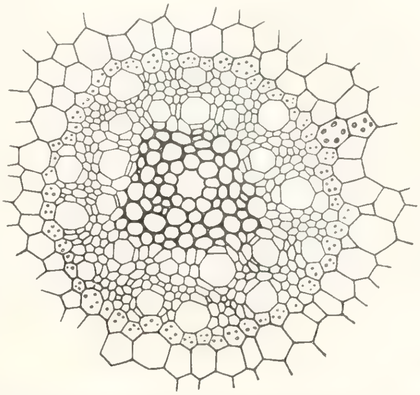


Fig. 23. Ceratophyllum demersum. Axiler Strang quer. Vergrößerung 130.

die wenigen Gefäßbündel verlaufen in dem den Gang umgebenden Grundgewebe getrennt voneinander. Die in den Stengeln von Landranunkeln vorhandene Anordnung der Gewebe bleibt also hier erhalten.

2. Monokotylen. Auch hier werden die Hauptgefäßbündel des Stengels zu einem von einer Schutzscheide umgebenen Gefäßbündelzylinder vereinigt, dessen fortschreitende Vereinfachung bis zur Ceratophyllumstruktur sogar innerhalb einer Gattung sich verfolgen läßt.

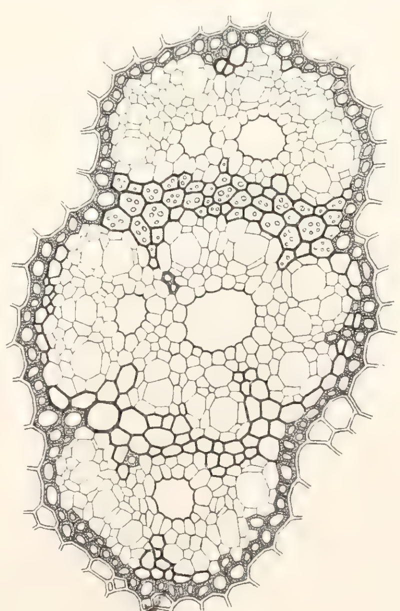


Fig. 24. Potamogeton crispus. Axiler Strang quer. Zwischen der mittleren und den äußeren Bündelgruppen Grundgewebe. Vergrößerung 160.

Die großblätterigen Arten von Potamogeton haben noch einen recht komplizierten axilen Strang in ihren Laubsprossen. Bei P. perfoliatus sind noch acht Bündel, durch Grundgewebe und Bastfaserbelege voneinander getrennt, vorhanden; jedes Bündel zeigt einen gut entwickelten Siebteil, dagegen im Gefäßteil an Stelle von Gefäßen bereits nur einen, durch Zerstörung der Gefäßprimanen entstandenen, von zartwandigem Parenchym umgebenen Gefäßgang. In den Blütenstielen, die biegungsfest gebaut sein müssen, verlaufen dagegen die Gefäßbündel frei im Grundgewebe. Bei anderen Arten sehen wir im Strang die Bündel näher aneinander gerückt und ihre Zahl vermindert so bei P. crispus (Fig. 24). In den Endgliedern ist nur noch ein axiler Gefäßgang umgeben von einer Siebröhrenzone vorhanden. So verhält sich P. trichoides (Fig. 25), an den sich einige andere

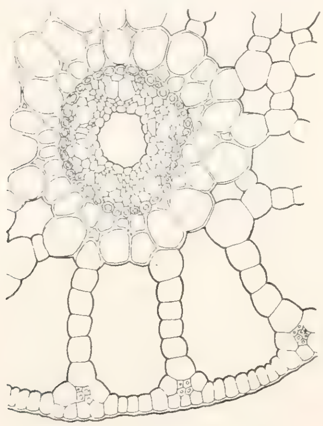


Fig. 25. Potamogeton trichoides. Teil des Querschnitts durch den Stengel, axiler Strang, Luftgänge in der Rinde. Bastfaserbündel unter der Epidermis. Vergrößerung 200. Nach C. Sauvageau.

Gattungen, Zannichellia, Ruppia, Najas, Caulinia mit gleichem Verhalten anschließen. Außerhalb des axilen Zylinders lassen sich bei einigen submersen Monokotylen, namentlich bei größeren Potamogetonen, noch kleine Leitbündelchen in der Rinde nachweisen, die aber ebenfalls schrittweise reduziert werden und schließlich ganz fehlen.

7c) Wurzel. Die oben bezeichneten Eigentümlichkeiten der Stengelgewebe kommen auch den Wurzeln zu. Die Gewebe bleiben im allgemeinen dünnwandig; in den Wurzeln mancher Potamogetonen werden jedoch noch die Endodermiszellen stärker verdickt und bei einigen auch noch Bastfasern an der Peripherie des Zentralzylinders ausgebildet. In den Wurzeln der dikotylen Submersen behält der Zentralzylinder seinen normalen Aufbau bei; die aus wenigen Gefäßen bestehenden Gefäßstrahlen stoßen in der Regel im Zentrum zusammen, so daß für Mark kein Raum bleibt; Kambium und Dickenwachstum fehlen stets. Je zarter die Wurzeln sind, desto weniger Elemente setzen den Strang zusammen, Bei manchen monokotylen Vertretern aber schreitet die Vereinfachung weiter vor.

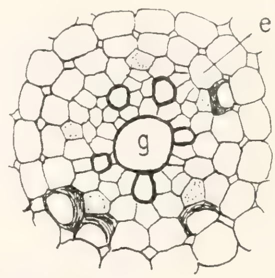


Fig. 26. Potamogeton gramineus. Wurzelzentralzylinder. Schutzscheide (e) zum Teil verdickt. Siebröhren punktiert. Ein zentrales, fünf peripherische Gefäße. Vergrößerung 430. Nach Sauvageau.

Bei Potamogeton gramineus (Fig. 26) z. B. ist ein größeres Gefäß in der Mitte und fünf kleinere in dessen Umgebung nachweisbar; sie entsprechen den fünf Gefäßstrahlen einer pentarchen Wurzel, deren fünf Siebteile nur je eine Siebröhre enthalten und diese stoßen unter Fortfall von Perizykelzellen direkt an die Endodermis. Bei Potamogeton pusillus dagegen sind die peripherischen Gefäße unterdrückt und so ergibt sich ein konzentrischer Bau, der auch in gleicher Weise bei Zannichellia und auch bei Najas (Fig. 27). wiederkehrt Unter den Hydrocharitaceen zeigt Vallisneria (Fig. 28) sehr weit gehende Vereinfachung; die peripherischen Gefäße fehlen auch hier und nur drei Siebröhren mit je einer Geleitzelle sind vorhanden und stoßen unmittelbar an die Schutzscheide.

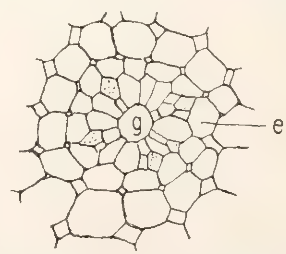


Fig. 27. Najas major. Wurzelzentralzylinder. g zentrales Gefäß; e Schutzscheide. Nach Sauvageau.

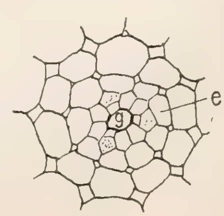


Fig. 28. Vallisneria spiralis. Wurzelzentralzylinder. g zentrales Gefäß; e Schutzscheide. Vergrößerung 470.

Die Wurzelzentralzylinder der letztgenannten Monokotylen stimmen in ihrem konzentrischen Bau überein mit den ebenfalls konzentrischen Stengelzentralzylindern von Ruppia, Najas u. a. Stengel und Wurzeln erhalten also in den Endgliedern gleichen anatomischen Bau.

Wurzelhaare lassen sich bei den meisten Wasserpflanzen nachweisen, selbst bei ganz submersen Arten wie Najas. An frei im Wasser wachsende Wurzeln sind sie allerdings vielfach nicht vorhanden, können sich aber entwickeln, wenn die Wurzeln in den Schlammboden eindringen (so z. B. bei Elodea).

8. Anatomische Struktur der Schwimmpflanzen. Die Schwimmpflanzen zeigen in manchen Punkten der anatomischen Struktur ihrer Wurzeln und Stengel Uebereinstimmung mit den submersen Gewächsen. Das Durchlüftungssystem ist erweitert, die Gefäßbündel erfahren eine einfachere Ausbildung als bei Landpflanzen, aber die Gefäße erleiden keine so weitgehende Rückbildung als bei den Submersen, da sie transpierende Blätter mit Wasser zu versorgen haben. Die auf dem Wasser schwimmenden und dem vollen Licht ausgesetzten Blätter dagegen unterscheiden sich in ihrer Struktur sehr auffallend von Wasserblättern. Wie bei typischen Luftblättern differenziert sich das Mesophyll in ein gewöhnlich mehrschichtiges Palisadenparenchym an der Oberseite und in ein Schwammparenchym an der Unterseite. Letzteres aber erfährt eigenartige Ausbildung; es führt meist regelmäßig polygonal umgrenzte Lufträume, die durch einschichtige, von engen Interzellularen durchsetzte Wände voneinander getrennt sind. Diese gewölbeartig überdachten, in einer oder mehreren Lagen vorhandenen Luftkammern stellen in ihrer Gesamtheit eine Art von Luftkissen dar, einen vortrefflichen Schwimmapparat für die Blattspreiten (Fig. 29). Die Epidermis der Unterseite ist spaltöffnungsfrei und schließt die Luftkammern nach unten luftdicht ab. Die obere Epidermis ist glatt, unbenetzbar, läßt Wassertropfen leicht abrollen, und führt ausschließlich die Spaltöffnungen. Dementsprechend werden auch die mit den Lufträumen des Schwammparenchyms in Verbindung stehenden Atemhöhlen im Palisadengewebe ausgebildet, während sie in Luftblättern im Schwammparenchym sich befinden und die Spaltöffnungen hier in der unteren Epidermis liegen. Die Epidermiswände und die Cuticula der Blattoberseite sind dicker wie bei Submersen. Die Spaltöffnungen sind bei Schwimmblättern eigenartig gebaut; sie liegen in einer Ebene mit den anstoßenden Epidermiszellen, haben keinen Vorhof und Hinterhof, sondern bewirken den Verschluß mittels ihrer äußeren vorspringenden Cuticularleisten. Gewöhnlich ist die Epidermis chlorophyllfrei, bei Potamogeton natans aber enthält sie Chlorophyllkörner, die in der oberen Epidermis den Innenwänden sich anlagern.

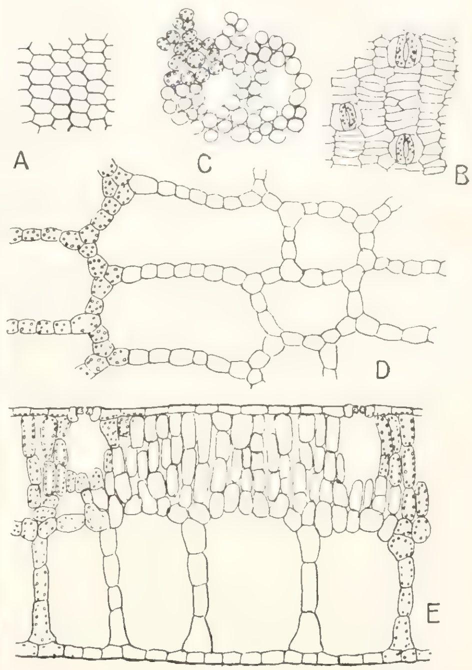


Fig. 29. Potamogeton natans. Schwimmblatt. A Untere Epidermis. B Obere Epidermis. C Palisadenparenchym tangential. D Luftkammerparenchym tangential. E Querschnitt. Vergrößerung 95.

Die Schwimmblätter sind verhältnismäßig dick, bei den größeren Vertretern von lederartiger Konsistenz. Ihr Bau entspricht vortrefflich den mechanischen Anforderungen, die an das Blatt gestellt werden, gibt ihm die nötige Festigkeit gegen Zerreißen durch Bewegungen des Wassers

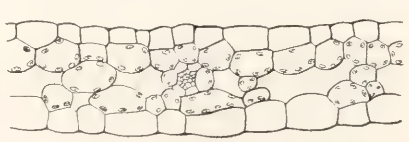


Fig. 30. Nuphar luteum. Submerses Blatt quer. Vergrößerung 71.

oder durch Regentropfen, und hält sie an der Oberfläche in fixer Lage zum Licht. Je größer ein Schwimmblatt ist, desto stärker muß es gefestigt sein, um nicht bald zugrunde zu gehen, die Palisaden werden dickwandiger und vielschichtig. Victoria regia, Nuphar luteum, Nymphaea alba, Limnanthemum führen im Blattgewebe sehr dickwandige verzweigte Idioblasten, die Fortsätze in das Palisadenge-

webe bis zur oberen Epidermis entsenden und in ihrer Gesamtheit entschieden eine bedeutende Erhöhung der Druckfestigkeit der Spreite bewirken.

Wenn Schwimmpflanzen submerse Blätter bilden, so zeigen diese in ihrer Struktur die Eigenschaften von Wasserblättern. Ein vortreffliches Beispiel liefert Nuphar luteum (Fig. 30) dessen zarthäutige große Wasserblätter isolateralen Bau annehmen; die Epidermis bleibt allerdings farblos, umschließt aber nur ein zwei- bis dreischichtiges lacunöses grünes Schwammparenchym, in dem die Nerven eingebettet sind.

Literatur. ***K. Goebel***, *Pflanzenbiol. Schilderungen, II. Marburg 1891.* — ***Derselbe***, *Einleitung in die experiment. Morphol. d. Pfl. Leipzig 1908.* — ***H. Glück***, *Biolog. u. morphol. Untersuch. über Wasser- u. Sumpfgewächse. Jena I, 1905, II, 1906, III, 1911.* — ***H. Schenck***, *Die Biologie der Wassergewächse. Bonn 1886.* — ***Derselbe***, *Vergl. Anatomie der submersen Gewächse. Bibl. Botanica, Heft 1. Cassel 1886.* — ***C. Sauvageau***, *Zahlreiche Abhandlungen in Journal de botanique 1889 bis 1894. Annales des scienc. nat., VII,* 13, *1891.* — ***Engler-Prantl***, *Nat. Pflanzenfamilien.* — ***L. François***, *Plant. aquat. Annales des sc. nat., VII, 1908.* — ***W. Wächter***, *Heterophyllie, Flora,* 83, *1897.* — ***L. Jost***, *Vorl. über Pflanzenphysiologie, 3. Aufl., 1913.* — ***K. Snell***, *Untersuchungen über die Nahrungsaufnahme der Wasserpflanzen, Flora,* 98, *1908.* — ***R. H. Pond***, *Biol. relat. of aquatic plants to the substratum, U. S. Fish Commission Report, 1903.* — ***U. Angelstein***, *Assimilation subm. Wasserpfl., Beitr. z. Biol. d. Pfl.,* 10, *1910.* — ***G. Karsten***, *Schwimmblätter, Bot. Ztg., 1888.* — ***E. Jahn***, *Ueber Schwimmblätter, Beitr. z. wiss. Bot., Bd.* 1, *1896.* — ***E. F. Wollenweber***, *Vergl. Anat. der Schwimmblätter. Diss. Freiburg i. B. 1897.* — ***K. Ravn***, *Schwimmfähigkeit der Samen der Wasserpflanzen, Bot. Tidskrift,* 19, *1894.* — ***O. Ohlendorf***, *Früchte u. Samen von Wasserpfl. Diss. Erlangen 1907.* — ***A. Fauth***, *Früchte u. Samen von Wasserpflanzen. Diss. Erlangen 1903.* — ***M. v. Minden***, *Wassersezernierende Organe, Bibl. bot., Heft 46, 1899.* — ***A. J. Schilling***, *Schleimbildung bei Wasserpflanzen, Flora 1894.* ***W. Hunger***, *Schleimbildungen im Pflanzenreich. Diss. Jena 1899.* — ***M. Raciborski***, *Myriophyllin, Ber. deutsch. bot. Ges., 1893.* — ***E. Strasburger***, *Ceratophyllum submersum, Jahrb. f. wiss. Bot.,* 37, *1902.* — ***J. de Klercker***, *Ceratophyllum, Bihang svenska Vet.-Akad. Handl.,* 9, *1884.* — ***F. W. Oliver***, *Trapella, Annals of bot., II, 1888.* — ***M. L. Armand***, *Lobelia Dortmannia, Rev. gén. de bot.,* 24, *1912.* — ***H. Solereder***, *Anatomie der Hydrocharitaceen, Beihefte bot. Zentrbl., XXX,* 1, *1913.* — ***N. Montesantos***, *Hydrocharit. Flora,* 105, *1912.* — ***M. A. Chrysler***, *Potamogetonaceae, Bot. Gaz.,* 44, *1907.* — ***A. H. Graves***, *Ruppia maritima, Transactions of the Connecticut Acad.,* 14, *1908.* — ***D. H. Campbell***, *Najas and Zannichellia, Proc. of the Californ. Acad., 3. ser.,* 1, *1897.*

H. Schenck.

Wasserstoff.

Hydrogenium. H. Atomgewicht 1,008.

1. Atomgewicht. 2. Vorkommen. 3. Geschichte. 4. Darstellung: a) Im Laboratorium. b) In der Technik. 5. Physikalische Eigenschaften: a) Gasförmiger Wasserstoff. b) Flüssiger und fester Wasserstoff. 6. Elektrochemie. 7. Analytische Chemie. 8. Spezielle Chemie: a) Chemische Eigenschaften des freien Wasserstoffs: α) Als positives Element. β) Wasserstoff und Metalle. b) Wasserstoffsuperoxyd: α) Bildung und Vorkommen. β) Darstellung. γ) Physikalische Eigenschaften. δ) Chemisches Verhalten. ε) Analytische Chemie. 9. Photochemie.

1. Atomgewicht. Wasserstoff hat von allen sicher bekannten Elementen das kleinste Atomgewicht. Daher hat er auch nach dem Vorgange Daltons lange Zeit hindurch mit dem Wert 1 als Basis der Atomgewichte gedient. Nur vorübergehend sind von Berzelius aufgestellte Tabellen im Gebrauch gewesen, deren Basis Sauerstoff mit dem Wert 100 war. In neuerer Zeit ist man aber auf Grund internationaler Vereinbarung zu der Sauerstoffbasis zurückgekehrt, der man aber den Wert 16,000 gibt. Bei der experimentellen Bestimmung der Atomgewichte ist nämlich Sauerstoff als Bezugselement von viel größerer Bedeutung als Wasserstoff. Daher ging in die Berechnung der auf die Wasserstoffbasis zu beziehenden Atomgewichte vielfach der Wert für das Verhältnis zwischen dem Atomgewicht des Wasserstoffs und dem des Sauerstoffs ein. Dieser Wert erfuhr nun in den achtziger und neunziger Jahren des vorigen Jahrhunderts wiederholt Aenderungen, da damals eine ganze Reihe von Bestimmungen ausgeführt wurden, die immer sicherere Ergebnisse lieferten. Damit mußten natürlich auch alle Atomgewichte, bei deren Berechnung jener Verhältniswert benutzt wurde, immer wieder geändert werden, was leicht zu Mißverständnissen und Fehlern führen konnte. Die Notwendigkeit der Aenderungen entfällt aber, wenn man das Atomgewicht des Sauerstoffs als Basis nimmt. Da sich das Atomgewicht des Wasserstoffs zu dem des Sauerstoffs nahe wie 1:16 verhält, ist man einem Vorschlag W. Ostwalds folgend übereingekommen, dem Sauerstoff willkürlich den schon genannten Wert 16,000 zu geben. Man erreicht dadurch, daß sich die Werte der auf die Sauerstoffbasis bezogenen Atomgewichte immerhin nur wenig von den alten auf die Wasserstoffbasis bezogenen unterscheiden.

Das Atomgewicht des Wasserstoffs ist inzwischen mit ziemlich weitgehender Genauigkeit bestimmt worden (eine ausführliche Uebersicht über die Methoden und Resultate aller Bestimmungen gibt B. Brauner in Abegg Handbuch der anorganischen Chemie 2 I (1908 S. 9). Als die sichersten

Werte gelten die von Morley (1895) nach zwei verschiedenen Methoden gefundenen H = 1,00762 und 1,00765 und der von Noyes (1907) 1,00787. In den internationalen Atomgewichtstabellen findet sich schon seit einer Reihe von Jahren der abgekürzte Wert 1,008.

2. Vorkommen. Wasserstoff ist ein in der Natur sehr verbreitetes Element. Wasserstofflinien finden sich in den Spektren zahlreicher Fixsterne (vgl. den Artikel „Fixsternsystem") und der Sonne (vgl. den Artikel „Sonnensystem"). Auf der Erde findet sich Wasserstoff wegen seiner leichten Oxydierbarkeit so gut wie ausschließlich im gebundenen Zustand und zwar in erster Linie als Wasser. Nach F. W. Clarke macht er etwa 0,20% der uns bekannten festen Erdkruste und 10,67% des Weltmeeres aus, im Mittel einschließlich der Atmosphäre 0,94%.

Freier Wasserstoff findet sich in vulkanischen Gasen (Bunsen 1851 in isländischen Fumarolen 25%, Moissan (1902) in den Gasen des Mont Pelée 22,3%). In zahlreichen Mineralien und Gesteinen z. B. in den deutschen Salzlagern, in kristallinischen Gesteinen (Granit, Gabbro, Gneis, Basalt) und dann auch in Meteoriten sind Spuren von freiem Wasserstoff gefunden worden.

Freier Wasserstoff tritt auch als Produkt des Stoffwechsels mancher Organismen auf z. B. bei der Zellulosegärung, der Eiweißfäulnis (vgl. den Artikel „Gärung").

Die Atmosphäre enthält eine geringe Menge von freiem Wasserstoff, der zum Teil auf die genannten irdischen Quellen zurückzuführen ist. Nach Gautier enthält aber auch ganz reine Luft, z. B. auf Berggipfeln oder auf dem Meere, eine fast konstante Menge Wasserstoff von etwa 0,01% (Rayleigh möchte diesen Wert allerdings in 0,0033% korrigieren), der gewissermaßen als ursprünglich anzusehen ist. Hierauf stützen sich interessante Ueberlegungen über den chemischen Aufbau der Atmosphäre (vgl. den Artikel „Atmosphäre" und A. Wegener, Gerlands Beiträge zur Geophysik XI, 104 (1912) oder Zeitschrift für Anorganische Chemie 75,107 (1912)). Da Wasserstoff von den Bestandteilen der Atmosphäre die geringste Dichte besitzt, muß sein relativer Prozentgehalt mit steigender Höhe zunehmen. In 140 km Höhe z. B. würde er 62 Vol.-% betragen. In noch größeren Höhen soll der Gehalt nach Wegener wieder sinken, da dann das allerdings zurzeit noch hypothetische Geocoronium mit noch geringerer Dichte überwiegt.

Freier Wasserstoff entsteht bei der trockenen Destillation der Kohlen und bildet daher einen Hauptbestandteil (gegen 50%) des Leuchtgases. Ferner bildet er einen wesentlichen Bestandteil des Wassergases (gegen 50%), des Mischgases (gegen 10%) und des Oelgases (gegen 15%).

Außer in dem schon erwähnten Wasser (vgl. auch den Artikel „Wasser") kommt chemisch gebundener Wasserstoff noch in den zahlreichen Mineralien und Gesteinen vor, die Wasser als Konstitutions- oder als Hydrat- (Kristall-)wasser enthalten, dann in den Erdölen, die ja wesentlich aus Kohlenwasserstoffen bestehen und in den Kohlen. An dem Aufbau der Pflanzen- und Tierkörper sind Wasserstoffverbindungen wesentlich beteiligt.

3. Geschichte. Daß sich durch Einwirkung von Säuren auf Metalle ein brennbares Gas bildet, war schon sehr lange bekannt, aber erst Cavendish und Watt zeigten 1781, daß bei dieser Verbrennung Wasser entsteht. Lavoisier stellte zu derselben Zeit umgekehrt aus Wasser durch Einwirkung auf Eisen bei Rotglut Wasserstoff her. Gay-Lussac und A. v. Humboldt bestimmten zuerst genau das Volumverhältnis, in dem sich Wasserstoff und Sauerstoff miteinander vereinigen zu 2:1.

4. Darstellung. 4a) Im Laboratorium. Von den zahlreichen Methoden, die vorgeschlagen worden sind, sind die wichtigsten die Elektrolyse verdünnter wässeriger Lösungen von Säuren oder Alkalien und die Einwirkung von Säuren auf Metalle. Die elektrolytischen Verfahren verwendet man namentlich dann, wenn es auf möglichste Reinheit des Gases ankommt. Man elektrolysiert meist entweder verdünnte Schwefelsäure (1:10) zwischen Platinelektroden oder Natron- oder Kalilauge (30%) zwischen Platin- oder besser Nickel-(Drahtnetz-)elektroden, da hier die Ueberspannung des Wasserstoffs am geringsten ist. Man kann die Entwickelungsapparate mit selbsttätiger Aus- und Einschaltung des Stromes aufbauen nach dem Prinzip des Kippschen Apparates (vgl. den Artikel „Chemische Apparate" Bd. II S. 380). Der elektrolytisch entwickelte Wasserstoff ist sehr rein, man muß nur die Entwickelung erst einige Zeit im Gang lassen, um die in den Flüssigkeiten gelöste Luft zu entfernen und die Apparate so aufbauen, daß eine Diffusion des an der Anode entwickelten Sauerstoffs zur Kathode hin möglichst verhindert wird. Der Wasserstoff enthält dann nur 0,001 bis 0,0005% Stickstoff. Bei Anwendung nicht ganz karbonatfreier Alkalilaugen findet man Spuren von Kohlenstoffverbindungen in dem Gas. Von etwa doch hineingeratenem Sauerstoff kann man den Wasserstoff durch geeignete Absorptionsmittel z. B. salzsaure Chromchlorürlösung, alkalische Pyrogallol- oder Natriumhydrosulfitlösung oder durch

Ueberleiten über erhitzten Palladiumasbest befreien.

Für die gewöhnlichen Zwecke des Laboratoriums stellt man sich Wasserstoff, wenn man nicht technisch hergestellten aus einer Bombe entnimmt, meist aus Zink (Eisen oder andere Metalle werden kaum benutzt) und verdünnter (1:1) Salz- oder (1:8) Schwefelsäure her. Man benutzt in der Regel einen Kippschen Apparat oder eine andere nach dem gleichen Prinzip wirkende Vorrichtung (vgl. den Artikel „Chemische Apparate"). Bei reinem Zink und reinen Säuren geht die Entwickelung sehr langsam vor sich. Man gibt einen Tropfen Kupfersulfat- oder Platinchloridlösung zu. Metallisches Kupfer oder Platin schlägt sich auf dem Zink nieder und bildet damit ein kurz geschlossenes galvanisches Element, in dem der Wasserstoff sich an Kupfer bzw. Platin entwickelt.

Das Gas ist im Anfang durch Luft verunreinigt und daher explosiv. Soll der Wasserstoff entzündet werden, so muß unbedingt vorher geprüft werden, ob dies ohne Gefahr geschehen kann. Man hält ein Reagenzglas mit der Oeffnung nach unten einige Zeit über die Ausströmungsöffnung und prüft an einer in einiger Entfernung aufgestellten Flamme, ob der Inhalt des Glases mit pfeifendem Geräusch explodiert (bei diesen kleinen Mengen ist die Explosion ganz ungefährlich) oder ob er sich mit schwachem Knall entzündet und dann ruhig abbrennt. Erst wenn dies der Fall ist, darf der aus dem Entwickelungsapparat entweichende Wasserstoff angezündet werden. Die gleiche Vorsicht ist natürlich auch dann anzuwenden, wenn das Gas durch Apparate geleitet wird, in denen etwa in einem heißen Rohr, durch einen glühenden Draht oder durch überspringende Funken Zündung eines Wasserstoffluftgemisches eintreten kann. Erst muß die Apparatur vollständig mit nicht mehr explodierendem Gas gefüllt sein. Mehrfach sind auch Explosionen dadurch entstanden, daß beim Nachgießen von Säure in den Entwickelungsapparat Luft mit gerissen wurde. Vorsicht!

Reinigung des Wasserstoffs. Der aus Zink und Säuren erhaltene Wasserstoff ist meist durch Arsenwasserstoff verunreinigt, er kann aber auch Phosphorwasserstoff, Schwefelwasserstoff, Kohlenwasserstoffe enthalten. Die letzteren finden sich in erheblicherer Menge in dem aus technischem Eisen und Säuren entwickeltem Gas. Gelegentlich kann auch noch Schwefeldioxyd auftreten, wenn man nicht genügend verdünnte Schwefelsäure anwendet. Man reinigt das Gas durch Kalilauge und durch ein Oxydationsmittel, meist eine saure oder auch alkalische Lösung von Kaliumpermanganat, auch eine Suspension von Chlorkalk ist gut brauchbar. Kaliumpermanganat gibt aber leicht dabei Spuren von Sauerstoff ab, von denen man den Wasserstoff, wenn es darauf ankommt, durch die oben genannten Mittel befreien muß. Kleine Mengen von Stickstoff sind immer in dem aus Zink und Säure entwickelten Gas enthalten, die aus dem Metall stammen (auch CO_2, CO) und sich daher auch durch längeres im Gang lassen der Entwickelung nicht vermeiden lassen.

Ganz reinen Wasserstoff erhält man durch Absorption von nach den angegebenen Methoden gereinigtem Gas mit Palladium (vgl. weiter unten) und Zersetzung des Palladiumwasserstoffes bei höherer Temperatur. Auch die Bildung und Wiederzersetzung von Natriumhydrür ist benutzt worden.

Von anderen Methoden der Wasserstoffdarstellung ist von Wichtigkeit die Einwirkung von Alkalilaugen auf Zink (Zinkstaub) oder Aluminium, es bilden sich Zinkate oder Aluminate. Diese Methoden werden vielfach benutzt, wenn man den gebildeten Wasserstoff nicht als solchen gewinnen will, sondern mit ihm im Entstehungszustand (status nascendi) Reduktionen ausführen will (vgl. den Artikel „Reduktion"). Recht brauchbar ist für diese Zwecke auch die aus Zink, Aluminium und Kupfer bestehende, pulverisierbare Devardasche Legierung.

Durch Einwirkung von Wasser auf unedle Metalle entsteht Wasserstoff. Die Alkalimetalle reagieren schon bei gewöhnlicher Temperatur lebhaft; Demonstrationsversuch. (Auch mit Natrium nicht ungefährlich, da bei manchen Natriumsorten aus noch unbekannter Ursache Explosionen auftreten. Besser ist die Benutzung von Natriumamalgam.) Natriumamalgam wird auch zu Reduktionen mit Wasserstoff im status nascendi benutzt. Erst mit Natronlauge und dann mit Quecksilberchlorid angeätzte Aluminiumspäne entwickeln mit Wasser lebhaft Wasserstoff. Bei höherer Temperatur entsteht Wasserstoff durch Einwirkung von Wasserdampf auf viele Metalle, z. B. Magnesium, Eisen (vgl. weiter unten).

4b) Die technische Darstellung von Wasserstoff hat namentlich wegen seiner Verwendung in der Luftschiffahrt in neuerer Zeit größere Bedeutung erlangt und ist ein gegenwärtig viel bearbeitetes Problem. Bei der Elektrolyse der Alkalichloride entsteht Wasserstoff als Nebenprodukt, der schon seit längerer Zeit auf 150 Atm. komprimiert in den Handel kam. Die so erzeugten Mengen reichen aber nicht mehr aus. Die von den Metallen ausgehenden Laboratoriumsmethoden sind für die Technik meist zu teuer. Von bekannt gewordenen Methoden mögen folgende erwähnt werden (vgl. B. Neumann, Lehrbuch der chemischen Technologie, Leipzig 1912, S. 28): Einwirkung von Wasserdampf auf Eisenschwamm bei 900°, mit nachfolgender Reduktion des entstandenen Eisenoxyduls mit Wassergas; flüssiges Wasser bei 300° auf Eisen in geschlossenem

Gefäß, der Wasserstoff entwickelt sich unter hohem Druck (neues Verfahren von Bergius); Einwirkung von Natronlauge auf Silicium; aus Wassergas ($C+H_2O = CO+H_2$) durch Entfernung des Kohlenoxyds mit Calciumhydroxyd bei 400°

$$(Ca(OH)_2 + CO = CaCO_3 + H_2)$$

oder durch Verflüssigung der Gase und Trennung durch fraktionierte Destillation; durch Erhitzen von Kohlenwasserstoffen auf 1100 bis 1200°; durch Explosion von komprimierten Acetylen.

Außer für die Luftschiffahrt (1000 cbm Wasserstoff haben einen Auftrieb von 1200 kg), wird Wasserstoff in der Technik verwandt zum Schweißen von Aluminium, zur Herstellung von Ammoniak nach dem Haberschen Verfahren und zum Hydrieren ungesättigter Verbindungen, z. B. der Oelsäureester in Fetten.

5. Physikalische Eigenschaften. 5a) Gasförmiger Wasserstoff. Er ist farblos, geruchlos und geschmacklos. Er besitzt von allen bekannten Gasen die geringste Dichte. 1 l wiegt bei 0° und 760 mm unter 45° Breite im Meeresniveau 0,089873 g (Morley 1896). Seine Dichte auf Luft = 1 bezogen ist 0,06952, er ist also 14,38 mal leichter als Luft. Sein Molekulargewicht ist 2,016, das Molekül besteht also aus zwei Atomen. Ein Grammolekül hat bei normalen Bedingungen ein Volumen von 22,410 l. Koeffizient der inneren Reibung für 18° in CGS-Einheiten 0,00009.

Gegenüber Aenderungen von Druck und Temperatur verhält sich Wasserstoff in Gebieten, die sich nicht allzuweit von den Normalbedingungen entfernen, sehr nahe wie ein ideales Gas (daher seine Verwendung im Gasthermometer (vgl. den Artikel „Thermometrie"). Sein Wärmeausdehnungskoeffizient beträgt: bei konstantem Volumen (Spannungskoeffizient) zwischen 0° und 100° und Drucken in der Nähe von 700 bis 1100 mm 0,003663, bei konstantem Druck von 0° bis 100° in der Nähe von 1000 mm 0,003660. Die Abweichungen vom idealen Gaszustand liegen bei gewöhnlicher Temperatur so, daß sich Wasserstoff hier gewissermaßen wie ein übervollkommenes Gas verhält, bei der Ausdehnung ohne äußere Arbeitsleistung erwärmt es sich. Erst unterhalb —80,5° zeigt er das Verhalten eines gewöhnlichen unvollkommenen Gases, indem er sich bei der Ausdehnung ohne äußere Arbeitsleistung abkühlt (Joule-Thomson-Effekt). Aus den kritischen Daten (vgl. unten) berechnet ergeben sich die Konstanten der van der Waalsschen Gleichung $a.10^5 = 386$, $b.10^6 = 977$. Spezifische Wärme bei konstantem Druck zwischen 0° und 200° 3,41. Molekularwärme bei gewöhnlicher Temperatur und konstantem Druck 6,81, konstantem Volumen 4,81. Bei höheren Temperaturen nimmt die spezifische Wärme zu. Nach Pier gilt für die mittlere spezifische Wärme zwischen 0° und 2350° bei konstantem Volumen $c_v = 4,700 + 4,5.10^{-4}t$.

Nach Langmuir soll Wasserstoff oberhalb 2100° zum Teil in Einzelatome zerfallen sein. Ueber Molekularwärmen bei tiefen Temperaturen vgl. A. Eucken, Sitz.-Berichte der Kgl. Preuß. Akad. d. Wissensch. 1912, 141. Die Nernstsche „Chemische Konstante" beträgt für Wasserstoff 1,6. Wärmeleitvermögen bei 273,1° (absol.) 3980.10^{-7} cal/cm g sec (etwa 7 mal besser als Luft). Lichtbrechungsvermögen bei 0° und 760 mm aus Vakuum für Na-Licht 1,000139. Dielektrische Konstante für 0° und 760 mm 1,000264.

Löslichkeit: Bei 18° und 760 mm lösen 1 Volumen Wasser 0,018 Volumina Wasserstoff (das Gas bei 0° und 760 mm gemessen), bei 0° 0,021; für Alkohol gilt bei 18,8° 0,074 (über Löslichkeit in Metallen vgl. weiter unten).

5b) Flüssiger und fester Wasserstoff. Wasserstoff gehört zu den am schwierigsten zu verflüssigenden Gasen. Von verschiedenen Forschern wurde beobachtet, daß bei plötzlicher Druckentlastung im stark komprimierten und gekühlten Gas Nebelbildung auftritt. Eine Verflüssigung in größeren Mengen gelang zuerst Dewar im Jahre 1898 durch Ausströmenlassen von auf — 205° gekühltem und auf 180 Atm. komprimiertem Gas. Da, wie oben erwähnt, der Joule-Thomson-Effekt erst unterhalb — 80,5° auftritt, so muß Wasserstoff, der nach dem von Linde und von Hampson zuerst angewandten Verfahren verflüssigt werden soll, erst stark gekühlt werden, am zweckmäßigsten durch flüssige Luft. Derartige Maschinen zur Wasserstoffverflüssigung sind von Travers und von Olszewski zuerst gebaut worden (ausführlich beschrieben in Travers, Experimentelle Untersuchung von Gasen, Braunschweig 1905, S. 204). In neuerer Zeit hat Nernst einen handlichen Apparat angegeben (Z. f. Elektroch. 17 735 1911).

Flüssiger Wasserstoff ist eine farblose, klare, gut tropfende Flüssigkeit. Nichtleiter der Elektrizität. Siedepunkt unter Atmosphärendruck 252,6° (= 20,6° absol.). Dichte beim Siedepunkt wenig höher als 0,07. Kritischer Druck 15 Atm., kritische Temperatur — 241°.

Läßt man flüssigen Wasserstoff bei niedrigen Drucken sieden, so erstarrt er bei 30—40 mm zu festem Wasserstoff. Der Tripelpunkt des Systems fester, flüssiger, gasförmiger Wasserstoff liegt bei — 258,9° (Heliumskala) und 49 mm. Fester Wasser-

stoff ist regulär kristallisiert. Er besitzt keine metallischen Eigenschaften.

6. **Elektrochemie.** Wasserstoff ist in seiner Hauptvalenz typisch einwertig, seine Wertigkeit gilt ja als Einheit. Die Hauptvalenz ist elektrochemisch ausgeprägt positiv. Sie kann aber auch negativ fungieren, z. B. in den Metallhydriden. Auch die Existenz des zweiatomigen Gasmoleküls deutet darauf hin. Die Verbindungstypen $\left.\begin{matrix}H\\H\end{matrix}\right\}$ Wasserstoff, bzw. $\left.\begin{matrix}H\\Cl\end{matrix}\right\}$ Salzsäure, dann $\left.\begin{matrix}H\\H\end{matrix}\right\}O$ Wasser, $\left.\begin{matrix}H\\H\\H\end{matrix}\right\}N$ Ammoniak, $\left.\begin{matrix}H\\H\\H\\H\end{matrix}\right\}C$ Methan, bildeten die Grundformen der Typentheorie.

Das Wasserstoffion $H^{\cdot}$ bildet den charakteristischen Bestandteil der wässerigen Lösungen der Säuren, Ihre „sauren Eigenschaften" sind die durch das Wasserstoffion bedingten (vgl. den Artikel „Säuren"). In geringer Konzentration findet sich das $H^{\cdot}$-Ion auch in allen anderen wässerigen Lösungen und in reinem Wasser. Es muß immer das Dissoziationsgleichgewicht $Konz._{H^{\cdot}} \times Konz._{OH'} = k$ erfüllt sein, k bei 25⁰ etwa $1{,}2 \times 10^{-14}$ (vgl. den Artikel „Wasser"). Die Ionenbeweglichkeit beträgt bei 18⁰ 315, ihr Temperaturkoeffizient 0,0154.

Das elektrochemische Normalpotential des Wasserstoffs: Wasserstoff von Atmosphärendruck in Berührung mit einer Platinelektrode, die in eine Lösung eintaucht, in der die Konzentration der $H^{\cdot}$-Ionen gleich 1 ist, wird willkürlich ${}_0\varepsilon_h = \pm 0{,}00$ gesetzt (vgl. den Artikel „Potential. Elektrochemisches Potential"). Die Ionisierungswärme (Wärmetönung beim Uebergang von gasförmigem Wasserstoff in den Ionenzustand) beträgt nach einer Berechnung Ostwalds für ein Grammäquivalent $H^{\cdot}$-Ionen —1100 cal. Die Unsicherheit der Berechnung ist nicht viel geringer, als der absolute Wert des Betrages. Man kann daher zurzeit zweckmäßigerweise diese Wärmetönung gleich 0 setzen.

Als komplexe Ionen des Wasserstoffs kann man das Ammoniumion und dessen Substitutionsderivate (Aminbasen usw.) auffassen. Man denkt sich das Wasserstoffion durch eine Nebenvalenz mit einer Nebenvalenz des Stickstoffs verknüpft, z. B. $H_3N \ldots H^{\cdot}$.

7. **Analytische Chemie.** Das ein bestimmtes Gas Wasserstoff ist, kann man an seinen physikalischen Eigenschaften, z. B. Bestimmung der Dichte mit Hilfe der Ausströmungsgeschwindigkeit nach Bunsen, an seiner Brennbarkeit und daran, daß als Verbrennungsprodukt nur Wasser entsteht, erkennen. Auf Reinheit prüft man zweckmäßig durch Ausführung einer quantitativen Analyse. Spektralanalytisch lassen sich im Geißlerrohr noch sehr geringe Mengen von Wasserstoff erkennen (Wellenlängen der Linien vgl. unten bei Photochemie).

Quantitativ bestimmt man freien Wasserstoff einmal durch Verbrennen zu Wasser, indem man ihn mit Sauerstoff oder Luft gemischt über glühendes Kupferoxyd oder Palladiumasbest leitet und das gebildete Wasser wägt. Diese Methode ist aber nur dann zweckmäßig, wenn der Gehalt des zu untersuchenden Gasgemisches an Wasserstoff sehr gering ist, wie z. B. bei der atmosphärischen Luft. Sonst benutzt man die Methoden der Gasanalyse (vgl. den Artikel „Chemische Analyse" unter C. „Gasanalyse" B. II S. 363).

Chemisch gebundener Wasserstoff wird meist, so bei der organischen Elementaranalyse, durch Ueberführung in Wasser und dessen Wägung bestimmt. Man kann auch den Wasserstoff in gasförmigen Wasserstoff überführen (Glühen mit Magnesiumpulver soll hier von allgemeiner Anwendbarkeit sein) und diesen gasvolumetrisch bestimmen.

8. **Spezielle Chemie.** 8a) Chemische Eigenschaften des freien Wasserstoffs. Wie schon oben erwähnt, zeigt Wasserstoff in erster Linie den Charakter eines positiven Elementes, er kann aber auch negativ fungieren. Dementsprechend haben wir zwei Gruppen von chemischen Eigenschaften zu unterscheiden.

α) Wasserstoff als positives Element. Hierher gehört einmal die große Neigung, sich mit negativen Elementen, vor allem Sauerstoff und den Halogenen zu verbinden und dann alles das, was man als Reduktionswirkung des Wasserstoffs bezeichnet (vgl. hierüber auch den Artikel „Reduktion" Bd. VIII S. 142).

Bei gewöhnlicher Temperatur und im Dunkeln ist Wasserstoff ein ziemlich reaktionsträger Stoff. Nur mit Fluor verbindet er sich sofort auch noch bei tiefen Temperaturen. Mit Chlor findet die Vereinigung im Dunkeln nur sehr langsam, schneller im diffusen Licht, unter Explosion bei intensiver Bestrahlung statt. Mit Brom, Jod und Sauerstoff reagiert Wasserstoff bei gewöhnlicher Temperatur auch im Licht nicht merklich. Katalysatoren, z. B. fein verteiltes Platin, können aber die Vereinigung bewirken. Bei höherer Temperatur tritt Reaktion ein, mit Sauerstoff, wenn die Gase vorher gemischt waren, unter Explosion (Knallgas). Die untere Explosionsgrenze von Wasserstoff-Luftgemischen liegt bei etwa 10%, die obere bei etwa 63% Wasserstoff. Die Flamme des in Luft brennenden Wasserstoffs ist wegen der hohen Verbrennungswärme sehr

heiß (2800 bis 2900°). Noch höher wird die Temperatur, wenn man in die Flamme reinen Sauerstoff hineinbläst (Knallgasgebläse, Drummondsches Kalklicht).

Die Vereinigung von Wasserstoff mit Stickstoff zu Ammoniak verläuft auch bei mittleren Temperaturen (einigen hundert Grad) nur sehr langsam, andererseits wird Ammoniak bei höheren Temperaturen wieder gespalten. Durch geeignete Katalysatoren und hohen Druck, der ja das Gleichgewicht zugunsten des Ammoniaks verschieben muß, konnte Haber den Vorgang der Ammoniakbildung aus Stickstoff und Wasserstoff zu einem auch technisch durchführbaren Prozeß gestalten (vgl. Ammoniak bei Stickstoff im Artikel „Stickstoffgruppe").

Mit Kohlenstoff vereinigt sich Wasserstoff bei sehr hohen Temperaturen (4000°) zu Acetylen. Die Bildung von Methan, das bei so hohen Temperaturen wieder zerfällt, erfolgt bei mittleren Temperaturen nur sehr langsam, der Vorgang kann aber durch metallisches Nickel oder Kobalt beschleunigt werden. Nickel ist überhaupt ein recht brauchbarer Katalysator, um Wasserstoff reaktionsfähiger zu machen, z. B. bei der Anlagerung von Wasserstoff an ungesättigte Kohlenstoffverbindungen und bei anderen Reduktionsvorgängen in der organischen Chemie (Sabatier).

Von den Reduktionsreaktionen des Wasserstoffs sind besonders die mit Metalloxyden wichtig, bei denen die freien Metalle entstehen. Bei gewöhnlicher Temperatur werden die Oxyde des Palladiums und des Silbers reduziert, bei höherer Temperatur die von Kupfer, Blei, Cadmium, Eisen, Kobalt, Nickel, Antimon u. a. m. Es handelt sich dabei vielfach um merklich umkehrbare Vorgänge, indem umgekehrt z. B. bei Eisen auch aus Metall und Wasserdampf Metalloxyd und Wasserstoff entsteht. Die Gleichgewichtsbedingung ist, daß bei der betreffenden Temperatur der Partialdruck des Sauerstoffs, wie er der thermischen Dissoziation des Wassers entspricht ($2H_2O \rightleftarrows 2H_2 + O_2$), der Sauerstofftension des Oxydes gleich sein muß (vgl. K. Jellinek, Physikalische Chemie der Gasreaktionen S. 710. Leipzig 1913).

In wässerigen Lösungen kann man mit gewöhnlichem Wasserstoff im allgemeinen nur wenige Reduktionsreaktionen ausführen. Die Edelmetalle wie Gold, Platin, auch Silber lassen sich aus den Lösungen ihrer Salze mit Wasserstoff erhalten, unter bestimmten Versuchsbedingungen in Form kolloider Lösungen. Bei hohem Druck und höheren Temperaturen gelingt es auch unedlere Metalle zu fällen, z. B. Kupfer.

Man kann jedoch auch hier schon unter gewöhnlichen Versuchsbedingungen den Wasserstoff durch geeignete Katalysatoren, Platin, Palladium, dies ist besonders in kolloidaler Lösung sehr wirksam (Paal), wesentlich reaktionsfähiger machen, so daß Vorgänge eintreten, die nach Lage der Reduktionspotentiale möglich sind, aber zunächst ausbleiben, z. B. die Reduktion von Chloraten, Nitraten, Pikraten (vgl. Gasanalytische Bestimmung des Wasserstoffs).

Viel reaktionsfähiger als der gewöhnliche Wasserstoff ist der sich bei irgendwelchen Vorgängen entwickelnde im „Entstehungszustand, status nascendi" befindliche (vgl. oben unter 4 „Darstellung"), der in vielen Fällen als kräftiges Reduktionsmittel wirkt. Hierher gehören wohl auch viele elektrochemische Reduktionen, bei denen der an der Kathode entwickelte Wasserstoff das eigentliche Reduktionsmittel ist. Die Ueberspannung (vgl. den Artikel „Elektrochemie") gewährt durch Wahl geeigneten Elektrodenmaterials ein Mittel, die Intensität der Reduktionswirkung zu erhöhen. Eine Erklärung für die große Reaktionsfähigkeit des Wasserstoffs im Entstehungszustand gibt die Vorstellung, daß hier unmittelbar einzelne Wasserstoffatome in Reaktion treten können, während beim gewöhnlichen Wasserstoff erst eine Aufspaltung des Moleküls erfolgen muß. Die katalytische Wirksamkeit der Metalle läßt sich im Anschluß hieran so verstehen, daß in der entstehenden Lösung von Wasserstoff in Metall, der Wasserstoff wenigstens zum Teil im einatomigen Zustand vorhanden ist (vgl. weiter unten).

Sehr reaktionsfähig ist auch Wasserstoff, der bei mittleren Temperaturen aus konzentrierter Jodwasserstoffsäure abgespalten wird. Hiervon macht man in der organischen Chemie vielfach für Reduktionszwecke Gebrauch.

β) Wasserstoff und Metalle. Mit einer Reihe von Metallen, namentlich denen der Alkali- und Erdalkalireihe bildet Wasserstoff wohl charakterisierte Verbindungen, Hydrüre oder Hydride. Diese bilden sich bei mittleren Temperaturen aus den Elementen, werden aber bei höheren Temperaturen wieder gespalten (Genaueres bei den einzelnen Metallen).

In vielen Metallen ist Wasserstoff löslich, unlöslich in Cd, Tl, Zn, Pb, Bi, Sn, Sb, Ag, Au. Die Lösungen bilden sich, wenn man die Metalle bei höheren Temperaturen mit Wasserstoff zusammenbringt. Im Vakuum wird das Gas wieder abgegeben. Manche Metalle, namentlich Palladium, aber auch Platin kann man auch bei gewöhnlicher Temperatur dadurch mit Wasserstoff beladen, daß man sie in wässerigen Lösungen kathodisch polarisiert (aus wässerigen Lösungen elektrolytisch abgeschiedene Metalle enthalten vielfach Wasserstoff, z. B. Eisen).

Als Kathoden in einem Entladungsrohr angewandt absorbieren viele Metalle Wasserstoff.

Mit der Löslichkeit geht das Diffusionsvermögen des Wasserstoffs durch Metalle parallel. So wandert Wasserstoff bei höheren Temperaturen z. B. durch Platin, Eisen, Palladium hindurch, während andere Gase nicht durchgelassen werden. Die Metalle können als halbdurchlässige Wände benutzt werden. Auch bei gewöhnlicher Temperatur kann Wasserstoff durch die Metalle diffundieren, wie man durch Potentialmessungen an der anderen Seite an kathodisch polarisierten Elektroden feststellen konnte.

Genauer untersucht ist die Löslichkeit von Wasserstoff in Kupfer, Eisen, Kobalt, Nickel und Platin von Sieverts (vgl. Z. f. Elektrochemie 16 707 1910). Es wurde gefunden, daß die Konzentration des gelösten Wasserstoffs proportional der Quadratwurzel des Druckes im Gasraum war. Daraus kann man schließen, daß der Wasserstoff als einatomiges Molekül gelöst ist.

Sehr beträchtliche ist die eingehend untersuchte Löslichkeit von Wasserstoff in Palladium (vgl. den Artikel „Rutheniumgruppe" unter c) „Palladium" Bd. VIII S. 526). Auch hier muß man annehmen, daß wenigstens ein Teil des Wasserstoffs einatomig gelöst ist.

Ueber die chemischen Eigenschaften des Wasserstoffions vgl. den Artikel „Säuren" Bd. VIII, S. 760.

Von den Verbindungen des Wasserstoffs soll hier nur das Wasserstoffsuperoxyd behandelt werden. Ueber Wasser vgl. den besonderen Artikel. Alle übrigen Verbindungen sind bei den betreffenden Elementen zu suchen.

8b) Wasserstoffsuperoxyd, Wasserstoffperoxyd, Hydroperoxyd, H_2O_2. *α*) Bildung und Vorkommen. Da Wasserstoffsuperoxyd auf Wasser und Sauerstoff als Ausgangsstoffe bezogen eine endotherme Verbindung ist, so muß bei höheren Temperaturen das Gleichgewicht $2H_2O + O_2 \rightleftarrows 2H_2O_2$ nach der Seite des Wasserstoffsuperoxyds verschoben sein. Dementsprechend bildet sich Wasserstoffsuperoxyd immer dann, wenn Gemische von Wasserdampf und Sauerstoff oder Luft, oder auch Wasserdampf allein, aus dem primär durch thermische Dissoziation Wasserstoff und Sauerstoff entsteht, auf sehr hohe Temperaturen gebracht werden, z. B. dadurch, daß man sie gegen einen Lichtbogen, eine Funkenstrecke oder den glühenden Stift einer Nernstlampe bläst. Auch in einer Wasserstoff-Sauerstoffflamme bildet sich Wasserstoffsuperoxyd. Da aber bei mittleren Temperaturen, bei denen die Reaktionsgeschwindigkeit noch relativ groß ist, das Gleichgewicht aller Wahrscheinlichkeit nach so liegt, daß ihm nur ganz minimale Konzentrationen von Wasserstoffsuperoxyd entsprechen, so muß man eine möglichst schroffe Abkühlung der hocherhitzten Gase bewirken, um noch einigermaßen nachweisbare Mengen des Superoxydes mit in die Temperaturgebiete hinüberzuretten, in denen es wegen der geringen Zersetzungsgeschwindigkeit praktisch beständig ist (vgl. die analogen Verhältnisse bei der Bildung des Stickoxydes aus Stickstoff und Sauerstoff im Artikel „Stickstoffgruppe" unter a) „Stickstoff"). So kann man in einer Wasserstoffflamme gebildetes Superoxyd erhalten, wenn man diese gegen ein Eisstück brennen läßt. Die Mengen, die man nach diesen Methoden bekommen kann, sind aber im allgemeinen sehr gering, doch besteht vielleicht die Möglichkeit, sie zu vergrößern, so daß auch eine technische Anwendung denkbar ist.

Aus Wasser entsteht Wasserstoffsuperoxyd durch Bestrahlung mit ultraviolettem Licht oder auch mit Radiumstrahlen, wie man annimmt, nach der Gleichung $2H_2O$ $H_2O_2 + H_2$, doch nur in minimaler Menge, da umgekehrt Superoxyd durch die gleichen Einflüsse weitgehend in Wasser und Sauerstoff gespalten wird. Auch die Bildung von Wasserstoffsuperoxyd aus Wasserdampf und Sauerstoff bei ultravioletter Bestrahlung ist nachgewiesen worden. Auf diese Weise könnten möglicherweise in höheren Schichten der Atmosphäre die kleinen Wasserstoffsuperoxydmengen entstanden sein, die man im Schnee und im Regen findet, doch wäre hier auch die Bildung aus dem Wasserstoff der Atmosphäre, durch Autoxydation (vgl. unten) denkbar.

Durch Einwirkung dunkler elektrischer Entladungen auf Knallgas soll Wasserstoffsuperoxyd in relativ erheblichen Mengen entstehen.

Bei vielen Autoxydationen, d. h. Oxydationsvorgängen, die durch Sauerstoff bei gewöhnlicher Temperatur bewirkt werden, ist das Auftreten von Wasserstoffsuperoxyd nachgewiesen worden, wenn sie sich bei Gegenwart von Wasser vollziehen, z. B. beim Schütteln von Metallen etwa Zink oder Aluminium mit Luft und Wasser. Durch Zusatz von Erdalkalihydroxyden kann man das gebildete Wasserstoffsuperoxyd binden, sonst wirkt es weiter auf die Metalle oxydierend ein. Auch die Bildung von Wasserstoffsuperoxyd bei der langsamen Oxydation des Phosphors gehört hierher. Nach der Theorie der Autoxydation von Engler und Bach bildet sich bei allen diesen Vorgängen primär immer Wasserstoffsuperoxyd oder superoxydartige Verbindungen (vgl. den Artikel „Oxydation" unter 6 „Autoxydation" Bd. VIII S. 400). Als Autoxydationsvorgang ist auch die Entstehung von Wasserstoffsuperoxyd in der Nähe der Kathode bei der Elektrolyse verdünnter Schwefelsäure aufzufassen. Der

entwickelte Wasserstoff wird durch den im Elektrolyten gelösten Sauerstoff, der aus der Luft stammen oder auch von der Anode herandiffundieren kann, autoxydiert.

Eine Bildung von Wasserstoffsuperoxyd durch direkte anodische Oxydation nach der Gleichung $2OH' + 2(+) = H_2O_2$ erfolgt nur sehr schwierig. Seine Bildung bei Elektrolyse von Kalilauge zwischen Platinelektroden bei tieferen Temperaturen (—40°) kann man aber wohl so erklären. In sekundärer Reaktion entsteht es an der Anode bei der Elektrolyse von Schwefelsäure aus der primär gebildeten Ueberschwefelsäure.

β) Darstellung. Zur technischen Darstellung des Wasserstoffsuperoxydes (im Laboratorium stellt man es kaum her) benutzt man, soweit es bekannt geworden ist, zurzeit meist die Superoxyde der Alkalien und Erdalkalien und zwar in erster Linie Bariumsuperoxyd (vgl. den Artikel „Berylliumgruppe (Barium)", Bd. I, S. 949). Dies wird mit Schwefelsäure, Salzsäure oder Kohlensäure zersetzt, z. B. $BaO_2 + H_2SO_4 = H_2O_2 + BaSO_4$. Bariumsulfat oder Karbonat scheiden sich sofort ab, das Barium im Bariumchlorid wird mit Natriumsulfat gefällt. Man arbeitet in verdünnter wässeriger Lösung und erhält so das gewöhnliche dreiprozentige Wasserstoffsuperoxyd des Handels. Dies enthält immer irgendeinen Zusatz, meist Phosphorsäure oder auch organische Säuren (Harnsäure), um es haltbarer zu machen. Man kann auch elektrolytisch hergestellte Perkarbonate oder Perborate mit Wasser zersetzen, um verdünntes Wasserstoffsuperoxyd zu erhalten.

Konzentriertere Präparate werden durch Umsetzung von Natriumsuperoxyd mit Schwefelsäure, Abscheidung des Natriumsulfats und Destillation im Vakuum dargestellt: Perhydrol von Merck mit 30% H_2O_2. Es ist sehr rein, enthält keinen fremden Zusatz, um es vor Zersetzung zu schützen wird es in mit Paraffin ausgegossenen Flaschen aufbewahrt. Es ist darin praktisch unbegrenzt haltbar.

Verdünnte Wasserstoffsuperoxydlösungen lassen sich auch auf dem Wasserbad durch Eindampfen bis zu etwa 67% konzentrieren, vorausgesetzt, daß sie ganz frei von allen zersetzend wirkenden Bestandteilen (siehe unten) sind, dabei entstehen aber ziemliche Verluste durch reichliches Entweichen von Superoxyd mit den Wasserdämpfen. Noch höher konzentrierte Lösungen bis zu etwa 74% erhält man durch Extraktion mit Aether und Verdunsten desselben. Die weitere Konzentration erreicht man durch wiederholte fraktionierte Destillation im Vakuum. Man kann dabei auch von dem gewöhnlichen dreiprozentigen oder besser dem Perhydrol ausgehen. Man erhält schließlich bei 65 mm zwischen 84° und 85° 99,5 prozentiges Superoxyd. Ganz wasserfrei im kristallisierten Zustand erhält man es durch Animpfen einer auf —8° bis —10° gekühlten, 80 bis 90prozentigen Lösung mit einer Probe, einer 95 bis 96-prozentigen Lösung, die durch Abkühlen in einem Gemisch von Aether mit festem Kohlendioxyd zum Erstarren gebracht wurde. Das Arbeiten mit hochprozentigem Wasserstoffsuperoxyd erfordert große Vorsicht. Schon durch geringfügige Ursachen kann es zur stürmischen sich bis zur Explosion steigernden Zersetzung kommen (vgl. unten).

γ) Physikalische Eigenschaften. Reines wasserfreies Wasserstoffsuperoxyd ist bei gewöhnlicher Temperatur eine syrupöse Flüssigkeit. d^0_4 1,4584. Schmelzpunkt —2°. Es läßt sich weitgehend unterkühlen. An der Luft verdampft es langsam schon bei gewöhnlicher Temperatur. Siedepunkt: bei 21 mm 62,8°, bei 47 mm 80,2°. Brechungsexponent n_D^{20} 1,406. Dielektrische Konstante 92,8. In dicker Schicht läßt es eine schwach blaue Farbe erkennen. Den elektrischen Strom leitet es besser als Wasser.

Mit Wasser, Alkohol, Aether ist es in jedem Verhältnis mischbar. Das Molekulargewicht, nach der Gefrierpunktsmethode in verdünnter wässeriger Lösung bestimmt, entspricht der Formel H_2O_2.

Bildungswärme: aus den Elementen $H_{2\,\text{gasf.}} + O_{2\,\text{gasf.}} = H_2O_{2\,\text{flüss.}} + 46{,}84$ Kal., aus Wasser und Sauerstoff $H_2O_{\text{flüss.}} + O_{\text{gasf.}} + aq = H_2O_{2\,\text{gelöst}}$ —23,06 Kal.

δ) Chemisches Verhalten. Wasserstoffsuperoxyd besitzt einmal die Eigenschaften einer allerdings außerordentlich schwachen Säure, vor allem ist es aber dadurch charakterisiert, daß es sehr leicht nach der Gleichung $H_2O_2 = H_2O + O$ Sauerstoff abgeben, also kräftig oxydierend wirken kann. Andererseits reagiert es aber auch mit anderen kräftigeren Oxydationsmitteln unter Bildung von freiem Sauerstoff: $H_2O_2 + O = H_2O + O_2$, es kann also auch reduzierend wirken.

Wasserstoffsuperoxyd als Säure. In wässeriger Lösung ist es in die Ionen $H^{\cdot}$ und HO_2' dissoziiert. Der Dissoziationsgrad ist allerdings sehr gering. Die Dissoziationskonstante ist bei 25° $2{,}4 . 10^{-12}$. In ätherischer Lösung entwickelt Wasserstoffsuperoxyd mit Natrium, Kalium, Calcium Wasserstoff unter Bildung von Verbindungen, die als Salze des Wasserstoffsuperoxyds aufzufassen sind. Weitere Beweise für seine Säurenatur sind u. a. die Tatsache, daß auf Zusatz von Wasserstoffsuperoxyd zu verdünnter Natronlauge keine Aenderung des Gefrierpunktes eintritt, weil infolge der Salzbildung keine Aenderung der Zahl der gelösten Moleküle stattfindet, dann daß der

Teilungskoeffizient zwischen Wasser und Aether auf Zusatz von Alkalien ebenfalls infolge der Salzbildung abnimmt.

Aus Wasserstoffsuperoxyd und Basen bekommt man die als Salze des Wasserstoffsuperoxydes aufzufassenden Superoxyde der betreffenden Metalle. Sind diese, wie die des Calciums, Bariums, Cadmiums, Zinks schwer löslich, so erhält man die entsprechenden Fällungen. In manchen Fällen, z. B. beim zweiwertigen Mangan oder Blei, erhält man nicht die entsprechenden Superoxyde $\overset{II}{Mn}O_2$ und $\overset{II}{Pb}O_2$, sondern das Metall wird oxydiert und man bekommt die allerdings auch als Superoxyde bezeichneten Verbindungen $\overset{IV}{Mn}O_2$ und $\overset{IV}{Pb}O_2$, die aber nicht mehr den Charakter von Salzen des Wasserstoffsuperoxyds haben, da mit Säuren dieses nicht wieder daraus entsteht (über diese beiden Klassen von Superoxyden vgl. den Artikel „Oxyde" unter 1e Bd. VII S. 406).

Wasserstoffsuperoxyd als sauerstoffabgebende Verbindung. Dem chemischen Gleichgewicht nach ist Wasserstoffsuperoxyd eine bei gewöhnlicher Temperatur in merklicher Konzentration nicht existenzfähige Verbindung und sollte eigentlich freiwillig in Wasser und Sauerstoff zerfallen. Die Zersetzung erfolgt aber bei Innehaltung bestimmter Vorsichtsmaßregeln außerordentlich langsam, so daß es, wie oben geschildert, möglich ist, hochprozentige Präparate zu erhalten. Der Zerfall kann aber durch mannigfaltige Ursachen stark beschleunigt werden. Schon Kratzer in einer Platinschale, Berührung mit einer matten Glasfläche, Zugabe scharfkantigen pulverigen Materials bewirkt bei hochprozentigem Wasserstoffsuperoxyd lebhafte Zersetzung. Bei höherer Temperatur tritt schon durch geringfügige Ursachen dieser Art Explosion ein. Spezifische Katalysatoren, die auch verdünnte Lösungen lebhaft zersetzen, sind Superoxyde, wie Bleisuperoxyd, Mangansuperoxyd, dann Silberoxyd, fein verteilte Metalle, wie Platin, Osmium, Silber, kolloidal gelöste Metalle. Schon schwach alkalische Reaktion erhöht die Zersetzungsgeschwindigkeit erheblich. Daher der konservierende Zusatz von Säuren zu dem in alkaliabgebenden Glasgefäßen aufbewahrten gewöhnlichen dreiprozentigen Wasserstoffsuperoxyd. Viele Schwermetallverbindungen wirken ebenfalls zersetzend.

Genauer untersucht ist die durch kolloidales Platin bewirkte katalytische Zersetzung (Bredig). Die Abhängigkeit der Zersetzungsgeschwindigkeit von der Konzentration entspricht einer Reaktion erster Ordnung (vgl. den Artikel „Chemische Kinetik" Bd. II S. 519). Die Katalyse durch kolloidales Platin kann durch eine Reihe von Stoffen aufgehoben, vergiftet werden, z. B. durch Blausäure, Quecksilberchlorid, Schwefelwasserstoff, Kohlenoxyd, Phosphor, Arsenwasserstoff, im geringeren Grade auch durch Anilin, Brom, Salzsäure u. a. m. Eine frisch mit Wasserstoff behandelte kolloidale Platinlösung wirkt nicht sofort katalytisch. Man beobachtet eine Inkubationszeit. Man erklärt dies durch die Annahme, daß an der Oberfläche der Platinteilchen sich erst eine Sauerstoffadsorptions- oder eine Oxydschicht bilden muß, der die eigentliche katalytische Wirksamkeit zukommt. Aehnlich wie Platin- wirken auch kolloidale Gold- und Iridiumlösungen und auch mit fein verteiltem Platin überzogene (platinierte) Platinbleche. Blankes Platin wirkt erst zersetzend, verliert aber allmählich diese Fähigkeit. Durch Ausglühen wird sie wieder hergestellt. An Quecksilberoberflächen tritt unter bestimmten Bedingungen eine eigentümliche rhythmische Katalyse ein. Es bildet sich nach Bredig und v. Antropoff primär eine Haut von Quecksilbersuperoxyd (HgO_2), die bei Gegenwart von Alkali spontan in Quecksilber und Sauerstoff zerfällt.

Jodide katalysieren die Zersetzung des Wasserstoffsuperoxyds wahrscheinlich über eine intermediäre Bildung von Hypojodit nach den Gleichungen 1. $H_2O_2 + J' = H_2O + JO'$; 2. $H_2O_2 + JO' = H_2O + O_2 + J'$. In saurer Lösung wird kein Sauerstoff in Freiheit gesetzt, sondern Jod ausgeschieden 1. wie eben 2. $JO' + 2H^{\cdot} + J' = H_2O + J_2$.

Von tierischen und pflanzlichen Organismen werden Enzyme (Katalasen) erzeugt, die die Zersetzung des Wasserstoffsuperoxyds katalysieren, z. B. findet sich im Blut die Hämase, andere Katalasen in der Hefe, der Milch usw.

Mit oxydierbaren Stoffen reagiert Wasserstoffsuperoxyd vielfach sehr energisch. So werden brennbare Stoffe durch konzentriertes Wasserstoffsuperoxyd entflammt. Kräftig oxydierend wirken auch Mischungen von Perhydrol mit konzentrierter Schwefelsäure. In verdünnter wässeriger Lösung ist das Superoxyd namentlich bei Gegenwart von Alkali oder Ammoniak als Oxydationsmittel recht brauchbar. Man benutzt es z. B. vielfach in der analytischen Chemie.

Bekannte Vorgänge, bei denen Wasserstoffsuperoxyd als Reduktionsmittel wirkt, sind die Einwirkung auf Kaliumpermanganat in saurer Lösung, wobei in quantitativer Reaktion Manganosalz und Sauerstoff entsteht, dann die Einwirkung von Ferricyankalium in alkalischer Lösung, es bildet sich Ferrocyankalium und Sauerstoff. Superoxyde wie Mangansuperoxyd und Bleisuperoxyd werden bei Gegenwart von Säuren ebenfalls reduziert.

Vom elektrochemisch thermodyna-

mischen Standpunkt aus ist Wasserstoffsuperoxyd ausführlich behandelt worden. Eine eingehende Schilderung würde hier zuweit führen, es sei auf die Darstellung von E. Baur in Abegg Handbuch der anorganischen Chemie Bd. II[1] (1908) S. 90 verwiesen. Man hat ein Reduktions- und ein Oxydationspotential zu unterscheiden, das erste würde dem reversibel gedachten Elektrodenvorgang $H_2O_2 + 2(+) \rightleftarrows O_{2\,\text{gasf.}} + 2H^{\cdot}$, das zweite dem Vorgang $2H_2O + 2(+) \rightleftarrows H_2O_2 + 2H^{\cdot}$ entsprechen. Zum ersten gehört das Normalpotential (vgl. den Artikel „Potential. Elektrochemisches Potential" 5a Bd. VIII S. 1086) $_0\varepsilon_h = + 0{,}66$ V., zum zweiten $_0\varepsilon_h = + 1{,}80$ V.

Außer den schon oben angeführten Salzen sind als Derivate des Wasserstoffsuperoxyds eine Reihe von als Persäuren bezw. deren Salze bezeichnete Verbindungen zu nennen. So die Sulfomonopersäure (Caro sche Säure), Perborate, Perkarbonate, Perchromsäuren und Perchromate, Perphosphorsäuren, Perameisensäure, Peressigsäure u. a. m. Eine allgemein anwendbare Methode zur Herstellung solcher Verbindungen ist die Einwirkung von 100prozentigem Wasserstoffsuperoxyd auf die betreffende Säure, deren Anhydrid oder Chlorid. Andere Derivate des Wasserstoffsuperoxyds sind die Peroxyde mancher sauerstoffhaltiger organischer Stoffe, die sich zum Teil durch Autoxydation bilden, z. B. beim gewöhnlichen Aethyläther.

Zu erwähnen ist dann noch die Fähigkeit des Wasserstoffsuperoxyds Anlagerungsverbindungen zu bilden. So sind z. B. vor kurzem die als Ammoniumperoxyde bezeichneten Verbindungen $NH_4 . O_2H$ und $(NH_4)_2O_2$ beschrieben worden. Auch an organische Verbindungen, z. B. Harnstoff, kann sich Superoxyd anlagern. Manche Stoffe kristallisieren mit Kristallwasserstoffsuperoxyd.

ε) Analytische Chemie. Qualitativ läßt sich Wasserstoffsuperoxyd, wenn es nicht in zu geringer Konzentration vorliegt, an der mit geeigneten Katalysatoren stürmisch einsetzenden Sauerstoffentwickelung erkennen. Man verwendet meist ein Kobaltosalz bei Gegenwart von Alkali, wirksam ist das sich alsbald bildende Kobaltihydroxyd. Kleine Mengen lassen sich an der Bildung der blauen Perchromsäure erkennen, die mit einem Chromat bei Gegenwart von verdünnter Schwefelsäure erfolgt. Durch Ausschütteln mit Aether, in dem die Perchromsäure sehr viel leichter löslich ist, kann die Reaktion wesentlich empfindlicher gestaltet werden. Sehr empfindlich ist auch die Reaktion mit Titansulfat in schwefelsaurer Lösung, es tritt eine auch bei sehr geringer Konzentration deutlich sichtbare Gelbfärbung auf, die auf der Bildung von Pertitansäure TiO_3, aq beruht. Noch empfindlicher soll eine Probe mit Ferricyankalium und Eisenchlorid sein, es bildet sich Berlinerblau, daß die Lösung erst grün und dann blau färbt. Mit Ozon oder Stickstoffdioxyd kann diese Reaktion nicht eintreten (wichtig für die Unterscheidung).

Die quantitative Bestimmung des Wasserstoffsuperoxyds geschieht entweder durch Titration mit Permanganat in schwefelsaurer Lösung, dann jodometrisch, indem man das aus einer angesäuerten Jodkaliumlösung frei gemachte Jod titriert, oder gasvolumetrisch durch Umsetzung mit überschüssigem Permanganat oder Natriumhypobromit und Messen des entwickelten Sauerstoffs.

9. **Photochemie.** Das gewöhnlich in einem Entladungsrohr beobachtete Spektrum des Wasserstoffs besteht aus vier hellen charakteristischen Linien, eine im Rot H_α, eine im Blau H_β und zwei im Violett H_γ und δ. Die Wellenlängen in $\mu\mu$ sind H_α 656,304, H_β 486,149, H_γ 434,060, H_δ 410,185. Dann existiert noch eine weniger intensive im Violett (97,025), eine Anzahl im Ultraviolett und einige im Ultrarot. Diese Linien bilden ein ausgezeichnetes Beispiel einer Serie, sie lassen sich nach Balmer mit weitgehender Genauigkeit durch die Formel $\gamma = 364{,}720 \dfrac{n^2}{n^2 - 4}$ ausdrücken. Für n ist darin die Reihe der ganzen Zahlen von 3 an zu setzen. Außer diesem Hauptspektrum gibt es noch ein zweites schwieriger zu bekommendes, das besonders eine große Zahl von Linien im Gelb enthält.

Auf die Bildung von Chlorwasserstoff aus Wasserstoff und Chlor im Licht wurde schon hingewiesen. Genaueres über diese klassische photochemische Reaktion in den Artikeln „Fluorgruppe", „Chlor" und „Photochemie". Der Einfluß ultravioletter Bestrahlung auf die Bildung und Zersetzung des Wasserstoffsuperoxyds wurde ebenfalls schon oben angeführt. Erwähnt mag hier noch werden, daß man eine Zeitlang glaubte, Wasserstoffsuperoxyd sende eine auf die photographische Platte wirksame Strahlung aus. Es hat sich jedoch herausgestellt, daß die beobachtete Wirkung auf Superoxyddämpfe zurückzuführen ist. Die Pseudoradioaktivität mancher Metalle ist ebenfalls auf durch Autoxydation gebildete Wasserstoffoxydämpfe zurückzuführen.

Literatur. ***Abegg,*** *Handbuch der anorganischen Chemie Bd. I[1]. 1908.* — ***Gmelin-Kraut,*** *Handbuch der anorganischen Chemie Bd. I[1]. 1907.*

Friedrich Flade.

Wasserversorgung der Pflanzen.

1. Wassergehalt. 2. Transpiration: a) Messung. b) Physikalisches. c) Spaltöffnungen. d) Regulation. e) Verschiedenheit des Transpirationvermögens. f) Biologische Bedeutung. 3. Wasseraufnahme. 4. Wasserleitung. 5. Wasserausscheidung: a) Guttation. b) Bluten. c) Wurzeldruck. d) Blutungsdruck außerhalb der Wurzel. e) Die ausgeschiedenen Flüssigkeiten. f) Biologische Bedeutung. g) Mechanik der Ausscheidung. 6. Mechanik der Wasserhebung: a) Uebersicht der Leistungen und der Kräfte. b) Vitalistische Hypothese des Saftsteigens. c) Physikalische Hypothese (Kohäsionstheorie): α) Physikalische Grundlegung. β) Vorkommen negativer Spannungen im Wasser der Leitbahnen. γ) Entstehung von Saugkräften und ihre Größe. δ) Luftgehalt der Leitbahnen. 7. Mechanik der Wasseraufnahme: a) Die Umgebung der Wurzel. b) Aktive Wurzelsaugung. c) Passive Wurzelsaugung. 8. Energieaufwand bei der Wasserversorgung. 9. Rückblick über die Mechanik der Wasserversorgung.

1. Wassergehalt. Der lebende Pflanzenkörper besteht immer zu einem großen Teil aus Wasser, das nicht nur die Hohlräume der Zellen erfüllt, sondern auch als Imbibitionswasser die Zellwände durchtränkt. Beim Austrocknen schrumpfen die Membranen, ohne daß lufterfüllte Poren in ihnen zurückbleiben. Die Imbibition des Wassers beruht also auf Quellung, d. h. auf der Auseinanderdrängung der festen Membranteilchen durch das eindringende Wasser, und die Menge des imbibierten Wassers kommt in der Volumzunahme der Membran zum Ausdruck. Der Wassergehalt vollkommen gequollener verholzter Zellhäute beträgt nach Sachs (1882) 50 Volumprozente oder 30 Gewichtsprozente der lufttrockenen Membran; in Zellulosehäuten ist er sehr wechselnd und mitunter viel höher; sehr gering ist er in kutinisierten und verkorkten Membranen. Saftige Gewebe bestehen zu 90 und mehr Gewichtsprozent aus Wasser.

2. Transpiration. Lebende wie tote Pflanzenteile geben, solange sie nicht lufttrocken sind, an eine nicht dampfgesättigte Atmosphäre dauernd Wasser in Dampfform ab. Dieser Verdunstungsvorgang am Pflanzenkörper wird als Transpiration bezeichnet.

2a) Die Transpirationsgröße wird quantitativ ermittelt durch Wägung der Pflanze oder des Pflanzenteils. Wenn man dafür sorgt, daß der Topf oder das Gefäß, das die Pflanze enthält, kein Wasser abgibt, kann jeder Gewichtsverlust als durch Wasserverlust verursacht angesehen werden. Auch das verdampfte Wasser kann (etwa durch $CaCl_2$, P_2O_5, H_2SO_4) gesammelt und gewogen werden (Literatur bei Burgerstein). Im Freien ermittelt Cannon die Wasserabgabe durch Ueberdecken der Pflanze mit einer Glocke von bekanntem Inhalt, in der die Zunahme der Luftfeuchtigkeit an einem Hygrometer abgelesen wird; die absolute Menge des gebildeten Dampfes läßt sich dann berechnen. — Wenn nicht die absolute Größe der Transpiration ermittelt werden soll, tut die von Stahl (1894) angegebene, wegen ihrer Anschaulichkeit auch für Demonstration unentbehrliche Kobaltpapiermethode sehr gute Dienste; mit Kobaltsalz getränktes Filtrierpapier ist getrocknet hochblau und färbt sich, wenn es Wasserdampf kondensiert, in blaßrosa um; kleine Stücke solchen Papiers, unter Glasplatten auf Blätter aufgelegt, zeigen durch die Geschwindigkeit der Verfärbung die Ausgiebigkeit der Transpiration an. Kleine Hygroskope (aus Horn oder aus Pflanzenorganen), die auf die Blätter aufgesetzt werden, hat Fr. Darwin verwendet (1897).

Eine erwachsene Sonnenblume verdunstet nach Hales (1727) in einem Tag 0,85 kg Wasser, in 140 Tagen verbraucht sie nach F. Haberlandt (1877) 66 kg. Eine große Birke mit 200000 Blättern verbraucht nach den Berechnungen von v. Höhnel (1879) an vereinzelten sehr heißen Sommertagen 400 kg, an kalten regnerischen Tagen 8 bis 10 kg, in 90 Sommertagen durchschnittlich 63,8 kg im Tag; eine 115jährige Buche verdunstet während 90 Sommertagen durchschnittlich 74,7 kg im Tag.

2b) Physikalisches. Die Transpiration beruht auf der Entbindung von Dampf aus gequollenen Zellhäuten — denn das Plasma und der Zellsaft sind ja der Luft nicht frei zugänglich — und setzt sich so lange fort, als die Dampfspannung des Wassers in der Membran höher ist als in der Luft.

In wassergesättigten Zellhäuten ist der Dampfdruck nicht geringer als in reinem Wasser; mit dem Austrocknen der Membran, wie es beim Welken eintritt, wird die Dampftension niedriger und damit die Transpiration geringer. Bei gleicher Temperatur von Membran und Luft hört die Dampfabgabe aus einer gesättigten Zellwand erst auf, wenn die Luft dampfgesättigt ist; eine etwas ausgetrocknete Membran ist schon mit ungesättigter Luft im Gleichgewicht. Ungesättigte Zellhäute nehmen aus Luft mit höherer Dampfspannung als sie selbst haben umgekehrt Wasser auf bis zum Gleichgewicht der Spannungen (vgl. K. Müller 1909). Ist die Temperatur der Membran höher als die der Luft, so vermag sie im gesättigten Zustand auch an dampfgesättigte Luft Dampf abzugeben.

Die Verdunstung des Wassers verlangt dauernde Zufuhr von Wärme. Im Dunkeln kühlt sich die transpirierende Pflanze unter die Temperatur der ungesättigten Luft ab, und nun kann dauernd Wärme aus der Atmosphäre in die Pflanze fließen und die Transpiration unterhalten. Erwärmt sich die Pflanze selber durch Atmung, so kann sie im Dunkeln auch in gesättigter Luft transpirieren. Im Licht setzt sich die von der Pflanze absorbierte strahlende Energie größtenteils in Wärme um; deshalb wird die Transpiration durch diffuses Licht und noch mehr durch direkte Sonnenbestrahlung sehr gefördert. Umgekehrt wird durch ausgiebige Transpiration eine starke Erwärmung der Pflanze im Licht verhindert (vgl. unten).

2c) Spaltöffnungen. Stark quellbar und deshalb wohl transpirationfähig sind

die unmittelbar an die freie Atmosphäre grenzenden Zellhäute fast nur bei Algen, Pilzen, Flechten, Moosen. Die höheren Landpflanzen mit höherer Gewebegliederung besitzen zumeist an den oberirdischen Organen Hautgewebe, deren Membranen sämtlich oder soweit sie nach außen gewendet sind sehr wenig Wasser enthalten und deshalb schwach transpirieren. An den Blättern und an den jungen Achsenorganen ist es die Epidermis (Oberhaut) mit der kaum quellbaren Kutikula, an älteren Achsenteilen das Periderm, der Kork, dessen Zellhäute nicht quellen. Die Epidermis ist aber stellenweise durchbrochen durch die Spaltöffnungen (Stomata, Fig. 1), d. h. spaltförmige Poren zwischen einem Paar charakteristisch geformter „Schließzellen" (vgl. darüber den Artikel „Gewebe der Pflanzen"). Diese Durchbohrungen stellen die Verbindung zwischen der Außenluft und dem lufterfüllten Netz der Zwischenzellräume (Interzellularen) her. Den Zellhäuten, die an die innere, interzellulare Atmosphäre des Pflanzenkörpers grenzen, geht eine Kutikula in den meisten Fällen ab, sie können also reichlich Dampf abgeben, solange die Binnenluft nicht ganz dampfgesättigt ist, und eine vollkommene Sättigung wird durch den Verkehr mit der Außenluft erschwert. Der Dampf entweicht dauernd aus den Spaltöffnungen, und diese „stomatare" Transpiration pflegt bedeutend ausgiebiger zu sein als die „kutikulare", die sich an den ganz oberflächlichen aber wasserarmen Epidermismembranen vollzieht. Die Transpiration der beiden Seiten eines Blattes kann deshalb weit verschieden sein, wenn nur die eine Seite (in den allermeisten Fällen die Unterseite) Spaltöffnungen besitzt (Literatur bei Burgerstein).

Die Entbindung von Wasserdampf ist in allernächster Nähe der feuchten Fläche immer ein Diffusionsvorgang und bleibt das auch bis auf größere Entfernung, wenn die Luft vollkommen ruhig ist. Die Geschwindigkeit der Verdunstung hängt dann ab von dem Gefälle der Dampfspannung, und dieses wieder ist bedingt durch den Unterschied zwischen dem Druck des Dampfes an der verdunstenden Fläche und dem im umgebenden Raum einerseits und durch die Entfernung zwischen den Punkten größter und kleinster Spannung andererseits. Bei reiner Diffusion breitet sich der Dampf seitlich von der Wasserfläche ebenso aus wie in vertikaler Richtung, die Flächen gleicher Spannung sind deshalb in einiger Entfernung von der kreisförmig angenommenen Wasserfläche ungefähr Halbkugeln (Fig. 2) und der Radius der Halbkugel, auf der die Tension des Dampfes im umgebenden Raum, also der Nullpunkt des Druckgefälles erreicht ist, der Radius der Dampfkuppe (Renner 1910) ist um so größer, je größer die Wasserfläche ist. Das Druckgefälle ist also um so steiler, je kleiner die Dampf abgebende Fläche ist. So kommt es, daß innerhalb gewisser Grenzen die Verdunstung proportional ist nicht dem Flächenraum, sondern den linearen Dimensionen der verdunstenden Fläche, und daß eine kleine Fläche auf der Flächeneinheit mehr verdunstet als eine große; auch die Form der Flächen ist nicht gleichgültig.

Diese physikalischen Beziehungen machen die zunächst erstaunliche Ausgiebigkeit der

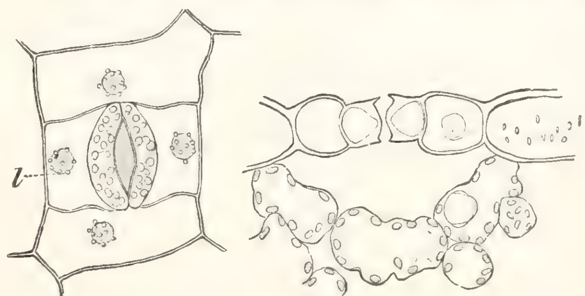


Fig. 1. Epidermis der Blattunterseite von Tradescantia virginica. A von außen; in der Mitte die zwei Schließzellen. B im Querschnitt; unter der Spalte zwischen den Schließzellen ein großer Zwischenzellraum (die „Atemhöhle"), der mit den schmäleren Interzellularräumen zwischen den chlorophyllführenden Parenchymzellen in Verbindung steht. Aus Lehrbuch d. Botanik f. Hochschulen.

stomataren Transpiration verständlich, wie Brown und Escombe (1895) dargetan haben. Die Zahl der Spaltöffnungen ist wohl oft sehr bedeutend, nicht selten 300 auf 1 qmm

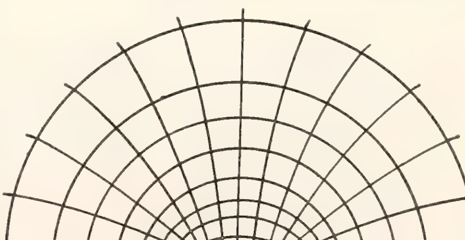


Fig. 2. Diffusionslinien und Kuppenbildung bei Diffusion aus einer kreisrunden Oeffnung. Nach Brown und Escombe.

Blattfläche (in Ausnahmefällen 700, bei Kohl, oder nur 8 bis 22, bei Tradescantia). Aber die Weite des einzelnen Spaltöffnungsporus ist sehr gering; besonders weite Stomata haben der Hafer (0,038 : 0,008 mm) und

Tradescantia zebrina (0,031 : 0,012 mm), zu den kleinsten gehören die des Kürbis (0,006 : 0,003 mm). Die Gesamtfläche aller Spaltöffnungen ist deshalb nur ein kleiner Teil der ganzen Blattoberfläche. Eben wegen ihrer geringen Größe läßt aber die einzelne Spaltöffnung verhältnismäßig sehr viel Dampf diffundieren. Die Epidermis wirkt wie eine sehr dünne, vielfach durchbohrte Platte, die in sehr geringer Entfernung über dem transpirierenden Mesophyll ausgespannt ist, und die Größe und Verteilung der Durchbohrungen ist derart günstig, daß die Diffusion fast ebenso vonstatten gehen kann, wie wenn die Platte überhaupt nicht vorhanden wäre. Der Vergleich gilt aber nur unter der Annahme, daß auch beim Fehlen der Epidermis die Luft über dem Mesophyll bis zur selben Entfernung so ruhig gehalten werden könnte, wie sie es unter der Epidermis ist. Sobald nämlich durch Konvektion Massenströmungen auftreten, wird der langsame, regelmäßige Spannungsabfall gestört, das Gefälle vergrößert und die Verdunstung beschleunigt. Konvektionströmungen in der Luft sind im Freien infolge von Temperaturunterschieden immer vorhanden, auch bei Windstille. Die Verdunstung ist deshalb dem Radius statt der Fläche nur so lange proportional, als kleine Flächen vorliegen. Die Wirkung der Epidermis ist also vorzugsweise die, daß sie die trockene Atmosphäre in einiger wenn auch geringer Entfernung von den feuchten Zellwänden des Mesophylls hält und das Diffusionsgefälle nicht zu steil werden läßt. Die theoretisch zu berechnende Diffusionskapazität der Epidermis ist mindestens so groß wie die beobachtete Transpiration; Diffusion reicht demnach aus, um die austretenden Dampfmengen aus dem Blatt zu bringen, es müssen dabei keine Massenströmungen in den Interzellularen mitwirken.

In welcher Weise die Größe der stomataren Transpiration von der Luftfeuchtigkeit und von der Temperatur der Pflanze abhängig ist, ergibt sich ohne weiteres daraus, daß sie den Charakter eines Diffusionsvorganges hat. Die Diffusionsgeschwindigkeit ist proportional der Differenz zwischen dem Dampfdruck im Blattinneren und dem Druck in der Atmosphäre. In den Interzellularen können wir ungefähr die Spannung des gesättigten Dampfes annehmen; bei gleicher Temperatur von Pflanze und Luft ist die Transpiration also proportional dem Sättigungsdefizit der Luft, wenn wir dieses definieren als Differenz zwischen der in der Luft gegebenen Dampfspannung und dem Druck des bei der gleichen Temperatur gesättigten Dampfes. Erhöht sich die Temperatur der Pflanze durch Bestrahlung über die der Atmosphäre, so steigt die Transpiration entsprechend der Erhöhung der Dampftension in den Interzellularen. Luftbewegungen steigern die Transpiration dadurch, daß sie die Hülle feuchter Luft dauernd von der Oberfläche der Pflanze entfernen und durch trockene Luft ersetzen, wodurch das Spannungsgefälle vergrößert wird. Ob außerdem durch Wind die Binnenluft in merkbare Bewegung versetzt wird und auf diese Weise trockene Luft ins Blattinnere gerät, ist nicht bekannt.

2d) Regulation. Innerhalb der Grenzen, die durch die unveränderlichen Strukturen der Pflanze und durch die physikalischen Bedingungen gezogen sind, wird die Transpirationsgröße weitgehend verändert und reguliert durch die Tätigkeit der Spaltöffnungen, die sich mitunter bis zu völligem Schluß verengern können (Fig. 3; vgl. vor allem Mohl 1856, Schwendener 1882, Leitgeb 1886, Stahl 1894, Fr. Darwin 1897 und 1911, Lloyd 1908). Schluß der Spalten tritt, manchmal in wenigen Minuten, rein passiv ein beim Welken, wenn die Schließzellen ihren Turgor verlieren; denn geöffnet ist der Porus, wenn die Schließzellen stark turgeszent sind. Außerdem sind die Schließzellen vor allem durch das Licht beeinflußbar. Weite Oeffnung tritt nur in hellem Licht ein, Verdunkelung ruft Verengerung hervor. Bei heiterem Wetter öffnen sich die Stomata am frühen Morgen und erreichen die größte Spaltweite, die nicht lange beibehalten wird, um Mittag herum, zwischen 11 und 3 Uhr; in direktem Sonnenlicht öffnen sie sich weiter als in diffusem Licht (Darwin). Früher oder später nach Mittag beginnt die Verengerung, und bei Sonnenuntergang ist die geringste Spaltweite erreicht, die während der Nacht erhalten bleibt. An trüben, windigen Tagen bleiben die Spalten oft ganz geschlossen (Darwin), bei sehr heißem, trocknem Wetter können sie sich infolge des Welkens schon früh am Morgen (von 9 Uhr an) wieder schließen (Balls 1911, Lloyd 1913). Der Schluß der Spalten bei Nacht ist nicht allgemein zu finden, sogar die Fähigkeit, die Stomata beim Welken zu schließen, fehlt manchen Pflanzen.

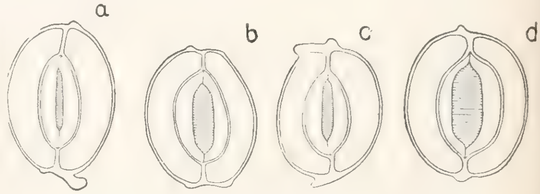


Fig. 3. Spaltöffnungen der Pfingstrose (Paeonia officinalis) mit verschieden weit geöffneter Spalte. Nach Renner.

Der Zusammenhang zwischen Transpirationsgröße und Spaltweite ist noch nicht oft quantitativ studiert worden (Renner 1910, Darwin und Pertz 1911), aber trotz gegenteiligen Behauptungen (Lloyd 1908, Leclerc du Sablon 1913) sicher vor-

handen. Natürlich darf man von den Spaltöffnungen nicht Unmögliches verlangen. Die physiologische Regulation der Verdunstung durch Verengerung und Erweiterung der Stomata muß innerhalb des physikalisch Möglichen bleiben, und bei starker Erwärmung des Blattes z. B. kann der Fall eintreten, daß gleichzeitige Spaltenverengerung die Transpirationszunahme nicht zu verhindern vermag. Selbst wenn es öfter vorkommen sollte, daß bewegungsfähige Spaltöffnungen sich noch nicht schließen, wenn im Blattgewebe der Wassergehalt schon deutlich abnimmt (Stahl, Lloyd 1912, 1913), ist damit noch nichts gegen die außerordentliche Bedeutung der Spaltöffnungen für den Wasserhaushalt gesagt. Maximale Wasserfülle der transpirierenden Teile ist tagsüber nicht möglich (vgl. unten), und die Spaltöffnungen brauchen erst dann regulierend einzugreifen, wenn die Turgorverminderung ein gefährliches Maß erreicht. Bei vollkommenem Spaltenschluß ist die stomatare Transpiration aufgehoben und nur die kutikulare bleibt erhalten.

Theoretisch ist die Abhängigkeit der Diffusionskapazität von der Spaltweite bei Brown und Escombe und bei Renner (1910) erörtert.

Den Oeffnungszustand der Stomata hat man verhältnismäßig selten durch mikroskopische Beobachtung an der lebenden Pflanze studiert (Kohl 1886, Lloyd 1913); wegen der geringen Durchsichtigkeit selbst dünner Blätter ist das nicht leicht. Gewöhnlich mißt man die Spaltweite an dünnen Flächenschnitten. Eine ganze Gruppe von Methoden betrachtet die Wegsamkeit der Spaltöffnungen für Flüssigkeiten, wie die Infiltrationsmethode von Molisch, und für Gase, wie das von Darwin und Pertz angegebene „Porometer". Dieses einfache, wertvolle Instrument gibt mit einem Schlag über das mittlere Verhalten einer großen Zahl von Spaltöffnungen Aufschluß, während die mikroskopische Messung durch das ungleichmäßige Verhalten der einzelnen Stomata sehr erschwert ist.

2e) Verschiedenheit des Transpirationvermögens. Um unter gleichen Außenbedingungen die Transpirationsgröße verschiedener Objekte vergleichen zu können, ist es nötig den Wasserverlust in der Zeiteinheit auf gleiche Flächen zu beziehen, also etwa auf die Maßeinheit der Dampf abgebenden Oberflächen (meistens der Blätter); über Unterschiede in der Transpirationsgröße vgl. den Artikel „Xerophyten"; eine Vergleichung verschiedener Objekte für Demonstrationszwecke gibt Clapp. Man könnte natürlich unter Umgehung der Flächenangaben die verdunsteten Wassermengen geradeso in linearen Werten ausdrücken, wie es bei der Registrierung von Verdunstungs- und Niederschlagsmengen üblich ist, doch ist das bis jetzt noch kaum geschehen.

Will man das spezifische Transpirationsvermögen verschiedener Pflanzen vergleichen, die sich nicht am selben Ort und zur selben Zeit beobachten lassen, so muß der Wasserverlust der Flächeneinheit auf gleiche Außenbedingungen zurückgeführt werden. Mit einem Schlag bekommt man über die Wirkung aller Faktoren, die für die Verdunstungskraft der Atmosphäre maßgebend sind (Bestrahlung, Lufttemperatur, Luftfeuchtigkeit und Luftbewegung) Aufschluß durch Beobachtung des Dampfverlustes einer freien Fläche reinen Wassers. Das Verhältnis zwischen dem Wasserverlust der Pflanze und dem einer Wasserfläche, beide auf die Flächeneinheit bezogen, ist dann der allgemein anwendbare Maßstab, der zu verschiedener Zeit und an verschiedenem Ort ausgeführte Transpirationsbestimmungen vergleichbar macht. Das Verhältnis Pflanze zu Wasser ist immer kleiner als 1. Mit freiem Wasser ist nicht handlich zu arbeiten. Es ist deshalb eine große Zahl von Verdunstungsmessern (Evaporimetern, Atmometern; vgl. eine Literaturzusammenstellung von Livingston in Plant World 1911) konstruiert worden, in denen das Wasser aus einem festen porösen Stoff verdunstet, z. B. aus unglasiertem Porzellan oder aus Fließpapier. Um allgemein vergleichbare Daten zu erhalten, ist es nötig anzugeben, wie die Verdunstung des Instrumentes sich zu der freien Wassers verhält.

Das Transpirationvermögen der meisten Pflanzen ist nicht zu allen Zeiten des Tages das gleiche; es ist nur an die Tätigkeit der Spaltöffnungen zu erinnern. Um die Veränderungen, die Regulationen des Transpirationvermögens quantitativ zu bestimmen, ist ein physikalisches Vergleichsinstrument nötig, das in seinem Energieaustausch mit der Atmosphäre die Eigentümlichkeiten der zu beobachtenden Pflanze hat. Als ein Instrument, das mit dem Verhalten typischer Laubblätter recht nahe Uebereinstimmung zeigt, hat sich ein Verdunstungsmesser mit dunkelbrauner Porzellanröhre erwiesen (Livingston 1911, Bot. Gaz. 52); weißes Prozellan absorbiert weniger Energie als die Blätter, geschwärztes mehr.

Bei solchen Studien genügt es die Gesamttranspiration einer Pflanze zu vergleichen mit der Verdunstung des Instruments; das Verhältnis zwischen beiden Größen (Pflanze zu Apparat) hat Livingston (1906) als relative Transpiration bezeichnet. Aenderungen der relativen Transpiration weisen auf Regulationen in der Pflanze hin, weil das Verdunstungsvermögen des Apparates ja gleich bleibt. Tatsächlich nimmt bei Topfpflanzen an sonnigen Tagen die relative

Transpiration beträchtlich ab zu einer Zeit, wenn die absolute Transpiration infolge der Zunahme der Lufttemperatur und der Bestrahlung noch steigt (Livingston 1906). Das Transpirationsvermögen der Pflanze muß also durch irgendeine Regulation herabgesetzt worden sein.

Der genannte Autor bestreitet (Bot. Gaz. 5. 3. 1912), daß die Regulation ausschließlich oder auch nur zur Hauptsache physiologischer Art sei, auf Verengerung der Spaltöffnungen zurückzuführen sei. Er denkt an eine physikalische Regulation in dem Sinn, daß die transpirierenden Zellwände mit zunehmender Verdunstungsgröße von ihrem Quellungswasser verlieren („incipient drying") und damit die Dampfspannung unter die des reinen Wassers sinkt. Die quantitativen Verhältnisse liegen aber noch nicht so klar, daß man über diesen Punkt sicher urteilen könnte. — Jedenfalls verdient der von Livingston geschaffene Begriff der relativen Transpiration viel mehr Beachtung als er bis jetzt gefunden hat.

Auch die Kobaltpapiermethode hat Livingston (1913) angewandt, um das Transpirationvermögen und seine Aenderungen zu studieren. Die Geschwindigkeit, mit der ein Stück Kobaltpapier in Berührung mit dem Blatt einer Pflanze sich verfärbt, wird verglichen mit dem Verhalten eines Stückes von demselben Papier, das in 1 mm Abstand von einem Stück wassergetränkten Fließpapiers sich befindet. Die Verdunstung ist dabei umgekehrt proportional der zur Verfärbung nötigen Expositionszeit, und der Flächenfaktor ist ausgeschaltet, so daß unmittelbar das Verhältnis zwischen der Transpiration des Blattes und der Verdunstung des freien Wassers zum Vorschein kommt. Dieses Verhältnis nennt Livingston transpiring power; es ist entsprechend der Spaltöffnungsweite um Mittag am größten, bei Nacht am kleinsten.

2f) Biologische Bedeutung. Daß völlige Vermeidung der Transpiration unmöglich ist, wurde schon erwähnt. Die Transpiration ist aber bei starker Sonnenbestrahlung auch ein wichtiges Mittel zur Unschädlichmachung des absorbierten Lichtes (vgl. vor allem Brown und Escombe 1905 und Stahl 1909). Ohne den bei der Verdunstung stattfindenden Wärmeverbrauch muß die Pflanze sich so weit erwärmen, daß sie durch Strahlung ebensoviel Wärme emittiert als sie Energie absorbiert, und dabei kommen (z. B. an lufttrockenen Flechten, vgl. den Artikel „Xerophyten") Temperaturen zustande, die für die meisten Pflanzen tödlich sind. Auch bei ausgiebiger Transpiration kann sich auf Ceylon die Temperatur der Blätter noch um 15° über die der Luft erhöhen (O. M. Smith 1909), aber bei schwach transpirierenden Fettpflanzen (Sukkulenten) ist die Erwärmung noch viel bedeutender; so fand Askenasy (1875) bei einer Lufttemperatur von 28° die Gewebetemperatur eines fleischigen Sempervivum zu 52°, also um 24° höher als die der Luft, dagegen stark transpirierende Blätter von Gentiana nur um 7° wärmer als die Luft. — Außerdem spielt die Transpiration eine wichtige Rolle bei der Versorgung der Pflanzen mit Aschenstoffen; diese werden mit dem Bodenwasser in hoher Verdünnung aufgenommen und durch den Transpirationstrom viel rascher als es durch Diffusion möglich wäre zu den oberirdischen Organen geführt, wo die verdünnte Salzlösung durch Verdunstung konzentriert wird.

3. Wasseraufnahme. Das Wasser, das durch die Transpiration der in der Luft befindlichen Teile verloren geht, muß stetig oder wenigstens zeitweise ersetzt werden. Durch die transpirierende Oberfläche selbst erfolgt die Wasseraufnahme normalerweise fast nur bei solchen Thallophyten (vor allem Flechten und Moosen), die das Austrocknen ertragen oder an dauernd sehr feuchten Orten leben. Bei den übrigen Landpflanzen sind an den in die Luft ragenden Teilen die oberflächlichen Hautgewebemembranen, die wenig Wasser imbibieren und deshalb wenig transpirieren, auch recht wenig befähigt Wasser von außen aufzunehmen. Und zu den gut quellbaren Zellhäuten, die die Zwischenzellräume begrenzen, wird dem Wasser durch die Interzellularenluft der Weg versperrt. Welke Blätter mit schwacher Kutikula nehmen allerdings, wenn sie benetzt werden, beträchtliche Mengen Wasser auf (vgl. z. B. Delf 1911). Aber die dauernd fließende Quelle der Feuchtigkeit ist doch für die allermeisten Pflanzen der Boden, nicht die Atmosphäre, in der tropfbares Wasser oft lange Zeit fehlt. Dementsprechend besitzen die typischen Landpflanzen im Boden besondere Aufnahmeorgane, die Wurzeln, deren dauernd wasserreiche Oberflächenmembranen dem Wasser leichten Durchtritt gewähren und zugleich durch ihre Lage im feuchten Substrat der Verdunstung entzogen sind.

Gemessen wird die Wasseraufnahme an bewurzelten Pflanzen wie an abgeschnittenen Pflanzenteilen mit Hilfe von Apparaten, die unter dem Namen Potetometer in vielerlei Form im Gebrauch sind (vgl. Fig. 4). Die Pflanze wird mit der Wurzel oder der Schnittfläche luftdicht in ein Gefäß mit Wasser eingesetzt, und an einer wassergefüllten Glaskapillare wird abgelesen, wieviel Wasser aus dem Gefäß verschwindet, also in die Pflanze übertritt.

4. Wasserleitung. Von der Wurzeloberfläche tritt das Wasser durch das lebende Rindenparenchym in die Gefäße (Tracheen und Tracheiden; vgl. den Artikel „Gewebe der Pflanzen"), in denen es durch den Stamm bis in die Nerven der Blätter aufsteigt. Hier tritt es wieder ins Parenchym aus und gelangt zu den verdunstenden Ober-

flächen; ebenso entnimmt die Stammrinde den Gefäßen so viel Wasser, als sie durch Verdunstung verliert.

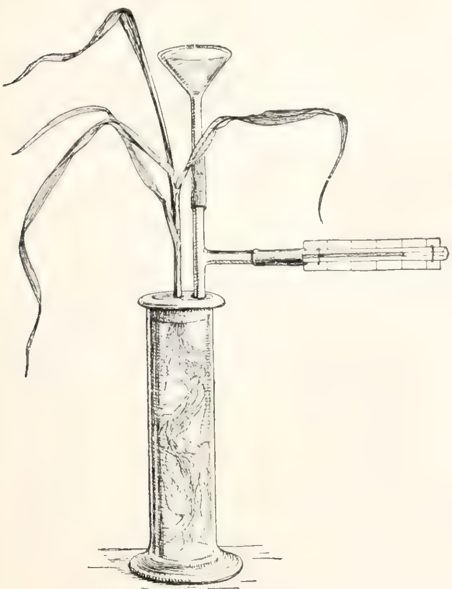


Fig. 4. Potetometer. Nach Jost.

Daß die Rinde an der Wasserleitung nicht oder in verschwindendem Maß beteiligt ist, zeigt der alte Ringelschnitt (Literatur bei Moebius 1907). Man kann einem Baum einen Rindenring bis aufs Holz nehmen, ohne die Blätter zum Vertrocknen zu bringen; das Wasser steigt also im Holz. Sehr anschaulich kann man die Fortbewegung des Wassers in den Gefäßbündeln und im Holz dartun durch Darbietung von Farbstofflösungen an die Schnittflächen abgeschnittener Pflanzenteile; von der Schnittfläche her sieht man den Farbstoff in den Gefäßen zu den Blattnerven sich fortbewegen. Das Wasser hält sich dabei in den Höhlungen der Gefäße und bewegt sich durch die gequollenen Gefäßwände, die Sachs (1879) für den ständigen Weg des Wassers hielt, nur dann, wenn es genötigt ist aus einem Gefäß in ein anderes oder in Parenchym überzugehen. Werden nämlich die Gefäßlumina durch Paraffin, Gelatine usw. verstopft (seit Elfving, 1882, oft wiederholt), oder werden die Gefäße auch nur durch Klemmen stellenweise verschlossen (Kohl 1885), so welken die Blätter, weil ihnen nicht mehr genug Wasser zugeführt wird. Die Bewegung des Wassers im Holz vollzieht sich deshalb auch viel langsamer in der Quer- als in der Längsrichtung (bei der Eibe z. B. ist das Verhältnis 1 : 1000), weil auf derselben Strecke im ersten Fall viel mehr Gefäßwände mit ihren hohen Filtrationswiderständen durchwandert werden müssen als im zweiten (Strasburger 1891, Ewart 1905). Im Holzkörper der Bäume ist immer der jüngste Jahrring an der Wasserleitung am meisten beteiligt, nach innen nimmt das Leitungsvermögen des Holzes ab. Mitunter ist ein augenfälliger Unterschied zwischen den äußersten Jahrringen, dem Splint, und den älteren Ringen, dem Kern, zu beobachten insofern, als im Kernholz die Gefäße durch „Thyllen“ und Gummi ausgefüllt und auch ihre Wände verändert sind; solche Verkernung (z. B. bei der Eiche) hebt die Leitfähigkeit ganz auf.

Die Geschwindigkeit des Wasseraufstiegs in lebhaft transpirierenden Pflanzen läßt sich bei sorgfältiger Kritik an abgeschnittenen Stämmen mit Hilfe von Farbstofflösungen ermitteln. Sicherer ist die Darbietung von Lithiumsalzen an die Wurzeln; das Lithium wird von den Wurzeln leicht aufgenommen und die Höhe, die es nach einiger Zeit mit dem Transpirationsstrom erreicht hat, ist in der Weise ausfindig zu machen, daß man die Pflanze rasch in Stücke zerlegt und die einzelnen Teile spektroskopisch auf das leicht nachweisbare und sonst in der Pflanze fehlende Lithium prüft (Sachs 1878). Der Transpirationstrom durchläuft nach solchen Messungen in einer Stunde nicht selten 1 bis 2 m (Sachs), sogar 6 m bei Kürbis, Zaunrübe (Strasburger 1891), 6 bis 10 m bei Eucalyptus (Ewart 1910).

5. Wasserausscheidung. 5a) Guttation. Im allgemeinen ist die Wasserleitung von der Transpiration abhängig, d. h. es wird so viel Wasser zu den in die Luft ragenden Teilen geführt, als diese in Dampfform verlieren. Zeitweilig, wenn die Verdunstung durch hohe Luftfeuchtigkeit gehemmt ist, also vor allem bei Nacht, bewegt sich aber das Wasser trotzdem noch in solcher Menge zu den Blättern, daß es in Tropfenform austritt. So findet man häufig am Morgen an

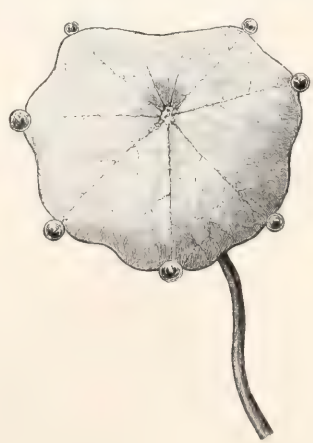


Fig. 5. Blatt der Kapuzinerkresse (Tropaeolum majus) mit ausgeschiedenen Wassertropfen. Aus Lehrbuch der Botanik f. Hochsch. Nach Noll.

den Blattspitzen der Gräser, an den Blattzähnen von Fuchsia, Alchemilla, Tropaeolum (Fig. 5), in Gewächshäusern auf den Blattflächen von Ficus-Arten klare Wassertropfen, die bei Abnahme der Luftfeuchtigkeit verdunsten und nicht wieder ersetzt werden, bevor die Luft wieder sehr feucht wird. Man hat diese Ausscheidung tropfbaren Wassers als Guttation bezeichnet (Burgerstein), die Organe der Ausscheidung als Hydathoden (Haberlandt). Diese sind meistens Wasserspalten (de Bary), d. h. Spaltöffnungen (mit oft unbeweglichen Schließzellen), die zu den Wasserbahnen in Beziehung treten; seltener sind sie haarartig (vgl. unten).

Die Wasserspalten treten entweder einzeln oder in Gruppen von 10 bis 100 auf. Unter den Spalten (Fig. 6) stoßen die Gefäße in die Interzellularen und verläßt das Blattgewebe dann durch die Spalten. An abgeschnittenen Stengeln kann man deshalb die Wasserspalten der Blätter zu ausgiebiger Guttation dadurch veranlassen, daß man Wasser in die Schnittfläche einpreßt. Aktive Ausscheidungsarbeit wird von dem Gewebe unter den Wasserspalten nicht geleistet; denn Vergiftung dieser Gewebe hemmt die Guttation nicht (Haberlandt 1894, Spanjer 1898), und wenn die Blattränder mitsamt den Wasserspalten abgeschnitten werden, wird das Wasser aus den angeschnittenen Gefäßen ausgepreßt. Die Wasserspalten sind also (nach Spanjer sämtlich) „passive Hydathoden" (Haberlandt).

5b) Bluten. Zu der Guttation aus passiven Hydathoden hat die allernächste Beziehung die weit verbreitete Wasser-

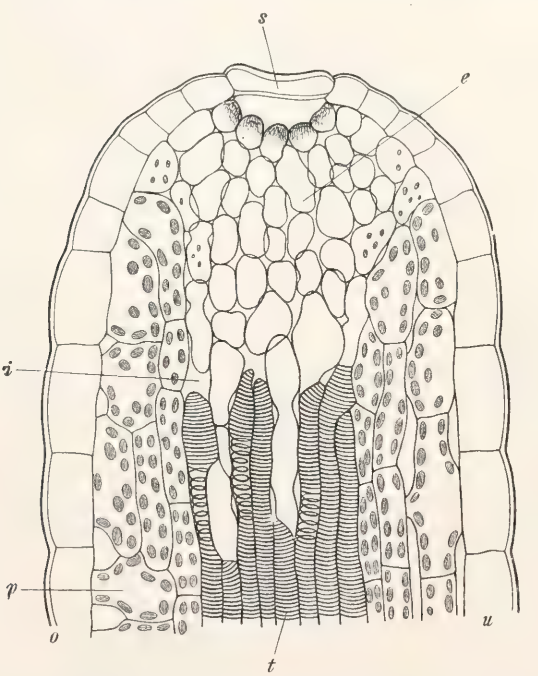


Fig. 6. Längsschnitt durch die Hydathode eines Blattzahnes von Primula sinensis. t Tracheiden der Leitbündelendigung, e Epithem (kleinzelliges, chlorophyllfreies Gewebe), i Zwischenzellräume, s die eine Schließzelle der Wasserspalte längsgetroffen. Nach Haberlandt.

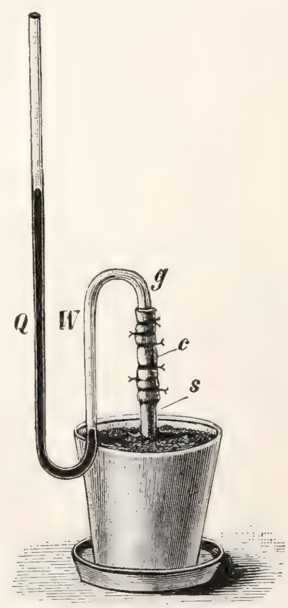


Fig. 7. Blutender Stumpf der Georgine (Dahlia variabilis) mit Quecksilbermanometer. s Stumpf, c Kautschukschlauch, g Glasröhre, darin W Wasser und Q Quecksilber. Aus Lehrbuch. Nach Noll.

unmittelbar an Zwischenzellräume, anstatt von einer lückenlosen Parenchymscheide eingefaßt zu sein. Die Wasserausscheidung aus den Wasserspalten beruht darauf, daß das Wasser in den Gefäßen der Blattnerven unter Druck gerät und an den Orten geringsten Widerstandes, nämlich da, wo die Parenchymscheiden der Leitbündel unterbrochen sind, austritt; es gelangt zunächst ausscheidung aus Wunden von Stämmen und Stengeln. Weinstock, Birke, Ahorn usw. „bluten" oder „tränen" im Frühjahr aus Wunden, die das Holz treffen, und auch zahllose krautige Pflanzen, wie Sonnenblume, Bohne, Dahlie bluten aus den Stümpfen, wenn nach gutem Begießen der Stengel abgeschnitten wird, also die verdunstenden Flächen zur Hauptsache beseitigt werden

(vgl. vor allem Wieler 1893). Das Bluten ist nur möglich bei reichlicher Wasserzufuhr zur Wurzel, es unterbleibt also, wenn der Boden trocken ist oder wenn die Wasseraufnahme durch gelöste, osmotisch wirksame Stoffe, die von der Wurzel nicht eingelassen werden, erschwert ist. Es fällt aber besonders kräftig aus, wenn die Pflanze vor dem Abschneiden des Gipfels trocken gehalten war und erst nach dem Köpfen begossen wird (Schaposchnikoff 1912). Die Dauer des Blutens beträgt einige Tage bis mehrere Monate. Manche Pflanzen, wie die Nadelbäume, bluten fast nie.

5c) Wurzeldruck. Durch Anbringen eines Quecksilbermanometers (Hales 1727) kann man dem Ausfluß des Blutungssaftes einen Widerstand entgegenstellen (Fig. 7), und dann zeigt es sich, daß die Auspressung von Saft auch bei bedeutendem Gegendruck fortdauert. Wenn der Gegendruck des Quecksilbers das Bluten zum Stillstand bringt, hat der „Blutungsdruck" (Pfeffer), den die Pflanze aufbringen kann, die größte Höhe erreicht. Dieser Druck beträgt bei krautigen Pflanzen mitunter ½ Atmosphäre, bei der Rebe bis zu 1½ Atmosphären, bei Birken bis 2,7 Atmosphären. Der Blutungsdruck wird augenscheinlich von den Wurzeln entwickelt, die Wasser in die Gefäße einpressen, er tritt als Wurzeldruck auf. In dem Maß, wie das Wasser im Stamm in die Höhe gepreßt oder der Wasserausfluß durch Quecksilberdruck erschwert wird, gerät der Gefäßinhalt der Wurzeln unter Druck. Bei seiner mitunter beträchtlichen Größe ist der Wurzeldruck imstande das Wasser im Stamm weit in die Höhe zu treiben, er vermag also auch das Guttieren unverletzter Blätter zu verursachen, und die Guttation aus Wasserspalten ist wohl in den allermeisten Fällen wirklich auf Wurzeldruck zurückzuführen, der bis zu den Blättern hinaufreicht. An tropischen Bambusen hat Molisch (1898) Guttation, die sicher auf Wurzeldruck beruhte, in 10 m Höhe über dem Boden beobachtet, und bei unserer Hainbuche und anderen Bäumen kommt es vor, daß im Frühjahr vor dem Austreiben des Laubes der Saft durch den Wurzeldruck aus den Narben der vorjährigen Blätter ausgepreßt wird (Strasburger 1891).

Außer von der Wasserzufuhr ist die Blutungstätigkeit besonders von der Temperatur abhängig; bei 0° wird mitunter noch geblutet, aber viel weniger als bei höherer Temperatur (Wieler). Der Blutungsdruck setzt deshalb im Winter oder im Frühjahr erst ein, wenn der Boden aufgetaut ist; er zeigt sich zuerst am Stammgrund und steigt dann höher und höher auf, wobei er am Grund immer größer wird. Mit der Entfaltung der Knospen, also mit der Zunahme der Transpiration, nimmt der Blutungsdruck wieder ab, und im Zustand der vollen Belaubung fehlt er bei den meisten Bäumen ganz. Während der Blutungsperiode schwankt der Druck im Lauf des Tages mehr oder weniger regelmäßig. Gegen das Ende der Periode, beim Beginn der Blattentfaltung, kann tagsüber infolge der ansehnlichen Transpiration der Druck im Holz unter den der Atmosphäre sinken, während nachts noch positiver Druck vorhanden ist; das ist auch das dauernde Verhalten der bei Nacht guttierenden Kräuter. Auf der Höhe der Blutungsperiode dagegen ist der Druck mittags, vor allem bei direkter Besonnung des Stammes, am größten, was wohl auf der thermischen Ausdehnung des Wassers beruht (Merwin und Lyon).

5d) Blutungsdruck außerhalb der Wurzel. Blutungsdruck kann wie es scheint überall im Stamm, nicht bloß in der Wurzel auftreten. Es ist kaum zu bezweifeln, daß mitunter abgetrennte mit einer Schnittfläche Wasser aufnehmende Teile aus Wunden bluten (Wieler) oder aus passiven Hydathoden guttieren (Edelstein 1902), wenn die Wasserversorgung genügend und die Transpiration gehindert ist. Weil die Wurzel fehlt, kann hier kein Wurzeldruck vorliegen. Dafür muß aber auch irgendwie, wohl durch Verstopfung von Gefäßen, die Bedingung dafür geschaffen sein, daß das Wasser eher nach oben austritt, als daß es durch die untere Schnittfläche abwärts sinkt. Auch an bewurzelten Bäumen kommt im Stamm ganz lokaler, von der Wurzel unabhängiger Blutungsdruck vor, so bei Palmen, die große Mengen zuckerreichen Blutungssaftes liefern (Molisch 1902).

Die Zellen, die beim Guttieren aus Wasserspalten und beim Bluten die Sekretion besorgen, die eigentlichen Wasserdrüsen, lassen sich während ihrer Tätigkeit nicht beobachten und sind deshalb auch nach ihrer Lage nicht genauer bekannt. Es gibt aber auch oberflächliche und deswegen der Beobachtung unmittelbar zugängliche Zellen, die guttieren. Von Thallophyten sind es vor allem viele Pilze, die aus ihren in die Luft ragenden Zellen aktiv Wasser ausscheiden (vgl. Lepeschkin 1906 über Pilobolus). Bei Blütenpflanzen sind es meistens haarartige Bildungen, Trichomhydathoden (Haberlandt). Die Bohne z. B. besitzt auf der Blattunterseite keulenförmige Drüsenhaare (Fig. 8), die im dampfgesättigten Raum auch dann noch Wasser ausscheiden,

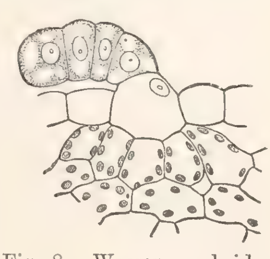


Fig. 8. Wasserausscheidendes Drüsenhaar vom Blatt der Bohne (Phaseolus). Nach Haberlandt.

wenn abgetrennte Blätter oder Blättchen mit dem Stiel in Wasser gestellt werden; die Ausscheidung hört aber auf, wenn die Haare vergiftet werden (Haberlandt 1894) oder wenn dem Blatt der Sauerstoff entzogen wird (Lepeschkin 1906). Diese Drüsenhaare können deshalb als Wasserdrüsen oder als „aktive Hydathoden" (Haberlandt) bezeichnet werden, die das Wasser aus den Binnengeweben ansaugen und aktiv auspressen, nicht einfach unter Druck stehendes Wasser durchfiltrieren lassen.

Von vielen Pflanzen hat Burck (1909) solche Wasserdrüsen beschrieben. Weiter sind hier zu nennen die Drüsenorgane der Insektivoren, deren Sekret zur Festhaltung und Verdauung von Tieren dient. Bei den Zuckersaft ausscheidenden Nektarien, die gewöhnlich drüsige Epidermisstellen mit oder ohne Wasserspalten, seltener Haare darstellen, wird entweder die Zuckerlösung aktiv als solche sezerniert, oder es wird auf der Oberfläche zunächst Zucker ausgeschieden oder gebildet, der dann auf osmotischem Wege Wasser aus den Zellen an sich zieht (Wilson 1881, Haupt 1902); die zweite Art der Wasserausscheidung ist als plasmolytische Sekretion bezeichnet worden.

In untergetauchten Wasserpflanzen, die natürlich nicht transpirieren können, kann ein Saftstrom von den Wurzeln zu den Stengelspitzen nur durch Blutungsdruck unterhalten werden. Ein solcher scheint tatsächlich allgemein verbreitet zu sein. Denn Blätter, die über das Wasser gehoben und in feuchter Luft gehalten werden, scheiden Wasser aus (Lit. bei Burgerstein), ebenso frische Schnittflächen von Stengeln (Wieler 1893). Nach Thoday und Sykes handelt es sich dabei nicht ausschließlich um Wurzeldruck; auch abgeschnittene Stengel nehmen mit der Schnittfläche Farbstofflösungen auf und befördern sie auffallend rasch zu den Spitzen. Wodurch die spitzenwärts gerichtete Bewegung bei offener Schnittfläche möglich wird, ist nicht klar. Das aufsteigende Wasser tritt an den Blattspitzen aus, und zwar durch Wasserspalten oder häufiger durch „Scheitelöffnungen", die durch Zerstörung einiger Epidermiszellen entstehen und unter denen die Gefäßbündel endigen.

5e) Das beim Guttieren oder Bluten ausgeschiedene Wasser enthält immer größere oder kleinere Mengen von gelösten Stoffen teils organischer, teils unorganischer Natur. Am geringsten ist dieser Gehalt an fester Substanz in den meisten Säften, die durch Wasserspalten ausgeschieden werden; er beträgt hier 0,001 bis 0,05 % (Literatur bei Pfeffer 1897). Beträchtliche Mengen von kohlensaurem Kalk dagegen bleiben als Rückstand des Guttationssaftes, den manche Saxifragaarten aus Wasserspalten sezernieren. Die aktiven Drüsen mancher Salzpflanzen, wie Tamarix, Statice, scheiden mit dem Wasser so viel Salze, meist Kochsalz und kohlensauren Kalk aus, daß man sie als Salzdrüsen bezeichnet (Volkens 1887, Schtscherback 1910). Die von den Sporangienträgern des Pilzes Pilobolus ausgeschiedene Flüssigkeit enthält 0,5 % mineralische Substanz (Lepeschkin 1906); 0,1 bis 0,3 % fester Substanz, vor allem Zucker und kohlensaures Kali, enthält der Blutungssaft von Sonnenblumen, Rebe usw. Bei gewissen Bäumen sind die Blutungssäfte so zuckerreich, daß sie zur Gewinnung von Zucker und zur Bereitung alkoholischer Getränke (z. B. von Palmwein) verwendet werden; der Zuckergehalt beträgt z. B. bis gegen 2 % bei der Birke, über 3,5 % beim Zuckerahorn, bis 8,8 % bei Agave americana (Literatur besonders bei Wieler). Der Nektar enthält gar 15 bis 40 % Zucker (Bonnier 1878).

Die gebluteten Mengen sind oft beträchtlich (in einem Tag bis zu 1 l beim Weinstock, 5 bis 7 l bei kräftigen Birkenstämmen, noch mehr bei Palmen), doch erreichen sie nie entfernt die durch Transpiration verbrauchten Wassermengen.

5f) Die biologische Bedeutung der Guttation (das Bluten aus Wunden ist ja nur ein pathologischer Vorgang) liegt am klarsten bei den substanzreichen Säften. In den Nektarien ist das Wasser augenscheinlich nur Träger des Zuckers, der Tieren gegenüber eine wichtige Rolle spielt; über die Bedeutung, die den Säften der Insektivoren zukommt, ist kein Wort zu verlieren; durch die Salzdrüsen entledigen sich die damit ausgestatteten Pflanzen überschüssiger, vielleicht schädlicher Salzmengen, die sie aus der Wurzel nicht haben fernhalten können. Bei den untergetauchten Wasserpflanzen, die nicht transpirieren können, ersetzt die Guttation wohl die Transpiration in dem Sinn, daß sie einen Strom von nährstoffbeladenem Wasser von den Wurzeln her durch den Pflanzenkörper führt. Verhältnismäßig unwichtig, wenn auch jedenfalls nicht bedeutungslos, ist wahrscheinlich die gewöhnliche Guttation fast reinen Wassers aus den Blättern der Landpflanzen. Die Menge des Wassers, das auf diese Weise unter Zurücklassung der Aschenstoffe die Pflanze verläßt, ist gering, und die zeitweilige Erfüllung der sonst Luft führenden Zwischenzellräume mit Wasser, die bei Blutungsdruck eintreten könnte und durch das Vorhandensein der Hydathoden verhindert wird, scheint das Mesophyll wenig zu schädigen (Lepeschkin 1902). — Daß der Blutungsdruck, soweit er nur die Gewebe mit Wasser sättigt, ohne zur Wasserausscheidung zu führen, in der Wasserversorgung eine äußerst wichtige Rolle spielt, wird unten zu erläutern sein.

5g) Die Mechanik der Wasserausscheidung hat noch keine allgemein anerkannte Deutung gefunden; unter den verschiedenen Möglichkeiten, die Pfeffer erörtert hat, ist die experimentelle Entscheidung noch nicht mit Sicherheit geglückt. Die meisten Autoren denken an vitale Arbeitsleistung unter Aufwand von Energie, die bei der Atmung frei wird. Die Verminderung des Blutens bei niederer Temperatur, das Aufhören der Guttation bei Sauerstoffentziehung und bei Narkotisierung mit Chloroform (Wieler) werden in diesem Sinn gedeutet. — Lepeschkin (1906) entwickelt eine rein physikalische Theorie, die auch mit der Wirkung der Temperatur und mit der von osmotischen Kräften im Substrat in Einklang steht. Der osmotische Druck einer Zelle ist von der Permeabilität der halbdurchlässigen Membran für Wasser und für die gelösten Stoffe abhängig;[1]) bei geringer Permeabilität für die

[1]) Vgl. dazu Antropoff, Ztschr. f. physikal. Chemie 36 1911.

gelösten Stoffe wird höherer Druck bezw. größere Wasseranziehung entwickelt als bei größerer. Ist also an verschiedenen Stellen einer Zelle die Durchlässigkeit des Plasmas verschieden, so kann auf der Seite der geringeren Permeabilität fortwährend Wasser aufgesogen, auf der Seite der größeren Durchlässigkeit Lösung ausgepreßt werden. Reines Wasser kann dabei freilich nicht austreten, aber gerade wo wir das Sekret unmittelbar nach der Ausscheidung untersuchen können, enthält die guttierte Flüssigkeit beträchtliche Mengen gelöster Stoffe. Wenn aus Wasserspalten gewöhnlich fast reines Wasser austritt, so kann die ursprünglich sezernierte Flüssigkeit in den Wurzeln konzentrierter sein und auf dem Weg zu den Blättern die gelösten Stoffe an die zu durchwandernden Gewebe verlieren.

6. Mechanik der Wasserhebung. 6a) Uebersicht der Leistungen und der Kräfte. Das Wasser muß erstens dem Boden entnommen und zweitens zu den transpirierenden Flächen befördert, d. h. in der Mehrzahl der Fälle mehr oder weniger hoch über den Boden gehoben werden. Bis jetzt hat sich die Erörterung vorzugsweise um die Hebung des Wassers von den Wurzeln zu den Blättern gedreht. Die Entfernung der obersten Blätter vom Erdboden ist mitunter recht bedeutend; von unseren Waldbäumen erreicht die Edeltanne mit 75 m die größte Höhe, die höchsten überhaupt bekannten Bäume sind Sequoia gigantea in Kalifornien und Eucalyptus amygdalina in Australien mit etwa 100 m. Die Entfernung der Wurzelspitzen vom Stammgrund ist meistens gegenüber der Stammlänge ganz geringfügig, beträgt bei starken Bäumen wenige Meter. Falls die Hebung durch eine stetige Druckabnahme von unten nach oben besorgt wird, ist also bei den höchsten Bäumen eine Druckdifferenz von mindestens 10 Atmosphären nötig. Außer dem Gewicht der Wassersäule kommen aber, weil das Wasser sich im Holz bewegt, Filtrationswiderstände in Betracht, die um so größer sind, je rascher der Verdunstungstrom läuft. Das Wasser muß ja, von der Reibung an den Gefäßwänden abgesehen, auf der ganzen Länge des Stammes zahlreiche Gefäßwände durchwandern. Die Geschwindigkeit, mit der es durch die submikroskopischen Kapillarräume der nicht zu umgehenden Membranen filtriert, bedingt deswegen auch die Strömungsgeschwindigkeit in den Lumina der Gefäße. Bei der Messung des Drucks, der nötig ist um im Holz dieselbe Filtrationsgeschwindigkeit zu erzielen wie sie bei kräftiger Transpiration beobachtet wird, sind seit Janse (1887) recht verschiedene Werte gefunden worden. Dixon findet, daß eine Wassersäule von der doppelten Höhe des Stammstückes schon genügt, nach Ewart (1905, 1910) wäre mitunter die 6 bis 10 fache Höhe erforderlich. Nach dieser extremen Schätzung der Widerstände müßte also bei einem 100 m hohen Baum eine Druckdifferenz von 100 Atmosphären zwischen unten und oben vorhanden sein, wenn das Wasser durch stetige Druckabnahme bewegt wird, nach Dixon würden 20 Atmosphären genügen.

Für die Hebungsarbeit scheinen folgende Kräfte verfügbar: der Atmosphärendruck, der Blutungsdruck, und die Saugkraft der Blätter. Die beiden ersten Kräfte wirken als Druck von unten, die dritte als Zug von oben. Der Atmosphärendruck vermag Wasser nur bis zur Höhe von 10 m zu heben, und den Transpirationsstrom könnte er nach der ungünstigsten Messung von Ewart nur 1 m in die Höhe treiben. Vom Blutungsdruck wissen wir bestimmt, daß er erstens keine allgemeine Erscheinung ist, z. B. den Nadelhölzern fast ganz fehlt, und weiter, daß er als Wurzeldruck gerade zur Zeit der stärksten Transpiration sich nicht äußert, bei krautigen Pflanzen mindestens tagsüber, bei den meisten Bäumen überhaupt in der Zeit der vollen Belaubung. Falls also ein großes Druckgefälle vorhanden ist, könnte es zur Hauptsache nur durch die Saugwirkung der Blätter erzeugt werden; davon wird unten zu reden sein.

Eine stetige, beträchtliche Druckabnahme mit der Höhe hat man aber bis jetzt in den Stämmen transpirierender Bäume nicht gefunden. Freilich hat man auch mit untauglichen Instrumenten danach gesucht, nämlich mit Manometern, die ins Holz eingebohrt oder an die frischen Schnittflächen von Zweigstümpfen angesetzt wurden.

Das Manometer, im einfachsten Fall eine wassergefüllte, in Quecksilber tauchende Röhre, wirkt im Gleichgewichtszustand wie ein geschlossenes Gefäß, aus dem das Holz nur dann Wasser entnehmen kann, wenn aus anderen Teilen des Holzes Luft austritt. Es gibt also nur den Druck an, bei dem so viel Luft aus dem Holz ausströmt als Wasser von den Gefäßen aufgesogen wird; unter diesem Druck stehen natürlich auch die Wasser aufnehmenden Gefäße, aber über den Druck in den nicht angeschnittenen Gefäßen seitlich von der Wunde bekommen wir keinen Aufschluß. Daß Manometer in verschiedenen Höhen am selben Baum gewöhnlich ganz unregelmäßig angeordnete Drucke zeigen, ist deshalb nicht zu verwundern; der Druck hängt ja u. a. von der Leichtigkeit der Luftfiltration ab, die nicht an jeder Schnittfläche gleich sein wird. Ebenso verständlich ist, daß mit der Steigerung der Transpiration, also der Wasseraufnahme, der Druck im Manometer gewöhnlich sinkt (Ewart 1907, Reinders 1913).

6b) Vitalistische Hypothese des Saftsteigens. Im Vertrauen auf die Zuverlässigkeit der Manometerbeobachtungen und auf Grund anderer Ueberlegungen sind zahlreiche Autoren zu der Ueberzeugung gekommen, daß das Wasser nicht durch ein stetiges Potentialgefälle gehoben wird,

ebensowenig durch einen mächtigen Zug von oben wie durch einen Druck von unten, sondern daß es durch kleine Druckunterschiede, mit Hilfe eines Systems übereinander stehender Pumpwerke, von Stufe zu Stufe nach oben befördert wird. Wie wir gesehen haben, können viele vielleicht alle lebenden Zellen Blutungsdruck entwickeln, Wasser auf der einen Seite ansaugen, auf der anderen ausscheiden, und so sollen nach der „vitalistischen" Hypothese des Saftsteigens die lebenden Zellen innerhalb der Leitbahnen, vor allem die Markstrahlen, das Wasser in die Höhe pumpen. Dieser Gedanke ist zuerst von Westermaier (1883) und von Godlewski (1884) ausgesprochen worden; neuerdings wird er hauptsächlich von Janse (seit 1887), Ewart und Ursprung vertreten. Die Tätigkeit der lebenden Zellen im Verein mit dem Luftgehalt der Gefäße soll das Wasser gewissermaßen gewichtlos aufgehängt halten, so daß keine Summierung des Gewichtes und des Druckes mit der Höhe zustande kommen kann (Janse).

Die Versuche, die Pumptätigkeit der Parenchymzellen unmittelbar darzutun, sind bislang erfolglos geblieben. Besonders Ewart (1907) hat sich bemüht, einseitige Wasserbewegung in abgeschnittenen blattlosen Zweigstücken aufzufinden. Nicht einmal eine Bevorzugung der Wasserfiltration in der normalen Richtung besteht; daß auch in den anatomischen Eigenschaften des Holzes eine solche Polarität nicht zum Ausdruck kommt, hat Strasburger betont.

Auf mittelbarem Weg hat man versucht durch Abtötung oder anderweitige Lahmlegung der lebenden Zellen des Holzes über eine etwaige Mitarbeit, die sie bei der Wasserhebung leisten, klar zu werden.

Die allermeisten Versuche, die in dieser Richtung bisher angestellt worden sind, versprechen aber von vornherein keine unzweideutige Antwort auf die gestellte Frage, weil sie in zu kleinen Dimensionen ausgeführt wurden. Zur Beförderung des Wassers über mehrere Meter weg reichen die physikalischen Kräfte des Atmosphärendruckes und der Blattsaugung ohne allen Zweifel aus. Wenn also die Inaktivierung der Parenchymzellen auf eine Strecke von einigen Dezimetern die Blätter noch nicht zum Welken bringt, so ist daraus noch nicht der Schluß zu ziehen, daß die lebenden Zellen wirklich unter normalen Bedingungen untätig sind. So sind die Ergebnisse von Overton (1911) zu beurteilen, der Stengelstücke bewurzelter Papyruspflanzen mit Giften abtötete und den Gipfel über den toten Teilen viele Wochen lang fortwachsen sah; die Zweifel Ursprungs (1912), daß die Stengelteile wirklich tot waren, sind ungerechtfertigt. Auch die Abkühlung von Zweigstücken auf etwa 0° scheint den Wassertransport meist nicht so weit zu erschweren, daß die Blätter welken (Kosaroff 1897, Zijlstra 1910); vereinzelte abweichende Ergebnisse von Kosaroff und von Ursprung (1906) bedürfen wohl der Nachprüfung. Eine gewisse Erschwerung der Wasserbewegung ist übrigens verständlich, weil die Zähigkeit des Wassers mit abnehmender Temperatur zunimmt; nach Ewart (1905) ist die Filtrationsgeschwindigkeit im Holz bei 0° halb so groß wie bei 25°, bei 3° halb so groß wie bei 30°.

Abtötung selbst kurzer Stengel- und Zweigstücke durch Hitze (vor allem durch heißen Dampf) oder durch sehr niedere Temperaturen (Kosaroff), hat in weitaus den meisten Fällen das Welken und Vertrocknen der über den getöteten Achsenteilen sitzenden Blätter zur Folge (Janse 1887).

Ursprung, der solche Versuche in größtem Maßstab angestellt hat (1904 bis 1912), sieht in diesem Erfolg einen sicheren Beweis für die Tätigkeit der lebenden Zellen in den Leitbahnen, Dixon (1905) und Overton (1911) dagegen sprechen sich dahin aus, daß aus den getöteten Parenchymzellen in die Gefäße gewisse Stoffe austreten, die einerseits die Leitbahnen verstopfen, andererseits in die Blätter aufsteigen und diese durch Vergiftung schädigen. Eine Einigung der Autoren über den zweiten Punkt ist noch nicht erzielt, und für die Beurteilung der Filtrationswiderstände in den getöteten Zweigen reichen die Mitteilungen von Ursprung und Dixon nicht aus. Vorläufig kann deswegen den Abtötungsversuchen sicher nicht die Beweiskraft zuerkannt werden, die Ursprung für sie in Anspruch nimmt. Wenn Ursprung findet, daß die Blätter um so rascher welken, je länger das abgetötete Stück ist, so weist das darauf hin, daß die Widerstände im getöteten Holz mit der Zeit bedeutend höher werden als im lebenden.

Viel besprochene und sehr verschieden beurteilte Abtötungsexperimente mit großen Bäumen hat Strasburger (1891 und 1893) ausgeführt. Der wichtigste Versuch ist der mit einer 22 m hohen Eiche, die abgeschnitten und in Pikrinsäurelösung gestellt wurde und dann, nachdem die (sehr giftige) Pikrinsäure bis zum Gipfel gestiegen war, noch mit Fuchsin versetzte Pikrinsäure bis zu den obersten Zweigen aufsog. Strasburger glaubte, das Fuchsin habe seinen Weg durch Holz genommen, das vorher von der Pikrinsäure abgetötet worden sei, und hielt es damit für bewiesen, daß das Wasser ohne Mitwirkung lebender Zellen im Holz weit über 10 m aufsteigen könne. Ewart (1907) fand bei ähnlichen Versuchen, daß nach der Abtötung der äußersten Jahrringe die weitere Wasserleitung in den noch lebenden nächstinneren Ringen vor sich geht. Klar zu übersehen sind die in solchen Experimenten vorliegenden Verhältnisse bis heute noch nicht. Allerdings sind schon etwas künstliche Annahmen nötig, um auch nur das Aufsteigen der zuerst gebotenen Giftlösung auf 20 m von der Tätigkeit lebender Zellen abhängig zu machen. Daß freilich das Wasser im toten Holz auch noch mit ausreichender Geschwindigkeit fortgeleitet werden kann, ist durch die Versuche Strasburgers auf keinen Fall bewiesen.

Nach den bis jetzt vorliegenden Erfahrungen leidet infolge der Abtötung der Leitbahnen deren Leitfähigkeit in kürzerer oder längerer Zeit so sehr, daß die über getöteten Achsenteilen sitzenden Blätter ihren Transpirationsverlust nicht mehr decken können. Dabei sind sicher physikalische Veränderungen beteiligt, wie Verstopfung durch kolloidale Substanzen, und nach einiger Zeit auch Thyllenbildung in den lebenden Teilen, die an das abgetötete Stück angrenzen. Ob außerdem die Ausschaltung irgendeiner vitalen Tätigkeit bei der Verminderung der Leitfähigkeit mitspielt, ist noch nicht entschieden.

6c) Physikalische Hypothese (Kohäsionstheorie). *α*) Physikalische Grundlegung. Unter den Hypothesen, die ohne die Annahme von der Beteiligung lebender Zellen innerhalb der Leitbahnen auszukommen glauben, ist physikalisch ausreichend fundiert allein die von Dixon und Joly (1894) und von Askenasy (1895) begründete Kohäsionshypothese, die seitdem vor allem von Dixon (zusammenfassende Darstellung 1909) vertreten wird. Sie ist gegenwärtig die einzige Erklärung der Wasserbewegung, die bis zu einer durchgebildeten Theorie entwickelt worden ist; sie nimmt also jetzt dieselbe Stelle ein wie vor einigen Jahrzehnten die Imbibitionstheorie von Sachs (1879), und ist auch, was gewöhnlich übersehen wird, nichts anderes als eine physikalisch korrektere Modifikation des Sachsschen Gedankens. Das Schlagwort Kohäsionstheorie rührt davon her, daß die oben genannten Autoren die Kohäsion des Wassers in die Diskussion gezogen haben. Die Zerreißungsfestigkeit des Wassers ist nämlich, wenn dieses in starre Hüllen eingeschlossen ist, theoretisch kaum geringer als die fester Körper, und experimentell ist sie zu mindestens 34 Atmosphären bestimmt worden (J. Meyer 1910); Dixon (1909) will gar 150 Atmosphären gefunden haben. Infolgedessen soll das Wasser in Form gespannter Wasserfäden an den Blättern hängen und durch die Saugwirkung der Blätter von den Wurzeln durch den Stamm bis zum Gipfel der höchsten Bäume gezerrt werden können. Nach der Mehrzahl der Beobachtungen wird die Kohäsion des Wassers durch gelöste Luft sehr beeinträchtigt, und das Gefäßwasser ist sicher nicht luftfrei. Aber es bleibt zu bedenken, ob die gelöste Luft sich in einer Glasröhre nicht anders verhält als in einer Gefäßzelle, durch deren Wand sie nach außen diffundieren kann.

Wenn eine einseitig geschlossene, 20 m lange Röhre mit Wasser gefüllt und dann, mit dem offenen Ende nach unten, aufgerichtet und in Wasser gestellt wird, so kann sich das Wasser bei genügender Adhäsion nicht von der Röhrenwand abreißen. Zwischen dem oberen und dem unteren Ende der Röhre besteht eine Druckdifferenz von 2 Atmosphären ebenso wie in einer 20 m hohen Wassersäule, die auf dem Boden eines unten geschlossenen und oben offenen Gefäßes steht. Bei der in der Röhre hängenden Säule ist der Druck am unteren Ende gleich 1 Atmosphäre, am oberen also — 1 Atmosphäre; in der Mitte, bei 10 m über dem Grund, ist der Druck 0, darunter wird er positiv, darüber wird er negativ. Ueber 10 m gerät das Wasser also in Zugspannung, die mit der Höhe der hängenden Wassersäule wächst. In einem 100 m hohen Baum müßte der Druck im Gefäßwasser im allergünstigsten Fall von unten nach dem Gipfel zu stetig abnehmen bis zu — 9 Atmosphären, nach der Ewartschen Schätzung der Widerstände sogar bis zu — 99 Atmosphären.

Im Experiment setzt man das Wasser bequemer unter den Zug einer Quecksilbersäule. Auf diese Weise hat Böhm (1893) zuerst negativ gespannte Wassersäulen erzeugt. Askenasy (1895) füllte die trichterförmige Erweiterung einer wassergefüllten Röhre mit Gips und stellte die Röhre aufrecht in Quecksilber (Fig. 9). In dem Maß wie der Gips Dampf abgibt und Wasser aus der Röhre entnimmt, steigt von unten das Quecksilber auf, und zwar mitunter beträchtlich über Barometerhöhe, weil es sich nicht vom Wasser losreißen kann. In ähnlichen Versuchen von Ursprung (1913) stieg das Quecksilber bis 80 cm über den Barometerstand. In anderer Weise hat Steinbrinck (1906) in seinem „Vakuumüberheber“ eine Wassersäule sogar im Vakuum unter den Zug von 3 m Quecksilber gebracht, also einer negativen Spannung von 4 Atmosphären ausgesetzt, ohne daß es riß.

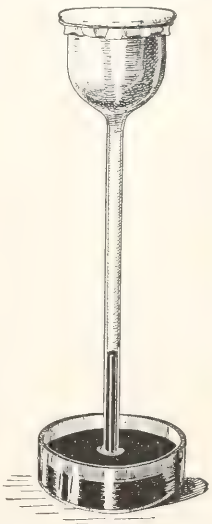


Fig. 9. Hebung von Quecksilber durch Dampf abgebendes Pergamentpapier. In Askenasys Versuch ist das Pergament durch Gips ersetzt. Nach Jost.

β) Vorkommen negativer Spannungen im Wasser der Leitbahnen. Daß transpirierende Blätter ebenso wie der Gipsblock kräftig saugen, läßt sich ebenfalls in der Weise dartun, daß man einen mit der Schnittfläche luftdicht in eine Röhre eingesetzten Zweig Quecksilber heben läßt; in günstigen Fällen steigt das Quecksilber über

Barometerhöhe (Böhm 1893, Ursprung 1913). Der Zweig fährt trotz der Beseitigung des Atmosphärendrucks fort, Wasser aufzunehmen, mitunter mehrere Meter hoch (so 3 m hoch in einem toten Zweig von Taxus bei Strasburger 1893). Der Atmosphärendruck ist also nicht nötig um die Pflanze mit Wasser zu versorgen. Die absolute Größe der Saugkraft kann, infolge des Luftaustritts aus der Schnittfläche, durch Quecksilberhebung ebensowenig gemessen werden wie der Druck im Holz durch Manometer. Einen Weg zur annähernden Bestimmung der Saugkraft hat Renner (1911) angegeben. Am Potetometer wird abgelesen, wie viel Wasser ein abgeschnittener Zweig in der Zeiteinheit aufnimmt und damit auch, wie viel Wasser von der Schnittfläche bis zum beblätterten Gipfel befördert wird. Dann wird der Gipfel abgeschnitten, an die obere Schnittfläche eine Luftpumpe von bekannter Saugkraft angesetzt und wieder die aus dem Potetometer aufgenommene Wassermenge ermittelt. Die durch den Zweig strömenden Wassermengen müssen im selben Verhältnis stehen wie die veranlassenden Saugkräfte. Nun saugt ein kurzer frischer Zweig meistens weniger als die Luftpumpe, die Saugkraft der Blätter bleibt hier also unter 1 Atmosphäre; wird aber durch starkes Klemmen des Zweiges oder auf andere Weise der Filtrationswiderstand so weit erhöht, daß die Blätter weniger Wasser aufnehmen können als sie durch Transpiration verlieren, und deshalb welken, dann vermag die Pumpe noch viel weniger Wasser durch den Zweig zu saugen als die Blätter. So ist die Saugkraft welker Blätter zu 10 bis 20 Atmosphären bestimmt worden.

Wenn ein beblätterter Gipfel eine Saugkraft von 10 Atmosphären entwickelt, so heißt das, es besteht in dem Zweig zwischen der Schnittfläche und den Blättern eine Druckdifferenz von 10 Atmosphären. Der Druck an der Schnittfläche ist gleich 1 Atmosphäre, in den Blättern herrscht also ein Druck von —9 Atmosphären oder ein negativer Druck von 9 Atmosphären.

Ob in den Zweigen bewurzelter hoher Bäume beträchtliche negative Spannungen vorkommen, ist noch nicht geprüft. Dafür sind in ganz niedrigen Holzgewächsen, 1 bis 2 m vom Boden entfernt, Saugkräfte von 2 bis 6 Atmosphären gefunden worden, und sogar in krautigen Stengeln solche von 1 bis 2 Atmosphären (Renner 1912). Die Messung geschieht in der Weise: ein Zweig wird nahe der Spitze scharf geklemmt, darauf sein Gipfel abgeschnitten und die Schnittfläche in ein kleines Potetometer eingeführt, das vom Zweig selber getragen wird; das Wasser bewegt sich dabei von der Schnittfläche her gegen den Stamm und die Wurzel hin; ist die Geschwindigkeit der Wasseraufnahme während einiger Minuten beobachtet, so wird der Zweig unter der Klemme abgeschnitten und, geklemmt wie er ist und im Potetometer steckend, an die Luftpumpe angeschlossen.

γ) Entstehung von Saugkräften und ihre Größe. Die Quelle dieser Saugkräfte sind die Imbibitionsenergie der Zellhäute (Sachs 1879) und die osmotische Energie der lebenden Zellen (Pfeffer 1892). Ist bei gehemmter Transpiration die Zelle voll mit Wasser gesättigt, so ist einerseits ihre Membran maximal imbibiert und nicht weiter fähig Wasser aufzunehmen; andererseits wird auch der osmotische Druck des Zellsaftes ganz von der gespannten Membran getragen, der gegen die Membran gerichtete „Turgordruck" ist also gleich dem osmotischen Druck, und weitere Wasseraufnahme in die Vakuole ist nicht möglich. Sobald die Zellwand aber Wasser durch Verdunstung verliert und den Verlust durch Saugung ersetzen muß, erhält sich in der Zelle dauernd ein Zustand des Sättigungsdefizits (Renner 1911). Die Imbitionskraft der nicht mehr voll gesättigten Membran verursacht einen Nachschub von Wasser aus der Zellvakuole. Infolge der Verkleinerung des Vakuolenvolumens verringert sich die Dehnung und Spannung der Membran; der Turgordruck sinkt unter die Größe des osmotischen Druckes, der dem Zellsaft zukommt, und die Differenz zwischen osmotischem Druck und Turgordruck tritt als Saugkraft in die Erscheinung. Die Zelle ist zu einer kontinuierlich arbeitenden Saugpumpe geworden. Bei völliger Entspannung der Zellwand, wie sie beim Welken eintritt, ist der Turgordruck ganz aufgehoben, die Saugkraft ist deshalb gleich dem osmotischen Druck des Zellsaftes. Ist die Zellwand sehr dehnbar, so ist im Zustand der vollständigen Entspannung das Zellvolumen merklich vermindert, deshalb der Zellsaft konzentrierter als in der turgeszenten Zelle und der osmotische Druck dementsprechend gesteigert.

Die oberflächlichen, Dampf abgebenden Zellen sind im Blatt von den Wasser zuführenden Gefäßen meistens durch andere lebende Zellen getrennt. Damit nun das Wasser aus den Gefäßen durch die Binnenzellen zu den Oberflächenzellen gelangt, muß keineswegs der osmotische Druck der Zellen von innen nach außen zunehmen, wie z. B. Nathansohn meint. Solange alle Zellen voll turgeszent sind, kann ein Gefälle des osmotischen Drucks keine Wasserbewegung herbeiführen. Es muß vielmehr, wenn Wasserbewegung nach außen erfolgen soll, das Sättigungsdefizit von innen nach außen größer werden. Auf die absolute Größe des osmotischen Druckes und auch des Turgor-

druckes kommt es gar nicht an, maßgebend ist nur die Differenz zwischen beiden. Natürlich kann eine Zelle mit hohem osmotischem Druck schon bei geringerer Turgorsenkung eine hohe Saugkraft entwickeln als eine solche mit niedrigem.

Der Imbibitionszustand der Zellhaut muß mit dem Turgeszenzgrad der Zelle immer im Gleichgewicht sein (Pfeffer 1892). Der osmotische Druck des Zellsaftes ist deshalb bei der Hebung des Transpirationsstromes genau so beteiligt wie die Imbibitionsenergie der Membran. Dem entspricht, daß tote Blätter geringere Saugkraft entfalten als lebende (Renner 1911). Das Maximum der Saugkraft einer lebenden Zelle entspricht also dem osmotischen Druck des Zellsaftes im Zustand der höchsten Wasserarmut, die die Zelle noch vertragen kann, nicht der Quellungsenergie der vollständig trocknen Membran.

In welken Blättern muß der Gefäßinhalt negativ gespannt sein, solange die Gefäße Wasser führen; denn nur solches Wasser kann in der Reichweite erschlaffter Parenchymzellen bestehen.

Der osmotische Druck des Zellsaftes der an ein Gefäß grenzenden Parenchymzellen sei 10 Atmosphären, der des Gefäßwassers 0. Der Turgordruck im Parenchym sei nur noch 6 Atmosphären, die Saugkraft demnach 4 Atmosphären. Mit diesen Zellen kann das Wasser in den Tracheiden nur dann im Gleichgewicht sein, wenn es eine negative Spannung von 3 Atmosphären besitzt.

Daß die Blattgefäße durch einen Ueberdruck von mehreren oder vielen Atmosphären nicht zerdrückt werden, dürfte auf die Aussteifung ihrer Wände durch Verdickungsleisten zurückzuführen sein (Dixon). Nur Zellen mit starren Wänden, wie es im höchsten Maß die Elemente des Holzes sind, vermögen negative Spannung im Füllwasser entstehen zu lassen und infolgedessen auch bedeutende Saugkräfte zu entwickeln, ohne daß sie über osmotische Energie verfügen.

Saugfähigkeit ist, wie oben ausgeführt, abhängig von unvollkommener Wassersättigung. Tatsächlich sieht man an sehr warmen trockenen Sommertagen schon bei uns die meisten Blätter deutlich welk, und in Gebieten mit hoher Verdunstung ist die Aufhebung des Turgors saftiger Organe in den warmen Tagesstunden ganz gewöhnlich, selbst bei guter Wasserversorgung. Die Baumwolle z. B. wird nach Balls in Aegypten jeden Tag in der hellen Sonne welk. Welk sind am Tage auch die Pflanzen der Wüste von Biskra, nach Fitting (1911). Vertrocknen tritt dabei nicht ein; die Pflanzen sind also in dem welken, stark saugfähigen Zustand in der Lage die großen durch Transpiration verloren gehenden Wassermengen aus dem Boden zu entnehmen. Auch wenn noch kein eigentliches Welken zu bemerken ist, ist doch in den parenchymatischen Teilen bewurzelter, transpirierender Landpflanzen ein Sättigungsdefizit vorhanden, und zwar ist es um so größer, je stärker die Transpiration und je schwieriger die Wasserbeschaffung ist. Der Wassergehalt parenchymatischer Organe ist nämlich in der Nacht am größten und nimmt im Lauf des Tages bis zu einem Minimum am Mittag ab (Kraus 1881, Livingston und Brown 1912, Lloyd 1913). Kraus hat dabei sogar so beträchtliche Aenderungen des Volumens gemessen, daß er von einer „täglichen Schwellungsperiode“ spricht. Daß beim Fehlen von Blutungsdruck jedes transpirierende Organ, auch bei optimaler Wasserzufuhr durch eine frische Schnittfläche, nicht ganz wassergesättigt ist, hat Renner (1911) nachgewiesen. Eine Hauptforderung der Kohäsionstheorie ist also überall erfüllt.

In einem und demselben Boden wird eine Pflanze natürlich um so stärker welk, je mehr sie transpirieren muß, und im feuchten Raum kann sie unter Umständen den Turgor ohne Bewässerung wieder erlangen (W. Brown 1912). Ebenso werden Pflanzen, die tagsüber welken, während der Nacht wieder straff. Die Saugkraft, die einem hohen Transpirationsverlust entsprach, bleibt zunächst bei Abnahme der Transpiration erhalten und so überwiegt die Wasseraufnahme gegenüber der Dampfabgabe. Der Wassergehalt der Pflanze nimmt also stetig zu, und im selben Maß verringert sich die Saugkraft, bis nur noch so viel aufgenommen wird als verdunstet.

Sobald in den transpirierenden Parenchymen der Turgor beträchtlich abnimmt, gerät der Inhalt der Gefäße auf größere oder kleinere Entfernung hin in Zugspannung, wobei die Gefäße zusammengedrückt werden. Mit dem Druckzustand des Gefäßwassers setzt sich dann auch der Quellungsgrad der Gefäßmembranen und der Turgeszenzgrad der lebenden Parenchymzellen in den Leitbahnen ins Gleichgewicht, d. h. die Parenchymzellen werden welk und die Holzwände verlieren von ihrem Quellungswasser. Wieder ist es Kraus (1881, 1895), der eine tägliche Schwellungsperiode im Holzkörper der Bäume, auch im entrindeten, entdeckt und auch in den Tropen wieder gefunden hat. Der Durchmesser der Baumstämme ist mittags am kleinsten, bei Nacht am größten, und die Abnahme am Tag kann nur auf Verengerung der Gefäße und auf Verminderung der Quellung der Holzmembranen beruhen. Die Volumzunahme bei Nacht kommt dadurch zustande, daß die ungesättigten Gefäße durch Nachsaugen von Wasser ihren Sättigungsgrad erhöhen.

In großem Umfang hat auch Friedrich (1897) dieselbe Erscheinung an zahlreichen Bäumen studiert. Das An- und Abschwellen

des Holzkörpers folgt genau und rasch den Bedingungen der Transpiration, ist also sicher von der Größe der Transpiration abhängig. Die Verminderung des Baumumfanges im Laufe des Tages unterbleibt bei sehr feuchtem Wetter. Im Winter setzen bei uns nur die Nadelhölzer die Veränderungen des Stammvolumens fort, die winterkahlen Laubhölzer bleiben vom Laubfall bis zur Blattentfaltung ohne Schwankungen der Dicke. Dem Minimum des Baumumfanges am Mittag entspricht auch wirklich ein Minimum des Wassergehaltes in den äußersten Jahresringen. — In trockenen Sommern kann das Schwinden der Holzwände am lebenden Baum, dessen Blätter frisch bleiben, so weit gehen, daß mehrere Meter lange, zentimeterweit klaffende „Hitzerisse“ entstehen (an Fichten; vgl. Forstwissenschaftliches Zentralblatt 1912, S. 662). Das Wasser, das die Holzwände durchtränkt, gehört also mit zu dem großen verfügbaren Wasservorrat, der in dem mächtigen Wassermagazin der Bäume, dem Holzkörper, im Frühjahr aufgestapelt wird.

Auch am Potetometer läßt sich zeigen, daß der Holzkörper von Zweigen, die etwa infolge von Verstopfung der Schnittfläche welk geworden sind, wasserarm ist und unter einem mächtigen Druck steht; bei einer negativen Spannung des Gefäßinhalts von 4 Atmosphären beträgt ja der Ueberdruck von außen 5 Atmosphären. Wird nämlich einem solchen Zweig der beblätterte Gipfel abgeschnitten, so dehnt sich infolge der plötzlichen Erhöhung des Innendruckes das im Potetometer steckende Stück des Holzkörpers ruckförmig aus (Renner 1911). — Alle diese Beobachtungen sind eindeutige Beweise für mächtige, von den Blättern ausgehende Saugwirkungen.

Die absolute Größe der in den Blättern verfügbaren Saugkräfte reicht für die Widerstände, die bei der Wasserhebung zu überwinden sind, aus. Die Imbibitionsenergie quellungsfähiger Körper, wie die Membranen sind, nimmt mit abnehmender Wassersättigung rasch zu und erreicht z. B. bei den Membranen von Laminaria nach Reinke 200 Atmosphären, wenn der Wassergehalt noch 93% des Trockengewichts beträgt. Der osmotische Druck im Blattparenchym beträgt ganz gewöhnlich 10 bis 20 Atmosphären, bei Salz- und Wüstenpflanzen sind bis über 100 Atmosphären gefunden worden (Cavara 1905, Fitting 1911). Bei vollem Welken besitzen diese Pflanzen also Saugkräfte von ebensovielen Atmosphären. Ob hohe Bäume ähnliche Drucke haben, ist noch nicht bekannt; vielleicht sind sie dort auch nicht nötig.

Eine Zunahme des osmotischen Druckes mit der Höhe ist ebenfalls entbehrlich, wenn auch nicht unzweckmäßig; es genügt, wenn die höher stehenden Blätter den Turgor tiefer senken als die tiefersitzenden. Ob ein Gefälle des osmotischen Drucks von oben nach unten wirklich vorkommt, ist noch nicht sicher. Ewart (1907) hat an hohen Bäumen zwischen Blättern aus verschiedenen Höhen keine konstanten Druckunterschiede gefunden. Nach Pringsheim (1906) ist der osmotische Druck in den jungen Blättern von den Spitzen der Stengel und Zweige höher als in den erwachsenen Blättern; Dixon und Atkins (1910) haben das Umgekehrte gefunden. In den Wurzeln scheint dagegen der osmotische Druck ganz allgemein niedriger zu sein als in den Blättern (vor allem Hannig 1912).

δ) Luftgehalt der Leitbahnen. Die mächtigen Saugkräfte der lebenden Blattzellen können für die Wasserhebung nur dann ausgenutzt werden, wenn hohe Zugspannungen im Wasser der Leitbahnen weit fortgepflanzt werden. Dazu gehören zusammenhängende Wasserfäden. In den Gefäßen (genauer Tracheiden) der feineren Blattnerven findet man tatsächlich nur Wasser, keine Luft (z. B. Strasburger 1891). Aber in den Gefäßen krautiger Stengel und im Holz hat man noch immer außer Wasser beträchtliche Mengen von Luft gefunden. Sobald in einer Gefäßzelle eine Gasblase auftritt, kann die Wasserfüllung dieser Zelle keinen Zug mehr fortpflanzen; solche Blasen können aus Wasserdampf bestehen, wenn sie auftreten infolge des Reißens gespannter Wassersäulen, oder aus Luft, die ihrerseits wieder aus dem gelöste Luft führenden Gefäßwasser sich ausscheiden oder von außen in die Gefäße diffundieren kann. In dem Maß, wie das Wasser durch benachbarte, noch ganz wassergefüllte Zellen angesogen wird, dehnt sich die Gasblase, was Vesque (1883) direkt beobachtet hat, um zuletzt die Zelle ganz zu erfüllen; erst die nächste Querwand im Gefäß setzt der Ausdehnung der Blase ein Ziel. Ein Gefäß, in dem einmal eine Blase sich bildet, wird also unweigerlich aus der Wasserbeförderung ausgeschlossen (Dixon). Aber solange nur ein Maschenwerk von unter sich zusammenhängenden, wassergefüllten Gefäßen vorhanden ist, können sich Zugspannungen im Wasser der Leitbahnen erhalten. Die lufterfüllten Gefäße liegen wie Inseln in dem Wasserkörper, und das Wasser läuft um die Inseln herum. Als Wasserfäden, wie die Kohäsionstheorie sie verlangt, sind nicht die Füllungen einzelner meterlang zusammenhängender Gefäße zu verstehen, sondern Stränge wassererfüllten Leitgewebes (Dixon). Auch die Membranen der Gefäße bzw. das in den Membranen enthaltene Quellungswasser sind Teile dieser Wasserfäden; Querwände muß das Wasser im Holz unter allen Umständen durchwandern und auch durch die Längswände

findet zum mindesten in der Querrichtung, vor allem durch die Tüpfel, ein Wasseraustausch zwischen benachbarten Zellen statt.

Die merkwürdige Ausbildung der für die Gefäße so charakteristischen „Hoftüpfel" (Fig. 10) läßt sich ungezwungen verstehen als eine Einrichtung, die leichte Wegsamkeit der Gefäßwand für Wasser mit hoher Festigkeit verbindet (Dixon). Seit Russow (1877) weiß man, daß die Schließhäute der Hoftüpfel beweglich sind und wie Klappenventile arbeiten. Solange die Tüpfelmembran in der Mitte ausgespannt ist, vollzieht sich der Wasseraustausch durch die dünnen äußeren Teile der Haut mit Leichtigkeit, und solange auf beiden Seiten des Tüpfels Wasser sich befindet, verläßt die Schließhaut ihre mediane Stellung nicht. Füllt sich aber das eine Gefäß mit Luft, die dauernd positiven Druck behalten muß, während das Wasser im anderen Gefäß in Zugspannung gerät, so wird die Tüpfelhaut entsprechend der Druckdifferenz, weil sie für Luft nicht durchlässig ist, gegen das wassergefüllte Gefäß „aspiriert" (nicht gegen das luftgefüllte, wie Strasburger 1891 meint), und nun legt sich die verdickte Mittelpartie der Schließhaut, der Torus, dicht auf die Mündung des Tüpfelhofs, so daß der dünne Saum der Haut (Margo) gegen übermäßige Spannung geschützt wird.

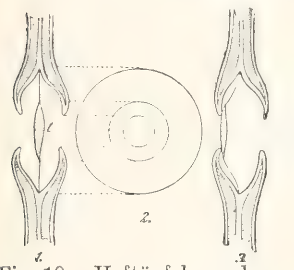


Fig. 10. Hoftüpfel aus dem Holz der Kiefer (Pinus silvestris). 1 und 3 im tangentialen Längsschnitt, in 1 die Tüpfelhaut median, in 3 nach links aspiriert; t Torus. 2 Tüpfel von der Fläche. Nach Jost.

Wie allerdings in Gefäßen, deren Inhalt negativ gespannt ist, das Eindringen von Luft aus benachbarten Interzellularen oder lufterfüllten Zellen verhindert wird, ist noch nicht aufgeklärt. Versuche über die Luftdurchlässigkeit von Holzwänden (Claussen 1901) haben ergeben, daß wassergetränkte verholzte Membranen schon bei einem Druckunterschied von weniger als 1 Atmosphäre Luft durchtreten lassen; die Luft löst sich augenscheinlich im Quellungswasser der Membran und wandert auf dem Weg der Diffusion durch die Wand. Es handelte sich in diesen Versuchen aber wohl immer um den Luftdurchtritt durch solche Membranen, die beiderseits mit Luft in Berührung standen. Und es ist kaum zu bezweifeln, daß ein wassergefülltes Gefäß sich gegenüber dem Eindringen von Luft ganz anders verhält als ein mit Luft oder Wasserdampf gefülltes.

Der Luftgehalt des Holzes macht ohne Frage das Zustandekommen von Kohäsionswirkungen vorläufig schwer verständlich. Aber diese Wirkungen sind nun einmal zweifellos vorhanden, und es bleiben nur die Bedingungen ausfindig zu machen, durch die sie ermöglicht werden.

Der Luftgehalt des Holzes bringt es mit sich, daß lokale Druckveränderungen sich langsamer fortpflanzen und ausgleichen als in Röhren, die nur Wasser führen (Wottschall, Levshin). Bei kräftiger Saugung am oberen Ende des Stammes braucht also infolge der Heranziehung der Reserven, d. h. des Wassers der Elemente, die auch Luftblasen führen bezw. eben Blasen auftreten lassen, die Strömungsgeschwindigkeit nicht auf der ganzen Stammlänge die gleiche zu sein. Umgekehrt kann der Stamm beim Aufhören der Wasserentnahme am oberen Ende, also etwa bei Nacht, allerdings nur bis zu geringer Entfernung vom Boden und mit geringer Kraft, Wasser nachsaugen, bis die Gefäßluft wieder Atmosphärendruck erreicht. Die hierbei entwickelte Saugkraft ist natürlich an Größe nicht zu vergleichen mit der Wasseranziehung ganz wassergefüllter Gefäße, deren Inhalt negativ gespannt und deren Membran unvollkommen gequollen ist; verdünnte Luft kann saugend wirken nur auf solche Gefäße, in denen noch Druck über Null herrscht. Die Nacht reicht im Sommer gewöhnlich nicht aus den bei Tag erlittenen Verlust zu decken, das Defizit wird deshalb von Tag zu Tag größer. Die größte Saftfülle des Holzes findet sich demgemäß im Frühjahr, vor dem Austreiben, die geringste im Herbst (R. Hartig 1883). — In wasserreichen Zweigen pflanzt sich Saugung mit großer Geschwindigkeit fort und steht die Wasserbewegung beim Aufhören der Saugung fast augenblicklich still (Vesque 1883, Renner 1911).

Bei kräftiger Transpiration hat die Gefäßluft, wie nach dem Vorausgehenden zu verstehen, geringeren als Atmosphärendruck, sie ist verdünnt (v. Höhnel 1879). Wirklich negativer Druck, d. h. Druck unter Null oder Zugspannung, kann natürlich in einem Gas oder Dampf nicht auftreten. Die Bestimmung des Druckzustandes der Gefäßluft (v. Höhnel, Schwendener 1893) gibt deshalb über die Spannung des wässerigen Inhaltes anderer Gefäße keinen Aufschluß. Die Zusammenziehung der verdünnten Luft verursacht, wenn Zweige unter Quecksilber oder unter Farbstofflösungen abgeschnitten werden, ein rasches Aufsteigen der gebotenen Flüssigkeiten, dessen Geschwindigkeit mit der des stetigen Transpirationstromes nicht gleich gesetzt werden darf. Beim Abschneiden in der Luft dringt natürlich Luft von der Schnittfläche her in die Gefäße und macht sie für Wasser unwegsam, so daß auch dann, wenn der abgeschnittene Stengel rasch in Wasser gestellt wird, Welken eintreten kann. Will man also eine Pflanze nach dem Abschneiden so gut wie möglich frisch erhalten, so empfiehlt es sich immer das Abschneiden unter Wasser vorzunehmen oder wenigstens die Schnittfläche der Luft so kurze Zeit wie irgend möglich auszusetzen.

In den Gefäßen abgeschnittener Zweigstücke findet man häufig kurze Säulen von Wasser und Luft miteinander abwechseln (Schwendener 1886). Die Diskussion über die Bedeutung dieser Luftwasserkette, der „Jaminschen Kette", war eine Zeitlang sehr lebhaft (vgl. vor allem

Schwendener 1886 bis 1893). Aber eine Bewegung der ganzen Kette in dem von Schwendener angenommenen Sinn ist unmöglich, weil die Luftblasen die Gefäßquerwände nicht durchwandern können. Das Problem der Jaminschen Kette hätte die Bedeutung, die noch Czapek und Jost ihm zuerkennen, wenn wirklich in bewurzelten, bei schwieriger Wasserversorgung lebhaft transpirierenden Pflanzen solche Luftwasserketten vorkämen. Das ist aber nicht nachgewiesen.

Ist ein Gefäß einmal wasserleer geworden und hat es Luft aufgenommen, so kann die Luft nur durch Lösung im Gefäßwasser wieder ganz beseitigt werden, also durch positiven Druck. So kann der Blutungsdruck, einerlei wo er entsteht, die Leitfähigkeit von Gefäßen wieder herstellen. — Durch Atmungstätigkeit der lebenden Zellen im Holz wird der Sauerstoff der Gefäßluft aufgezehrt, ohne daß die leicht lösliche Kohlensäure in die Gefäße ausgeschieden würde (Noll 1897, Devaux 1902); der Stickstoff freilich kann auf diesem Weg nicht aus den Gefäßen verschwinden.

7. Mechanik der Wasseraufnahme. 7a) Die Umgebung der Wurzel. Ueber die Mechanik der Wurzeltätigkeit wissen wir infolge der verhältnismäßigen Schwierigkeit der Beobachtung noch viel weniger als über die Bewegung des einmal aufgenommenen Wassers in den Leitbahnen, und doch liegt hier das erste und wichtigste Problem der Wasserversorgung. Dafür, daß die Wurzel dauernd in Berührung mit tropfbar flüssigem Wasser bleibt, sorgt in sehr wasserreichem Substrat die Schwere des Wassers. Die Aufnahme von Wasser in die Wurzel kann aber auch unter so günstigen Umständen erschwert sein durch gelöste Salze, wenn diese nicht mit dem Wasser in die Zellen eingelassen werden, so daß die Wurzel gegen den osmotischen Druck der Bodenlösung Arbeit leisten muß. In wasserarmem Boden ist das Wasser bezw. die Bodenlösung an organische und unorganische Kolloide gebunden oder es wird von kristallinischen Mineralteilchen durch Adhaesion festgehalten. Ob unter solchen Bedingungen das Wasser überhaupt in tropfbarer Form und nicht als Dampf sich gegen die Wurzel bewegt, ist fraglich. Ist das Wasser einmal in die Oberflächenzellen der Wurzel eingetreten, so muß es die Wurzelrinde durchwandern, um zu den Gefäßen zu gelangen; die hierbei zu überwindenden Widerstände sind unbekannt. Alles in allem ist noch kaum geprüft worden, was für Anziehungskräfte nötig sind, um bei gegebener Oberfläche der wasseraufnehmenden Wurzelteile einem gegebenen Substrat so viel Wasser zu entreißen, daß der Transpirationsverlust gedeckt wird. Von einer quantitativen Behandlung des Problems kann deshalb im folgenden nicht die Rede sein.

7b) Aktive Wurzelsaugung. Die aktive Aufnahme von Wasser in die Wurzel fällt zusammen mit den Erscheinungen der Blutung und der Guttation.

Die Ausscheidung von Wasser aus passiven Hydathoden und aus Wunden beweist, daß die Wurzel bei sehr vielen Pflanzen in feuchtem Substrat Wasser aufnehmen und durch Blutungsdruck nach oben befördern kann. Nach dem Lepeschkinschen Schema des Blutungsdrucks wären irgendwo in der Wurzel Parenchymzellen vorhanden, die infolge hoher Permeabilität des Plasmas auf der Innenseite sich nicht voll turgeszent zu halten vermögen und deswegen von außen her dauernd Wasser aufsaugen, das nach innen in die Gefäße ausgestoßen wird. Die Energie, mit der das Wasser bei raschem Verbrauch in die Gefäße gepreßt, also auf der Außenseite auch Wasser angesogen wird, läßt sich nicht genau nach der Größe des manometrisch gemessenen Blutungsdruckes beurteilen; denn diese stellt nur die Resultante aus der Sekretionstätigkeit der aktiven und der Filtration durch inaktive Zellen dar (Pfeffer); die Saugkraft der aktiven Zellen könnte demnach höher sein als der Blutungsdruck.

Es ist oben mitgeteilt worden, in welcher Weise das Bluten und das Guttieren von der Temperatur, vom Sauerstoff, von Narkotika, vom osmotischen Druck der Substratlösung abhängen. Nun ist darauf hinzuweisen, daß die genannten Faktoren in erster Linie die Wasseraufnahme beeinflussen.

7c) Passive Wurzelsaugung. Die aktive Wurzelsaugung, die sich im Blutungsdruck äußert, reicht aber nicht aus bei einigermaßen kräftiger Transpiration die Blätter mit dem nötigen Wasser zu versorgen. Denn mindestens tagsüber ist im beblätterten Stamm kein Ueberdruck vorhanden, sondern Druck unter dem der Atmosphäre, und dieser Unterdruck reicht gewöhnlich bis in die Wurzel hinunter. Es muß also dem Blutungsbestreben, selbst wenn es dauernd vorhanden ist, eine von oben wirkende Saugkraft zu Hilfe kommen, damit der Transpirationsverlust gedeckt wird. Pflanzen, die fast nie Blutungsdruck zeigen, wie die Nadelbäume, sind zu allen Zeiten ganz auf diese Zugkraft, auf die passive Wurzelsaugung angewiesen. Die Wurzel ist also mindestens zeitweilig und teilweise eine passiv sich verhaltende Aufnahmefläche. Dem entspricht, daß durch getötete Wurzeln eine Zeit lang noch viel Wasser aufgenommen wird (z. B. Janse 1887, Böhm 1889, Kosaroff 1897). Wird die Wasseraufnahme der Wurzel am Potetometer beobachtet (Renner 1912), so vermindert sich die Saugung augenblicklich beim Abschneiden des Gipfels, auch wenn den Wurzeln reines Wasser zur Verfügung steht; befinden sich die Wurzeln aber in Salz- oder Zuckerlösung, und wird der Gipfel unter Wasser

abgeschnitten, so daß durch die Schnittfläche des Stumpfes Wasser aufgenommen werden kann, so strömt das Wasser mit großer Geschwindigkeit gegen die Wurzel hin und tritt aus der Wurzel in die umgebende Lösung. Die Wurzel war demnach vor dem Köpfen dazu, daß sie gegen den osmotischen Druck der Lösung Wasser aufnahm, nur durch die Saugwirkung der transpirierenden Teile befähigt und besitzt kein Mittel, durch eigene Tätigkeit den Verlust von Wasser an das osmotisch wirksame Substrat zu verhindern. Für niedrige Pflanzen ist also mit Sicherheit nachgewiesen, daß unter gewissen Bedingungen ausschließlich die Blätter die Wasseraufnahme in die Wurzel vermitteln. Daß sich Bäume anders verhalten, ist nicht wahrscheinlich.

In den erwähnten Versuchen hatten die Nährlösungen Drucke von 5 und mehr Atmosphären; wenn die Wurzeln aus diesen Lösungen auch kaum ganz reines Wasser aufnahmen, mußten sie doch immerhin Saugkräfte von mehreren Atmosphären entwickeln, die ihnen wie nachgewiesen von den (welkenden) Blättern geliefert wurden. Die Zugspannung des Gefäßinhaltes, die in den Blättern entsteht, pflanzt sich eben rückgreifend bis zu den Wurzelspitzen fort (daß die Gefäße der jungen Wurzelteile immer nur Wasser führen, keine Luft, hebt Strasburger 1891 hervor) und setzt sich dort in osmotische Saugung um; d. h. sie macht die Zellen der Wurzelrinde welk und damit saugfähig; das Wurzelparenchym kann ja in Berührung mit dem negativ gespannten Gefäßwasser nicht voll turgeszent sein. Die Wurzel wird also durch die transpirierenden, welkenden Blätter in einen welken Zustand versetzt und damit saugfähig, und zwar stärker saugfähig, als wenn sie blutete. Doch ist nicht von der Hand zu weisen, daß Blutungsdruck und passive Saugung unter gewissen Bedingungen sich kombinieren. Ebenso tritt wohl Welken der Wurzel ein, wenn eine Pflanze in trockenem Boden wurzelt und dabei viel transpiriert. Die Saugkraft entspricht wie im Blattparenchym dem Maß der Turgorsenkung, und Wurzeln mit hohem osmotischem Druck können deshalb auch besonders hohe Saugkräfte aufbringen. Die Beobachtung, daß schon in ganz niedrigen Pflanzen negative Spannungen von mehreren Atmosphären auftreten, weist darauf hin, daß die Zugspannungen in den Leitbahnen für die Wassergewinnung aus dem Substrat eine noch allgemeinere Rolle spielen als für die Wasserhebung, die nur bei hohen Bäumen beträchtliche Kräfte erfordert.

Gegen die osmotische Energie einer umspülenden Lösung (Salzwasser) kann die Saugkraft der Wurzel ohne weiteres arbeiten. Aber für die Entstehung von Zugspannungen im Wasser haben die Bedingungen an der Oberfläche der Wurzel ein Ende. Im Boden ist das Wasser ja nicht mehr in feste Röhren eingeschlossen, die Wurzel kann also keine Wasserfäden aus größerer Entfernung herbeiziehen. Es muß deshalb notwendig experimentell entschieden werden, ob nicht, wie Dixon (1896) will, in trockenem Boden das Wasser als Dampf sich gegen die Wurzel bewegt.

Bei beträchtlichem Sättigungsdefizit ist der Dampfdruck des Wassers in den Membranen der Wurzelhaare usw. geringer als im Boden, und damit sind die Bedingungen für Destillation und Kondensation gegeben, auch wenn die Wurzel dieselbe Temperatur hat wie der Boden. Auch bei hohem osmotischem Druck in den Wurzelzellen und vollkommener Erschlaffung derselben ist die Dampfdruckerniedrigung freilich gering, und der Diffusionsvorgang würde sich immer sehr langsam vollziehen; aber ohne Kenntnis der Wegstrecken, über die die Diffusion sich vollziehen muß, also des Diffusionsgefälles, und ohne zahlenmäßige Berücksichtigung der Wasser absorbierenden Oberfläche läßt sich nicht urteilen, ob die Kondensation von Wasser auf diesem Weg ausgiebig genug sein kann oder nicht. Viel wirksamer noch als das Welken wäre die Erniedrigung der Wurzeltemperatur unter die der Umgebung. Bis jetzt weiß man von einer solchen aber nichts.

In welcher Weise die passive Wasserfiltration durch die Wurzeln von den Außenbedingungen beeinflußt wird, ist noch nicht experimentell geprüft. Vor allem ist ein beträchtlicher Einfluß der Temperatur zu erwarten, wegen deren Wirkung auf die Viskosität des Wassers und, wenn die Kondensationshypothese sich bestätigt, auf die Spannung des Wasserdampfs. Die Versuche von Sachs (1860) mit Topfpflanzen haben tatsächlich ergeben, daß im feuchten Boden z. B. Tabak, Kürbis schon bei Temperaturen über 0° welken und sich bei Erwärmung des Bodens wieder erholen. Ebenso hat Kosaroff an Pflanzen, deren Wasseraufnahme am Potetometer abgelesen wurde, eine Verringerung der Wurzeltätigkeit durch Abkühlung (und ebenso durch Entziehung des Sauerstoffs) gefunden. Weil aber die Wechselwirkungen zwischen Wasseraufnahme und Transpiration nicht beachtet worden sind, läßt sich aus den Versuchen nicht herauslesen, was Wirkung auf die aktive und was Beeinflussung der passiven Wurzelsaugung war.

8. Energieaufwand bei der Wasserversorgung. Die Energie für die Wasserbeschaffung aus dem Boden und für die Hebung zu den Blättern wird bei Abwesenheit von Blutungsdruck von der Wärme der Atmosphäre geliefert. Die durch die Sonnenwärme bedingte Verdampfung des Wassers an den oberflächlichen Zellhäuten erzeugt und erhält ja in diesen die Quellungsenergie. Es ist leicht zu berechnen, daß für die Hebung des Wassers auf 1000 m Höhe, oder allgemeiner gegen einen Zug von 100 Atmosphären, wie er in einer niedrigen

Pflanze ebensogut auftreten kann wie in einem hohen Baum, nur der dreihundertste Teil der für die Verdampfung aufgewendeten Wärmemenge nötig ist. In Wirklichkeit wird dieses winzige Mehr an Arbeit gar nicht geleistet, sondern es wird, infolge der Erniedrigung der Dampfspannung, weniger transpiriert. Die Depression der Verdunstung ist sogar ganz beträchtlich (vgl. den Artikel „Xerophyten"). So bedingt die Erschwerung der Wasserbeschaffung rein physikalisch eine Minderung des Wasserverlustes.

Würde das Wasser, wie die vitalistische Hypothese will, durch lebende Zellen in die Höhe gepumpt, so müßte ein 100 m hoher Baum kaum 1% der täglich durch Assimilation gewonnenen Stärke veratmen, um durch chemische Energie die Arbeit der Wasserhebung zu bestreiten (Ewart 1907). Dazu käme dann noch die bei der Wasseraufnahme zu leistende Arbeit, die vorläufig nicht zu schätzen ist.

9. Rückblick über die Mechanik der Wasserversorgung. Wenn die Kohäsionstheorie das Richtige trifft, verursacht die transpirierende Parenchymzelle durch ihre Wasserabgabe unmittelbar auch die Wasserzufuhr. Die lebende Zelle erscheint dabei als ein Apparat, der in der schmiegsamsten Weise das Verhältnis zwischen Wasserverbrauch und Wasserzufuhr reguliert. Sobald die Abgabe für kurze Zeit größer wird als die Aufnahme, wächst die Saugkraft und nimmt die Transpiration ab, bis das dynamische Gleichgewicht wiederhergestellt ist. Ueberwiegt bei günstiger werdenden Bedingungen die Zufuhr, so stellen sich die Saugkraft durch Verminderung und die Transpiration durch Steigerung wieder auf den neuen Gleichgewichtszustand ein. Diese Regulationen verlaufen ohne irgendwelche vitalen Reaktionen und deshalb innerhalb des Bereichs physikalischer Möglichkeit mit unbedingter Sicherheit.

Ist Wurzeldruck vorhanden, so arbeitet dieser mit der von oben reichenden Saugung der Blätter zusammen. Bei hohen Bäumen ist dabei wohl denkbar, daß in größerer Höhe negativer Druck herrscht, während am Grunde der Druck positiv ist. Auch die lebenden Zellen innerhalb der Leitbahnen werden wohl irgendwie, wenigstens zeitweise, an der Beförderung des Wassers beteiligt sein. In welcher Weise, ist freilich ganz unklar. Und das kann als sicher gelten, daß weder der Wurzeldruck noch die Tätigkeit der lebenden Zellen des Holzes zur Zeit der stärksten Transpiration bei einigermaßen erschwerter Wasseraufnahme die Entstehung negativer Spannungen im Gefäßinhalt verhindern können.

Literatur. *Lehr- und Handbücher.* ***Jost,*** *Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 3. Aufl., 1913.* — ***Nathansohn,*** *Der Stoffwechsel der Pflanzen, 1910.* — ***Pfeffer,*** *Pflanzenphysiologie, I, 2. Aufl., 1897.* — ***Sachs,*** *Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., 1887.*

Monographien und Sammelreferate. ***Burgerstein,*** *Die Transpiration der Pflanzen, 1904.* — ***Copeland,*** *The rise of the transpiration stream. Bot. Gaz. 39, 1902.* — ***Czapek,*** *Die Ernährungsphysiologie der Pflanzen seit 1896, Progressus rei botanicae, I, 1907.* — ***Dixon,*** *Transpiration and the ascent of sap. Progressus rei bot., III, 1909.* — ***Strasburger,*** *Ueber den Bau u. die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen, 1891.*

Abhandlungen. Es sind nur die neuesten und außerdem einige ältere, wenig beachtete Arbeiten angeführt. — ***W. H. Brown,*** *The relation of evaporation to the water content of the soil at the time of wilting, Plant World, 15, 1912.* — ***Cannon,*** *A new method of measuring the transpiration of plants in place, Bull. Torrey Bot. Club, 32, 1905.* — ***Clapp,*** *A quantitative study of transpiration, Bot. Gazette, 45, 1908.* — ***Fr. Darwin and Pertz,*** *On a new method of estimating the aperture of stomata, Proc. Roy. Soc. London, B. 84, 1911.* — ***Ewart and Rees,*** *Transpiration and ascent of water under australian conditions, Ann. of Bot., 24, 1910.* — ***Fitting,*** *Die Wasserversorgung und die osmotischen Druckverhältnisse bei den Wüstenpflanzen, Zeitschr. f. Bot., 3, 1911.* — ***Friedrich,*** *Ueber den Einfluß der Witterung auf den Baumzuwachs, Mitteil. a. d. Forstl. Versuchsw. Oesterreichs, 22, 1897.* — ***Hannig,*** *Untersuchungen über die Verteilung des osmot. Drucks in der Pflanze in Hinsicht auf die Wasserleitung, Ber. d. deutsch. Bot. Ges., 30, 1912.* — ***Janse,*** *Der aufsteigende Strom in der Pflanze, I. Jahrb. f. wiss. Bot., 45, 1908, II, ebenda, 52, 1913.* — ***Lepeschkin,*** *Zur Kenntnis des Mechanismus der aktiven Wasserausscheidung der Pflanzen, Beih. Bot. Cbl., 19, I, 1906.* — ***Levshin,*** *On the resistance of wood to filtration in connection with the theory of the movement of water in plants. Kiew 1910.* — ***Livingston,*** *The relation of desert plants to soil moisture and to evaporation, Carnegie Inst. Public. Nr. 50, 1906.* — ***Derselbe,*** *The resistance offered by leaves to transpirational water loss, Plant World, 16, 1913.* — ***Lloyd,*** *The physiology of stomata, Carnegie Inst. Publ. Nr. 82, 1908.* — ***Merwin and Lyon,*** *Sap pressure in the birch stem, Bot. Gazette 48, 1909.* — ***Molisch,*** *Das Offen- und Geschlossensein der Spaltöffnungen, veranschaulicht durch eine neue Methode, Zeitschr. f. Bot., 4, 1912.* — ***Overton,*** *Studies on the relation of the living cells to the transpiration and sap flow in Cyperus, Bot. Gazette, 51, 1911.* — ***Renner,*** *Beiträge zur Physik der Transpiration, Flora, 100, 1910.* — ***Derselbe,*** *Experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Wasserbewegung, Flora, 103, 1911.* — ***Derselbe,*** *Versuche zur Mechanik der Wasserversorgung, 1 u. 2, Ber. d. deutsch. bot. Ges., 30, 1912.* — ***Schaposchnikoff,*** *Ueber das Bluten der Pflanzen, Beih. Bot. Zbl., 28, I, 1912.* — ***Stahl,*** *Zur Biologie des Chlorophylls, Jena 1909.* — ***Thoday and Sykes,*** *Preliminary observations on the transpiration current in submerged water plants, Ann. of Bot., 23, 1909.* — ***Ursprung,*** *Studien über die Wasserversorgung der Pflanzen, Biolog. Zbl., 27,*

1907. — **Derselbe,** *Zur Frage nach der Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen, Beih. Bot. Zbl., 28, I, 1912.* — **Derselbe,** *Ueber die Bedeutung der Kohäsion für das Saftsteigen. Ber. der deutsch. bot. Ges., 31, 1913.* — **Wottschall,** *Ueber die Wasserbewegung in den Pflanzen (russisch). Moskau 1897.*

O. Renner.

Watt

James.

Geboren am 19. Januar 1736 in Greenock in Schottland, gestorben am 25. August 1819 in Heathfield bei Birmingham. Er bildete sich 1755 bis 1756 in London zum Mechaniker aus, ließ sich als Universitätsmechaniker 1757 in Glasgow nieder. Bis 1774 war er als Feldmesser und Zivilingenieur tätig, gab dann diesen Posten auf, um gemeinsam mit Boulton in Soho bei Birmingham eine Maschinenfabrik zu gründen, die ihm Gelegenheit gab, seine Erfindungen im Großen auszuführen; 1800 trat er in den Ruhestand. Er ist der Erfinder der doppelt wirkenden Dampfmaschine. Als Erster benutzte er den Dampf auch zum Niederdrücken des Kolbens; aber erst nach Erfindung der als Wattsches Parallelogramm bekannten Vorrichtung und nach Einführung der Selbststeuerung der Maschine und anderer Verbesserungen war die Maschine in großem Umfang verwendbar. Die Physik verdankt ihm die Einführung der Pferdekraft als Maß der Leistung, sowie die Anwendung der automatisch-graphischen Methode des Indikators.

Literatur. **Muirhead,** *The life of J. Watt. London 1858.* — **Ernst,** *James Watt und die Grundlagen des modernen Dampfmaschinenbaues. Berlin 1897.* — **Arago,** *Oeuvres biographiques I.*

E. Drude.

Weber

Ernst Heinrich.

1790 bis 1878. Biolog in Leipzig, daselbst seit 1821 Ordinarius der Anatomie und Physiologie. Er stammte aus Wittenberg, studierte und promovierte daselbst 1815, habilitierte sich 1817 in Leipzig, wurde 1818 a. o. Professor der vergleichenden Anatomie, legte 1866 die Professur der Physiologie und 1871 auch die der Anatomie nieder. Seine verdienstlichen Arbeiten betreffen die Anwendung der physikalischen Wellenlehre auf die Blutbewegung, Arbeiten, die er zusammen mit seinem Bruder Eduard verfaßte, ferner die Tastempfindung und die Mechanik der Gehörknöchelchen. Die überwiegende Zahl dieser Arbeiten ist in akademischen Programmen und Gelegenheitsschriften veröffentlicht. Eine Sammlung dieser Programmabhandlungen erschien in 3 Heften (Leipzig 1851); sie enthalten 1. die Schriften über den Puls, die Resorption, Gefühl und Gehör (1834); 2. über die Geschlechtswerkzeuge, über die roten und lymphatischen Blutkörperchen, über die Grundfasern der Faserstoffe, Flimmerzellen, Nutzen des Herzbeutelwassers, Bau und Funktion von Leber (1835 bis 1848); 3. über die Irisbewegung (1821 und 1851). Seine berühmte Wellenlehre erschien 1825.

Literatur. *Biogr. Lex. ed. Pagel.*

J. Pagel.

Weber

Wilhelm Eduard.

Geboren am 24. Oktober 1804 zu Wittenberg als Sohn des Theologieprofessors Michael Weber, gestorben am 23. Juni 1891 in Göttingen. Durch den Akustiker Chladni, einen Mitbewohner desselben Hauses, wurde frühzeitig sein Interesse für Naturwissenschaften geweckt, deren Studium er sich unter Leitung seines älteren Bruders, des späteren Leipziger Anatomen Ernst Heinrich Weber, mit Eifer widmete. Als 1815 nach Vereinigung der Wittenberger Universität mit Halle die Familie Weber dorthin übersiedelte, besuchte Wilhelm Weber das Pädagogium des Waisenhauses, später die Universität und promovierte 1826. Im Jahre 1828 wurde er zum außerordentlichen Professor in Halle ernannt, 1831 auf Veranlassung von Gauß als Ordinarius der Physik nach Göttingen berufen. 1837 wurde er wegen seines Protestes gegen die Aufhebung der Verfassung — als einer der „Göttinger Sieben" — seines Amtes entsetzt und lebte als Privatmann in Göttingen, bis er 1843 als Professor der Physik nach Leipzig berufen wurde, nahm aber nach seiner Rückberufung 1849 die Göttinger Stellung wieder ein bis zu seinem Tode. Als Student noch, 1825, gab Weber gemeinsam mit seinem Bruder Ernst Heinrich Untersuchungen über die Wellenlehre heraus. In Göttingen trat er in nahe Beziehung zu Gauß, mit dem er gemeinsame Untersuchungen über Erdmagnetismus unternahm. Im Verlauf dieser Arbeiten entstand der erste elektrische Telegraph, 1833, der zum Nachrichtendienst zwischen dem physikalischen Institut und der Sternwarte benutzt wurde. Während seiner Leipziger Zeit erschien die erste Abhandlung über „elektrodynamische Maßbestimmungen", worin er sein elektrodynamisches Grundgesetz aufstellte; in der zweiten führte er die elektrischen Größen auf die Einheit von Länge, Zeit und Masse zurück; der Elektrikerkongreß in Paris hat sie in die Praxis eingeführt. Es seien hier noch erwähnt seine Untersuchungen über Magnetismus und Diamagnetismus und eine mit Rudolf Kohlrausch unternommene Arbeit, die als Verhältnis der absoluten elektromagnetischen und elektrostatischen Stromeinheit die Lichtgeschwindigkeit fand, eine Beziehung, die später durch die Maxwellsche Elektrodynamik ihre innere Begründung fand.

Literatur. *Nekrologe von* **Heinrich Weber,** *Breslau 1893, und von* **Eduard Riecke,** *Göttingen 1892.*

E. Drude.

Websky

Christian Friedrich Martin.

Geboren am 17. Juli 1824 zu Wüstegiersdorf, Kreis Waldenburg in Schlesien; gestorben am 27. November 1886 zu Berlin. Nach Besuch des Friedrich Wilhelm-Gymnasiums zu Berlin entschloß er sich für das Bergfach und erhielt von 1843 ab in den Bergwerksbezirken Oberschlesiens seine praktische Vorbildung. 1846 begann er seine Fachstudien in Berlin, wo ihn besonders die mineralogischen Vorlesungen von Chr. S. Weiß fesselten, und ging dann nach Freiburg und Bonn; 1849 trat er wieder in die Praxis ein, wurde 1850 Bergreferendar, 1856 Bergassessor, 1861 Oberbergrat und Mitglied des Oberbergamtes in Breslau. Da er sich bis dahin nur nebenher mit wissenschaftlichen Arbeiten hatte beschäftigen können, trat er, um ganz seinen Neigungen nachzugehen, 1865 aus dem behördlichen Dienstzweig aus, wurde, nachdem er dort schon vorher zum Ehrendoktor der philosophischen Fakultät ernannt worden war, in Breslau Privatdozent, 1868 außerordentlicher Professor und nach dem Tode G. Roses 1873 zu dessen Nachfolger als ordentlicher Professor der Mineralogie und Direktor der mineralogischen Sammlungen nach Berlin berufen, 1875 auch zum Mitglied der Akademie der Wissenschaften gewählt und 1886 zum Geheimen Bergrat ernannt.

Auf dem Gebiete der theoretischen Kristallographie, die Websky am meisten anzog, ist das nach seinem Tode erschienene „Lehrbuch der berechnenden Kristallographie“ als Zusammenfassung seiner in einer größeren Anzahl von Einzelabhandlungen niedergelegten Ideen zu nennen. Um die physikalische Mineralogie hat er sich durch Beschreibung eines nach seinen Angaben konstruierten Goniometers, ferner durch sein erstes größeres Werk „Die Mineralspezies nach den für das spezifische Gewicht derselben angenommenen und gefundenen Werten“ verdient gemacht. Auf dem Gebiete der chemischen Mineralogie ist er durch ausgezeichnete Analysen bekannt geworden. Als besonderes Verdienst ist ihm anzurechnen, daß er in seinen zahlreichen Arbeiten, die sich mit der genauen Beschreibung der Mineralien befassen, nicht nur ihre besonderen kristallographischen, physikalischen und chemischen Verhältnisse geschildert, sondern ganz besonders auf ihr charakteristisches Vorkommen in der Natur und ihre Paragenesis mit anderen Mineralien aufmerksam gemacht hat. Als einer der Ersten bediente er sich auch der optischen Methoden bei der Untersuchung von Dünnschliffen.

Literatur. *N. Jahrb. f. Mineralogie, 1887, I.* — *v. Rath, Lit. Ber. d. niederrhein. Ges. 1887.* — *Allg. Deutsche Biogr.*

K. Spangenberg.

Wechsellagerung.

Das mehr oder minder regelmäßige Abwechseln verschiedenartiger Gesteine (z. B. Mergel und Sandsteine) innerhalb eines Gesteinskomplexes (vgl. die Artikel „Schichtung“ und „Schichtenbau“).

Wechselströme.

I. Grundbegriffe. 1. Definitionen. 2. Anwendung und Erzeugung von Wechselströmen. 3. Momentanwerte, Mittelwerte und ihre Messung. II. Einwelliger Wechselstrom. 1. Scheitelwert, Phase, Phasenwinkel. 2. Das Vektordiagramm. 3. Komplexes Rechnen. 4. Effektivwert und Leistung einwelliger Ströme. 5. Wechselstromkreise: a) Reiner Widerstand. b) Drosselspule. c) Kondensator. d) Reihenschaltungen. e) Parallelschaltungen. f) Gemischte Schaltungen. g) Kreise mit Gegeninduktivität; allgemeiner Transformator; Wirbelströme. 6. Mehrphasenströme. III. Mehrwelliger Strom. 1. Zerlegung nach dem Fourierschen Theorem. 2. Effektivwert und Leistung mehrwelliger Ströme. 3. Stromkreise. IV. Ausgleichsvorgänge.

I. Grundbegriffe.

1. Definitionen. Die im folgenden aufgestellten Grundbegriffe und Rechenregeln gelten für periodisch veränderliche Größen aller Art. Sie sind also z. B. auf Wechselströme, Wechselspannungen, Wechselfelder und Wechselflüsse in gleicher Weise anwendbar, und es geschieht nur der Kürze des Ausdrucks wegen, wenn im folgenden zunächst immer nur von Wechselströmen gesprochen wird.

Als Wechselstrom kann man jeden elektrischen Strom bezeichnen, dessen Stärke periodisch veränderlich ist, der also die Eigenschaft hat, daß jeder zu irgendeiner Zeit t vorhandene Stromwert i nach Ablauf eines festen Zeitraumes, der Periodendauer T, wiederkehrt (Fig. 1 u. 2). Der reziproke Wert

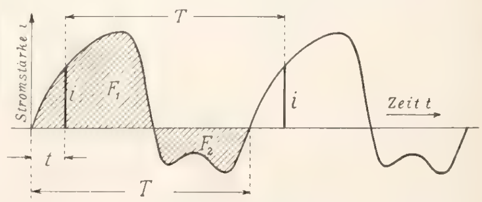


Fig. 1. Periodisch veränderlicher Strom.

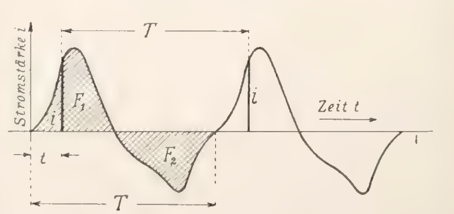


Fig. 2. Reiner Wechselstrom.

$$n = \frac{1}{T}$$

der in Sekunden gemessenen Periodendauer heißt die Frequenz.

Von einem Wechselstrome im engeren Sinne wird außerdem noch verlangt, daß die gesamte Elektrizitätsmenge, die von ihm während einer ganzen Periode übertragen wird, gleich Null sei. Diese Forderung kommt darauf hinaus, daß die von der Stromkurve und der Zeitachse eingeschlossenen Flächenteile F_1 oberhalb der Zeitachse den Flächenteilen F_2 unterhalb der Zeitachse inhaltsgleich sein sollen. Ist sie, wie in dem Beispiel der Figur 2 erfüllt, so spricht man auch von einem reinen Wechselstrome. Der Grund hierfür ist der, daß jeder nicht reine Wechselstrom, wie der in Figur 1 dargestellte, aufgefaßt werden kann als Summe eines reinen Wechselstromes und eines Gleichstromes i_0. Man kann nämlich stets der Zeitachse durch Parallelverschiebung eine Lage t′ geben, für welche die Flächen F_1 und F_2 einander inhaltsgleich sind (Fig. 3). Daß die Summe des so

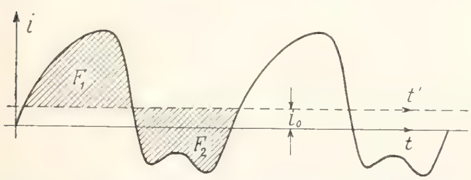


Fig. 3. Zerlegung des periodisch veränderlichen Stromes nach Figur 1 in einen reinen Wechselstrom und einen Gleichstrom.

gefundenen reinen Wechselstromes und des Gleichstromes i_0 tatsächlich in jedem Augenblicke den wirklichen Strom ergibt, ist aus der Figur 3 ohne weiteres ersichtlich. Im übrigen ist der Verlauf eines reinen Wechselstromes innerhalb einer Periode keiner weiteren Bedingung unterworfen; insbesondere kann auch die Stromkurve die Zeitachse innerhalb dieses Zeitraumes mehrfach durchschneiden.

Die Theorie der Wechselstromerscheinungen gestaltet sich am einfachsten unter der Voraussetzung einer sinusförmigen Stromkurve (Fig. 4). Da diese Kurvenform

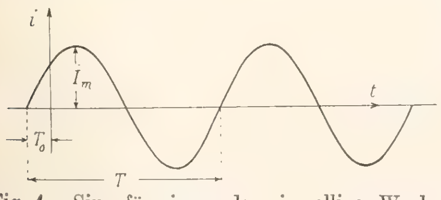


Fig. 4. Sinusförmiger oder einwelliger Wechselstrom.

außerdem große praktische Vorteile besitzt, ist man bestrebt, die Wechselstromerzeuger so einzurichten, daß der von ihnen gelieferte Strom möglichst genau diesen Verlauf hat, was jedoch nicht immer zu erreichen ist. Die theoretische Behandlung der nicht sinusförmigen Ströme baut sich auf der Theorie der Sinusströme auf. Wir wollen deshalb die Betrachtung dieser Ströme, die aus dem im dritten Abschnitte zu erörternden Grunde auch einwellige Ströme genannt werden, voranstellen. Bevor jedoch auf die Gesetze der Wechselstromvorgänge eingegangen wird, ist noch einiges über das Anwendungsgebiet, die Erzeugung und die Messung von Wechselströmen und Wechselspannungen zu sagen.

2. Anwendung und Erzeugung von Wechselströmen. Eines der wichtigsten Anwendungsgebiete des Wechselstromes ist die Uebertragung von Energie auf große Entfernungen. Hier ist der Wechselstrom dem Gleichstrom weit überlegen, weil der Uebergang von niedriger Spannung auf hohe und umgekehrt beim Wechselstrom leichter, wirtschaftlicher und in weiteren Grenzen möglich ist, als beim Gleichstrom. Das ist wichtig, weil die Spannung, mit der die verschiedenen Teile einer Krafterzeugungs- und -verteilungsanlage am wirtschaftlichsten und sichersten zu betreiben sind, für jeden dieser Teile im allgemeinen eine andere ist. Für die Dynamomaschinen eines größeren Kraftnetzes werden gewöhnlich Spannungen zwischen 1000 und 15000 Volt verwendet. Die obere Grenze bestimmt sich durch die Schwierigkeit, die Wickelung für höhere Spannungen genügend sicher zu isolieren.

In der Fernleitung, wo die Isolationsschwierigkeiten leichter zu überwinden sind, geht man mit der Spannung häufig noch bedeutend höher; neuerdings bis 150000 V. Der Vorteil der hohen Spannung ergibt sich hier aus der Beziehung, daß die übertragene Leistung dem Produkt aus Strom und Spannung proportional ist. Je höher die Spannung ist, um so geringer wird bei gegebener Leistung die Stromstärke und hiermit auch der erforderliche Drahtquerschnitt und der Preis der Fernleitung. Da die hohe Spannung jedoch gewöhnlich den Stromverbrauchern aus verschiedenen Gründen nicht zugeführt werden kann, muß der Wechselstrom an der Verbrauchsstelle zunächst wieder auf die geeignete niedrige Spannung gebracht werden. Die Apparate zur Umwandlung der Spannung eines Wechselstromes heißen Transformatoren; ihre Einrichtung und Wirkungsweise wird in dem Artikel „Transformatoren" beschrieben.

Die Frequenz des Wechselstromes liegt in elektrischen Kraftnetzen zwischen 15 und 60 Perioden. Der niedrige Wert von 15 Perioden kommt für die elektrische Beleuchtung nicht in Frage, weil sich hierbei die Stromschwankungen bereits in einem höchst unangenehmen Flimmern der elektrischen

Lampen bemerkbar machen. Man geht daher in Lichtnetzen nicht unter die Frequenz 40 hinab; im Durchschnitt werden 50 Perioden gewählt. Dagegen stellen sich Elektromotoren für Wechselstrom in der Herstellung und im Betriebe um so günstiger, je niedriger die Frequenz ist; deshalb wird in reinen Kraftnetzen, besonders im Betriebe elektrischer Bahnen, vielfach die Frequenz 15, $16^2/_3$ ($= {}^{50}/_3$) oder 25 verwendet.

Für die Zwecke der Beleuchtung und Kraftübertragung wird der Wechselstrom ausschließlich von Maschinen geliefert (vgl. den Artikel „Dynamomaschinen"). Hochfrequente Wechselströme für Meßzwecke und für die Signalübertragung mittels elektromagnetischer Wellen können auch aus Gleichstrom mittels des elektrischen Lichtbogens erzeugt werden (vgl. den Artikel „Schwingungen. Elektrische Schwingungen"). Man gelangt auf diesem Wege zu Frequenzen bis zur Größenordnung $n = 10^8$ hinauf. Ein anderer Apparat, in dem Gleichstrom in hochfrequenten Wechselstrom umgewandelt wird, ist das Mikrophon, dessen Einrichtung in dem Artikel „Telegraphie und Telephonie" erläutert ist. Spricht man gegen die Schallplatte dieses Apparates, so entstehen in dem Stromkreise Wechselströme, deren Frequenz und Dauer (und deren Stärke angenähert) derjenigen der Schallwellen entspricht. Die mittlere Frequenz der Sprechströme ist von mehreren Beobachtern auf verschiedenen Wegen übereinstimmend zu rund 800 Perioden bestimmt worden.

3. Momentanwerte, Mittelwerte und ihre Messung. Unter der Messung eines Wechselstromes ist sinngemäß zunächst die Bestimmung des zeitlichen Verlaufes der Stromstärke während einer Periode zu verstehen. Hierfür sind verschiedene Verfahren und Einrichtungen angegeben worden, die in dem Artikel „Elektrischer Strom" ausführlich beschrieben sind. Die Kenntnis des zeitlichen Verlaufes eines Wechselstromes, kurz gesagt, der „Stromkurve" ist für viele wissenschaftliche und technische Untersuchungen von der größten Bedeutung. In dem praktischen Betriebe einer Wechselstromanlage kommt jedoch die Aufnahme der Stromkurve weniger in Frage als die Feststellung eines gewissen Mittelwertes des Stromes; und dies meint man in der Tat, wenn man in dem landläufigen Sinne von der „Messung" eines Wechselstromes spricht.

Die Grundsätze, nach denen der genannte Mittelwert zu bilden ist, ergeben sich am einfachsten bei der Betrachtung eines praktischen Beispiels. Der Wechselstrom möge etwa den Leuchtfaden einer Glühlampe durchfließen. Ist R der Widerstand des Fadens, so ist Ri^2dt die in dem Zeitteilchen dt in dem Faden gebildete Stromwärme, wenn i die Stromstärke ist, die während des Zeitteilchens dt herrscht.

Die während einer vollen Periode in dem Faden erzeugte Wärme ist

$$\sum_T Ri^2dt = R\sum_T i^2dt.$$

Maßgebend für die Erwärmung und somit für die Leuchtintensität des Fadens ist die in der Zeiteinheit freiwerdende Wärme; sie ergibt sich aus dem vorigen Ausdrucke zu

$$P = \frac{R}{T}\sum_T i^2dt \quad . \; . \; . \; . \; . \; (a)$$

Der Wechselstrom ist gleichwertig einem Dauerstrom I, der dieselbe Leistung P in dem Leuchtdraht in Wärme umsetzt, der sich also aus der Beziehung

$$P = RI^2 \quad . \; . \; . \; . \; . \; . \; (b)$$

bestimmt. Aus (a) und (b) folgt

$$I = \sqrt{\frac{1}{T}\sum i^2dt} \quad . \; . \; . \; . \; . \; (c)$$

Der dem Wechselstrom gleichwertige Dauerstrom I ist hiernach gleich einem aus den Momentanwerten i gebildeten Mittelwerte besonderer Art, nämlich der Quadratwurzel aus dem mittleren Quadrate dieser Werte. Er heißt der wirksame oder effektive Mittelwert des Stromes, kurz der „Effektivwert". Dieser Wert besitzt allgemeine Bedeutung in der Wechselstromtechnik. Das kommt daher, daß auch die übrigen praktisch angewendeten Stromwirkungen dem Quadrate des Stromes in jedem Augenblick proportional sind, z. B. die mechanischen Kräfte in dem magnetischen Felde eines Stromes.

Entsprechendes gilt von dem elektrischen Felde einer wechselnden Ladung, wo gleichfalls die mechanischen Kräfte in jedem Augenblicke dem Quadrate der Ladung, und daher auch dem Quadrate der Spannung proportional sind. Demgemäß spricht man auch von dem Effektivwert einer Wechselspannung und überträgt diesen Begriff überhaupt auf jede periodisch veränderliche Größe.

Aus dem soeben Ausgeführten folgt ohne weiteres, daß Hitzdrahtamperemeter und Elektrodynamometer den Effektivwert anzeigen, wenn sie von einem Wechselstrom durchflossen werden. Ebenso geben Elektrometer den Effektivwert einer an sie angelegten Wechselspannung an.

Dagegen liefert ein Drehspulenamperemeter mit permanentem Magnet überhaupt keinen Ausschlag, wenn ein reiner Wechselstrom die Spule durchfließt. Denn die Kräfte, die die Spule in dem konstanten

Felde erfährt, sind dem Strom in jedem Augenblicke proportional; sie heben sich daher im Mittel während einer Periode vollständig auf. Die Spule würde mit der Frequenz des Wechselstromes hin- und herschwingen, wenn sie masselos wäre; da sie aber eine große Trägheit besitzt, kommt praktisch nur die Resultierende der schnell veränderlichen Kräfte zur Wirkung, die, wie gesagt, Null ist. Mit einem Drehspulenamperemeter kann man daher feststellen, ob ein veränderlicher Strom ein reiner Wechselstrom ist, oder ob er eine Gleichstromkomponente enthält (z. B. der Strom nach Fig. 1); nur diese wird von dem Instrument angezeigt.

II. Einwelliger Wechselstrom.

1. Scheitelwert, Phase, Phasenwinkel. Ein einwelliger (sinusförmiger) Strom nach Figur 4 wird durch den Ausdruck

$$i = I_m \sin \omega(t + T_0) = I_m \sin (\omega t + \varphi)$$

dargestellt. Die Größe

$$\omega = \frac{2\pi}{T} = 2\pi n$$

wird als „Kreisfrequenz" bezeichnet. I_m ist der „Scheitelwert" oder die „Amplitude" des Wechselstromes. Den augenblicklichen Wert i des Stromes nennt man auch die „Phase" des Stromes zur Zeit t; das zugehörige Argument $\omega(t + T_0)$ heißt der „Phasenwinkel"; er nimmt im Augenblick $t = 0$ den Wert $\omega T_0 = \varphi$ an.

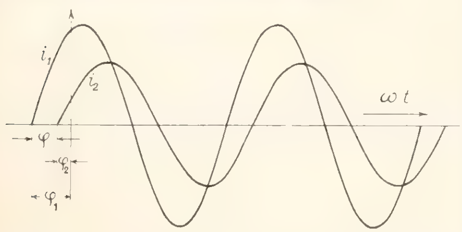


Fig. 5. Phasenverschobene Sinusströme.

In Figur 5 sind zwei Wechselstromkurven i_1 und i_2 von gleicher Frequenz aufgetragen, die zu verschiedenen Zeiten durch Null gehen. Als Abszisse ist hier nicht die Zeit t, sondern der ihr proportionale Winkel ωt verwendet.

Die beiden Ströme werden durch die analytischen Ausdrücke

$$i_1 = I_{m_1} \sin (\omega t + \varphi_1)$$

und

$$i_2 = I_{m_2} \sin (\omega t + \varphi_2)$$

dargestellt. Den Unterschied $\varphi_1 - \varphi_2 = \varphi$ nennt man die „Phasenverschiebung" der beiden Ströme gegeneinander. Man sagt auch „der Strom i_1 gehe dem Strom i_2 in der Phase um den Winkel φ voran", oder „der Strom i_2 bleibe um den Phasenwinkel φ hinter dem Strom i zurück", womit zum Ausdruck gebracht wird, daß i_1 seinen Scheitelwert (oder seine Nullwerte) früher annimmt, als i_2; der Zeitunterschied ist gleich $\frac{\varphi}{\omega}$.

2. Das Vektordiagramm. Man denke sich eine Strecke OA (Fig. 6) von der Länge

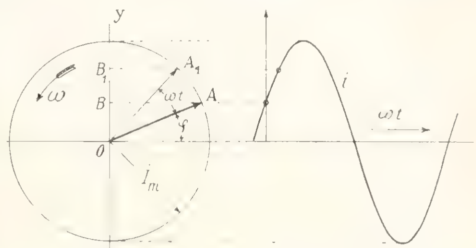


Fig. 6. Erläuterung des Vektordiagramms von Wechselstromgrößen.

I_m um ihren einen Endpunkt O mit der konstanten Winkelgeschwindigkeit ω rotierend. Der Drehsinn sei der positive, also entgegengesetzt dem des Uhrzeigers. Im Augenblick $t = 0$ soll die bewegliche Strecke die gezeichnete Lage OA haben. Ihre Projektion auf die Vertikale Oy ist dann

$$OB = I_m \sin \varphi \text{ für } t = 0.$$

Nach Ablauf der Zeit t hat sich die Strecke um den Winkel ωt weitergedreht und ist nach OA_1 gelangt. Ihre Projektion auf die Vertikale ist nun

$$OB_1 = I_m \sin (\omega t + \varphi).$$

Das heißt, die Projektion der bewegten Strecke auf die Vertikale ist in jedem Augenblicke numerisch gleich der Stärke eines Wechselstromes

$$i = I_m \sin (\omega t + \varphi).$$

Die Stromkurve ist in Figur 6 ebenfalls gezeichnet; sie ergibt sich offenbar dadurch, daß man in einem rechtwinkligen Koordinatensystem die Winkel ωt in einem passenden Maßstabe als Abszissen und die zugehörigen Projektionen OB als Ordinaten aufträgt. Der zeitliche Verlauf des Wechselstromes ist hiernach vollständig bestimmt, wenn die Anfangslage OA der beweglichen Strecke gegeben ist; diese ist durch die Angabe des Scheitelwertes I_m und des Phasenwinkels φ festgelegt. Eine Strecke, bei der es sowohl auf die Länge als auch auf die Richtung ankommt, heißt allgemein ein „Vektor". Der Vektor OA bestimmt nach dem soeben Gesagten den Wechselstrom voll-

ständig und eindeutig; er kann daher als Symbol für einen solchen Strom gelten.

Der Nutzen dieser Darstellung ergibt sich aus der folgenden Betrachtung. Gegeben sind zwei Wechselströme

$$i_1 = I_{m_1} \sin(\omega t + \varphi_1)$$

und

$$i_2 = I_{m_2} \sin(\omega t + \varphi_2),$$

und es soll die Summe $i_1 + i_2$ gebildet werden. Der Strom i_1 möge durch den Vektor OA_1, der Strom i_2 durch OA_2 dargestellt werden (Fig. 7). Man denke sich ein Parallelogramm OA_1AA_2 mit den Seiten OA_1 und OA_2 konstruiert und die Diagonale OA gezogen. Dann wird das Parallelogramm mit der Winkelgeschwindigkeit ω in Pfeilrichtung rotieren, da die Seiten OA_1 und OA_2 dies tun. Nun lehrt eine einfache geometrische Betrachtung, daß stets die Projektion OB der Diagonale gleich ist der Summe der Projektionen OB_1 und OB_2 der beiden Seiten, welches auch immer die Lage des Parallelogramms sei. Da nun $OB_1 = i_1$ und $OB_2 = i_2$, so ist

$$OB = i_1 + i_2.$$

Das heißt, die Summe zweier Wechselströme wird dargestellt durch einen Vektor OA, der gleich ist der vektoriellen Summe aus den beiden Vektoren OA_1 und OA_2 der beiden Ströme.

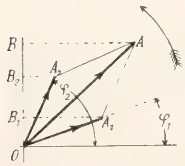


Fig. 7. Zusammensetzung zweier Wechselstromvektoren.

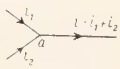


Fig. 8.

Die Summe zweier Ströme erhält man zum Beispiel nach der Vereinigung dieser Ströme in einem Knotenpunkte a (Fig. 8). Der vorstehende Satz liefert hier das zunächst etwas paradox erscheinende Ergebnis, daß die durch den Scheitelwert OA gemessene Stärke des Gesamtstromes $i_1 + i_2$ kleiner ist als die Summe der Scheitelwerte $OA_1 + OA_2$ der beiden Teilströme; sie kann, wie leicht ersichtlich, sogar kleiner werden als jeder der Einzelwerte OA_1 und OA_2 (wenn die Phasenverschiebung $\varphi_2 - \varphi_1$ groß ist). Entsprechendes gilt von der Reihenschaltung von Wechselspannungen.

Eine Figur, in der, wie in Figur 7, einwellige periodische Größen durch Vektoren symbolisch dargestellt sind, nennt man ein „Vektordiagramm". Aus der vorstehenden Entwickelung ersieht man, daß die symbolischen Vektoren von Wechselstromgrößen ebenso zusammenzusetzen sind, wie die Kräfte in der Mechanik.

3. Komplexes Rechnen. Die Darstellung der Wechselstromgrößen im Vektordiagramm hat sich für die Behandlung von Wechselstromvorgängen als außerordentlich fruchtbar erwiesen. Sie ist vor allem sehr anschaulich. Diesem Vorteil steht nur der Nachteil gegenüber, daß sie sich zur Berechnung der Vorgänge weniger eignet, besonders wenn das Vektorbild nicht ganz einfach ist. Die Anschaulichkeit dieses Bildes hat daher schon frühzeitig den Wunsch erweckt, ihm ein Analogon in der Rechnung zur Seite zu stellen; mit anderen Worten, das Vektorbild in die Sprache der Algebra zu übersetzen.

Da ein Vektor in der Ebene ein zweidimensionales Gebilde ist, gelingt diese Absicht nur durch die Verwendung zweidimensionaler Zahlen, d. h. der komplexen Zahlen.

Man denkt sich die Ebene des Vektordiagramms (Fig. 9) zugleich als die Gaussische Zahlenebene; der Drehpunkt O der Vektoren sei ihr Nullpunkt. Nun ist der Vektor OA, der die Sinuslinie

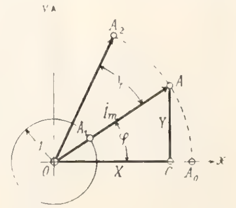


Fig. 9. Beziehung zwischen einem Diagrammvektor und der zugehörigen komplexen Zahl.

$$I_m \sin(\omega t + \varphi)$$

vertritt, durch die Lage seines Endpunkts A vollständig bestimmt. Dem Punkte A ist aber in der Gaussischen Ebene die komplexe Zahl

$$\mathfrak{J} = X + jY$$

zugeordnet $(j = \sqrt{-1})$. Dabei ist, wie der Augenschein lehrt (Fig. 9):

$$X = I_m \cos \varphi$$

$$Y = I_m \sin \varphi$$

$$I_m = \sqrt{X^2 + Y^2} = |\mathfrak{J}|$$

$$\operatorname{tg}\varphi = \frac{Y}{X}$$

Der Vektor OA und die zugehörige Sinuslinie werden daher auch durch die komplexe Zahl $\mathfrak{J}$ symbolisch dargestellt. Umgekehrt läßt sich jede komplexe Zahl $\mathfrak{J}$ als Sinnbild eines Vektors auffassen. Die beiden Arten der Darstellung vertreten einander vollständig. Insbesondere sind zwei verschiedene komplexe Zahlen $\mathfrak{J}_1$ und $\mathfrak{J}_2$ ebenso zu addieren wie Vektoren.

Die komplexe Zahl $\mathfrak{J}$ erscheint hier zunächst als Resultierende aus ihrer horizontalen (reellen) Komponente X und ihrer vertikalen (imaginären) Komponente jY. Für manche Betrachtungen in der Wechselstromlehre erweist sich jedoch eine andere Form dieser Zahlen als zweckmäßiger. Es ist

$$\mathfrak{J} = X + jY = I_m(\cos\varphi + j\sin\varphi).$$

Der Klammerausdruck $\cos\varphi + j\sin\varphi$ stellt den Punkt A_1 dar, in dem der Vektor OA den Kreis um O mit dem Radius 1 trifft. Eine andere Form dieses Ausdruckes ist bekanntlich

$$e^{j\varphi}$$

worin $e = 2{,}71828\ldots$ die Basis der natürlichen Logarithmen ist.

Man kann daher auch schreiben

$$\mathfrak{J} = I_m e^{j\varphi}$$

Hier erscheint nun die komplexe Zahl $\mathfrak{J}$ dargestellt durch ihren Betrag (die Amplitude) I_m und ihr Argument (Phasenwinkel) φ.

I_m allein würde, als komplexes Symbol aufgefaßt, den Vektor OA_0 darstellen, der mit der horizontalen Achse Ox (der Achse der reellen Zahlen) zusammenfällt. Die Hinzunahme des Faktors $e^{j\varphi}$ ergibt den Vektor $\mathfrak{J}$, ist also gleichbedeutend mit einer Drehung des Vektors $I_m = OA_0$ um den Winkel φ. Dies gilt nun allgemein; so würde z. B.

$$\mathfrak{J}e^{j\psi}$$

den Vektor OA_2 in Figur 9 bedeuten, der aus dem Vektor $\mathfrak{J}$ hervorgeht, wenn man diesen um den Winkel ψ im Sinne einer positiven (Links-) Drehung weiter verdreht.

Deshalb läßt sich in der komplexen Rechnung auch die Drehung der Vektoren selbst mit der Winkelgeschwindigkeit ω durch die Hinzunahme des Faktors

$$e^{j\omega t}$$

zum Ausdruck bringen. Im allgemeinen läßt man aber diesen Faktor weg, da es auf die Drehung der Vektoren (d. h. auf die zeitliche Aenderung der Wechselstromgrößen) in vielen Fällen weniger ankommt als auf die gegenseitige Lage der Vektoren (d. h. auf die Phasenverschiebungen).

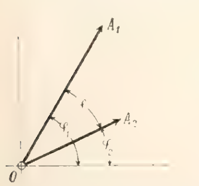


Fig. 10. Vektordiagramm zweier in der Phase gegeneinander verschobenen Wechselstromgrößen.

Die in Figur 5 abgebildeten Sinuskurven mögen in Figur 10 durch die entsprechend bezeichneten Vektoren OA_1 und OA_2 dargestellt sein. Es ist dann nach dem soeben Gesagten

$$OA_1 = \mathfrak{J}_1 = I_{m_1} e^{j\varphi_1}$$

$$OA_2 = \mathfrak{J}_2 = I_{m_2} e^{j\varphi_2}$$

Setzt man nun

$$\frac{I_{m_1}}{I_{m_2}} = r;\quad \varphi_1 - \varphi_2 = \varphi,$$

so wird

$$\mathfrak{J}_1 = \mathfrak{J}_2 r\, e^{j\varphi},$$

d. h. $\mathfrak{J}_1$ geht aus $\mathfrak{J}_2$ hervor durch Multiplikation mit r und Vorwärtsdrehung um die Phasendifferenz φ. Nun kann hier die Größe $re^{j\varphi}$ als komplexer Faktor

$$\mathfrak{r} = re^{j\varphi} = a + jb$$

mit den Komponenten

$$a = r\cos\varphi$$

$$b = r\sin\varphi$$

aufgefaßt werden. Man kann somit

$$\mathfrak{J}_1 = \mathfrak{r}\mathfrak{J}_2$$

setzen. Der Umstand, daß eine solche einfache lineare Beziehung zwischen den beliebigen Vektoren $\mathfrak{J}_1$ und $\mathfrak{J}_2$ immer angesetzt werden kann, ist von großer Bedeutung; er hat zur Folge, daß mittels der komplexen Rechnung Wechselstromkreise und -verzweigungen ebenso einfach behandelt werden können wie die entsprechenden Gleichstromprobleme.

Aus der vorher entwickelten vollständigen Vertretbarkeit des komplexen Symbols durch das Vektorsymbol oder durch die zugehörige Sinuslinie folgt weiter, daß sich mit der komplexen Rechnung auch stets eine wohlbestimmte physikalische Vorstellung verbinden läßt, und zwar nicht nur im Ansatze und im Ergebnis, sondern auch mit den einzelnen Schritten der Rechnung selbst. Das wird aus den später mitgeteilten Anwendungsbeispielen noch deutlicher hervorgehen.

4. Effektivwert und Leistung einwelliger Ströme. Für einen Sinusstrom kann der im Abschnitt I 3 Gleichung (c) S. 560 definierte Effektivwert in einfacher Weise berechnet werden.

Ist

$$i = I_m \sin(\omega t + \varphi),$$

so wird

$$i^2 = I_m{}^2 \sin^2(\omega t + \varphi) = \frac{I_m{}^2}{2}\,[1 - \cos(2\omega t + \varphi)].$$

In Figur 11 ist die Kurve für i und diejenige für i^2 gezeichnet. Diese ist, wie man sieht, eine Sinuskurve von der doppelten Frequenz. Der Ausdruck

$$\frac{1}{T}\Sigma i^2 dt,$$

der den Mittelwert von i^2 darstellt, bedeutet daher die Ordinate der punktierten Mittel-

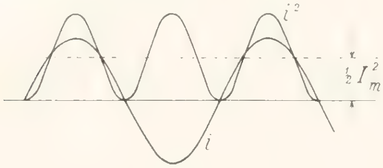


Fig. 11.

linie dieser Kurve, also die Größe $\frac{1}{2}I_m^2$. Der gesuchte Effektivwert wird somit

$$I = \frac{I_m}{\sqrt{2}} = 0{,}707\ I_m.$$

Da sich der Effektivwert von dem Scheitelwert nur durch den Faktor $\frac{1}{\sqrt{2}}$ unterscheidet, stellt in dem Vektordiagramm der Wechselstromgrößen die Länge jedes Vektors zugleich auch seinen Effektivwert dar, wenn der Maßstab passend gewählt wird. Die Effektivwerte werden im folgenden mit großen lateinischen Buchstaben bezeichnet; die Scheitelwerte erhalten, wie bisher, den Index m.

In einem Stromzweige fließe der Wechselstrom

$$i = I_m \sin \omega t.$$

Die Spannung, die zwischen den Enden des Zweiges herrscht, hängt natürlich von der Beschaffenheit dieses Zweiges ab. Wir werden im folgenden Abschnitt sehen, daß in vielen Fällen die Spannung ebenfalls sinusförmig (mit der Kreisfrequenz ω) ist, daß aber im allgemeinen zwischen dem Strome und der Spannung eine Phasenverschiebung φ besteht, die positiv oder negativ sein kann. Dem entspricht der Ansatz für die Spannung

$$e = E_m \sin(\omega t + \varphi).$$

Die dem Zweige zugeführte Leistung ist in jedem Augenblicke

$$ei = E_m I_m \sin \omega t \sin(\omega t + \varphi)$$
$$= \frac{1}{2} E_m I_m [\cos \varphi - \cos(2\omega t + \varphi)]$$

(nach einer bekannten trigonometrischen Formel). Die Leistung pendelt also (Fig. 12) mit der doppelten Frequenz um einen Mittelwert

$$A = \frac{1}{2} E_m I_m \cos \varphi = EI \cos \varphi$$

Nur wenn $\varphi = 0$, also $\cos \varphi = 1$ ist, ist die Leistung ei beständig positiv. In allen anderen Fällen ist die dem Zweige zugeführte Leistung während eines Teiles der Periode negativ; das heißt, der Zweig gibt während dieser Zeit Energie an das Netz zurück. Das kann natürlich, sofern

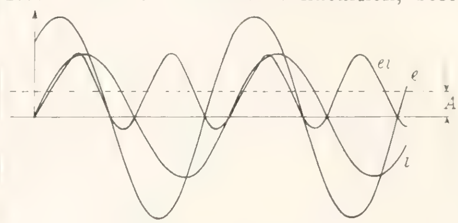


Fig. 12. Zeitlicher Leistungsverlauf im Wechselstromkreise.

der Zweig keine Stromquellen enthält, nur solche Energie sein, die in dem vorhergehenden Teil der Periode in dem Zweige irgendwo aufgespeichert worden ist (z. B. in magnetischen oder elektrischen Feldern, in bewegten trägen Massen, in gespannten Federn oder Membranen oder in anderen Energiespeichern).

Es sei hier noch erwähnt, daß der Mittelwert A der Leistung gleich Null wird, wenn der Strom i und die Spannung e verschiedene Frequenz haben.

Es ist nämlich dann

$$ei = E_m I_m \sin \omega_1 t \sin(\omega_2 t + \varphi)$$
$$= \frac{1}{2} E_m I_m [\cos\{(\omega_2 - \omega_1)t + \varphi\}$$
$$- \cos\{(\omega_2 + \omega_1)t + \varphi\}]$$

Beide Glieder in der eckigen Klammer haben den Mittelwert Null.

5. Wechselstromkreise. 5a) Reiner Widerstand. Ein Leiter mit dem Ohmschen Widerstande R werde von einem Wechselstrome

$$i = I_m \sin(\omega t + \varphi)$$

durchflossen. Zwischen den Enden dieses Leiters besteht nach dem Ohmschen Gesetze in jedem Augenblicke eine Spannung

$$v = Ri = RI_m \sin(\omega t + \varphi).$$

Ist daher in Figur 13 $\mathfrak{J}$ der Vektor des Stromes, so fällt der Vektor $\mathfrak{V}$ der Spannung

Fig. 13. Strom- und Spannungsdiagramm eines reinen Widerstandes.



in die Richtung von $\mathfrak{J}$ und hat die Größe $\mathfrak{V} = R\mathfrak{J}$.

5b) Drosselspule. In dem soeben behandelten Falle ist außer Betracht geblieben, daß der in dem Leiter AB fließende Strom i in der Nachbarschaft des Leiters ein magnetisches Feld erzeugt. Wir wollen

annehmen, die Spannung v von A nach B sei mit Hilfe eines Spannungsmessers V gemessen worden, dessen Zuführungsdrähte eine beliebige, z. B. die in Figur 14 punktiert gezeichnete Lage haben mögen.

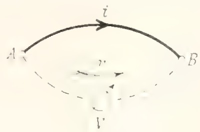


Fig. 14.

Da sich der Strom i ändert, so schwankt das magnetische Feld und mit ihm der magnetische Induktionsfluß Φ, der die von dem Leiter AB und den Drähten zum Spannungsmesser umrandete Fläche durchsetzt. Nach dem F a r a d a y schen Induktionsgesetz ist die bei einem Umlauf um diese Fläche erhaltene elektrische Spannung, nämlich

$$Ri - v$$

gleich der Abnahmegeschwindigkeit des Induktionsflusses, also gleich

$$-\frac{d\Phi}{dt}.$$

Sofern sich nicht noch andere Stromkreise in der Nähe befinden, ist Φ dem Strome proportional:

$$\Phi = Li.$$

Die Konstante L ist die Induktivität des betrachteten Kreises; sie hängt von seinen Abmessungen und von dem weiteren (in Figur 14 nicht gezeichneten) Verlaufe des Stromes i ab.[1]) Daher wird

$$v = Ri + L\frac{di}{dt} \quad \ldots\ldots \quad (1)$$

Die Größe $-\frac{d\Phi}{dt} = -L\frac{di}{dt}$ wird die „induzierte elektromotorische Kraft" genannt. Sie ist keine dem Leiter AB eigentümliche Größe, da sie erst durch die Annahme einer bestimmten Lage für die Spannungsmeßdrähte völlig bestimmt wird. Daher hat die Frage nach der Spannung v solange keinen Sinn, als nicht zugleich angegeben wird, auf welchem Wege AVB sie gemessen werden soll. Dies muß man sich bei Wechselstrom stets vor Augen halten. Nur bei Gleichstrom verschwindet die induzierte elektromotorische Kraft und damit auch die Abhängigkeit der Spannung v vom Wege.

Trotzdem spricht man auch bei Wechselstrom häufig von der Spannung zwischen zwei Punkten eines Leiters schlechtweg. Damit hat es folgende Bewandtnis. Entweder: es liegen die Endpunkte AB und die von ihnen zum Spannungsmesser führenden Drähte in einem Raume, in dem das magnetische Feld sehr schwach ist, wie bei der in Figur 15 dargestellten Spule. Dann

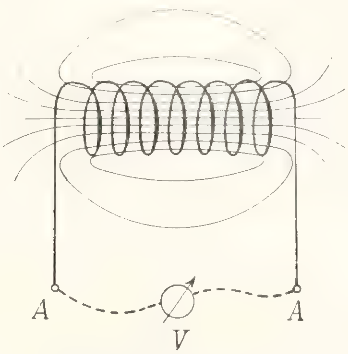


Fig. 15. Magnetisches Feld einer Spule.

kann sich der Induktionsfluß durch die aus der Spule und den Spannungsmeßdrähten gebildete Schleife bei einer Verschiebung dieser Drähte nicht merklich ändern, solange man die Nähe der Spule meidet. Oder: es liegen die Endpunkte A und B zwar in einem starken Felde, aber nahe beieinander, und man führt die beiden Spannungsdrähte bis zum Instrument dicht nebeneinander, wenn nötig miteinander verdrillt. Endlich gibt es noch einzelne Fälle, in denen die Spannung wegen der besonderen Gestalt des Feldes für viele Wege den nämlichen Wert annimmt. Unter diesen sei nur der Fall der Doppelleitung besonders hervorgehoben (Fig. 16). Hier verlaufen die magnetischen Induktionslinien vollständig in den Querschnittsebenen. Verbindet man daher einen Punkt A der Hinleitung mit dem in d e m s e l b e n Q u e r s c h n i t t e q liegenden Punkt B der Rückleitung durch Spannungsmeßdrähte, die nirgends den Querschnitt verlassen, so erhält man für alle Lagen dieser Drähte die gleiche Spannung. Dagegen liefern Wege, die wie (1) oder (2) in Figur 16 aus dem Querschnitte heraustreten, andere Spannungen. Von der Spannung zwischen zwei Punkten A und C in v e r s c h i e d e n e n Querschnitten zu reden, hat hier gar keinen Sinn, sofern der Weg nicht dabei angegeben wird.

Nach diesen Erläuterungen wenden wir uns zur Betrachtung der Gleichung (1). Der Strom möge das Gesetz

$$i = I_m \sin \omega t$$

befolgen und durch den Vektor $Oa = \mathfrak{J}$ in Figur 17 dargestellt sein. Die Größe

---

[1]) Es handelt sich hier um die G e g e n i n d u k t i v i t ä t des g e z e i c h n e t e n Kreises und des S t r o m kreises (vgl. den Artikel „E l e k t r o d y n a m i k".)

$$\frac{di}{dt} = I_m \omega \sin(\omega t + 90^0)$$

liegt in der Phase vor dem Strom um einen Winkel von 90^0 voraus und wird daher durch den Vektor Ob vom Betrage $\omega \mathfrak{J}$

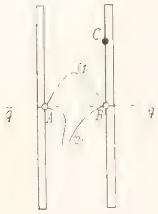


Fig. 16. Doppelleitung.

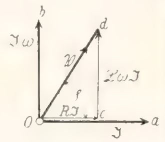


Fig. 17. Strom- und Spannungsdiagramm eines induktiven Stromkreises.

veranschaulicht. Die Spannung v besteht nach (1) aus dem „Ohmschen Spannungsabfall“ Ri und der „induktiven Spannungskomponente“ $L\frac{di}{dt}$. In dem Diagramm (Fig. 17) wird der erstere durch den Vektor $Oc = R\mathfrak{J}$ dargestellt, der mit dem Strome phasengleich ist. Der induktiven Komponente ist nach dem vorstehenden der Vektor cd vom Betrage $L\omega|\mathfrak{J}|$ zuzuordnen, der gegen den Stromvektor um 90^0 in der Phase verfrüht ist. Der Spannung v entspricht somit der Vektor $Od = \mathfrak{V}$ vom Betrage

$$|\mathfrak{V}| = |\mathfrak{J}| \sqrt{R^2 + \omega^2 L^2} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (2)$$

Der Spannungsvektor $\mathfrak{V}$ liegt vor dem Stromvektor um einen Winkel φ voraus, der sich nach Figur 17 (Dreieck Ocd) aus der Gleichung

$$\mathrm{tg}\varphi = \frac{\omega L}{R} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (3)$$

bestimmt. Für die Spannung v ergibt sich hiernach der Ausdruck

$$v = V_m \sin(\omega t + \varphi) \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (4)$$

worin der Scheitelwert $V_m = |\mathfrak{V}|$ durch die Gleichung (2) und der Phasenwinkel φ durch die Gleichung (3) gegeben ist. Wir haben somit den bemerkenswerten Satz, daß ein Wechselstrom, der sich selbst in seinem Stromkreise ein merkliches magnetisches Feld schafft, hinter der Spannung, die ihn aufrecht erhält, um einen gewissen Winkel φ in der Phase verspätet ist. Dieser Winkel ist nach Gleichung (3) um so größer, je höher unter sonst gleichen Umständen die Frequenz, oder je kleiner der Widerstand ist. Für einen widerstandslosen Kreis oder bei unendlich hoher Frequenz würde φ den größtmöglichen Wert 90^0 annehmen.

Von Bedeutung ist auch das Verhältnis $\sqrt{R^2 + \omega^2 L^2}$ der Scheitelwerte (und somit auch der Effektivwerte) von Spannung und Strom. Der effektive Strom wird hiernach kleiner als der Ohmsche Wert V/R, und zwar wird die Abweichung um so größer, je höher die Frequenz ist. Besonders beträchtlich wird der Unterschied bei Spulen mit vielen Windungen, weil bei ihnen im allgemeinen das Verhältnis L/R groß ist. Wegen dieser, den Wechselstrom schwächenden oder drosselnden Wirkung solcher Spulen bezeichnet man sie kurz als „Drosselspulen“.

Ein Zahlenbeispiel mag das Verhalten der Drosselspulen bei Wechselströmen verschiedener Frequenz noch weiter veranschaulichen. Eine Spule mit dem Widerstande R = 10 Ohm und der Selbstinduktivität L = 0,1 Henry werde an eine effektive Wechselspannung von 100 Volt gelegt. Den bei verschiedenen Frequenzen in der Spule fließenden Strom und seine Phasenverspätung φ gegenüber der Spannung zeigt die folgende Tabelle neben einigen anderen Größen, deren Bedeutung noch angegeben werden wird.

Frequenz n	Kreisfrequenz $\omega = 2\pi n$ Sek.$^{-1}$	Strom I Ampere	Leistung P Watt	Phasenverspätung φ Grad	Scheinwiderstand $\sqrt{R^2 + \omega^2 L^2}$ Ohm	Blindwiderstand $L\omega$ Ohm
n = 0 (Gleichstrom) . . .	0	10	1000	0	10	0
n = 15,9 (elektr. Bahnen)	100	7,07	500	45	14,4	10
n = 50 (Beleuchtungsnetze)	314	3,04	92,5	72,3	32,9	31,4
n = 800 (Ströme beim Fernsprechen)	5026	0,199	0,395	88,8	503	502,6

Nach der komplexen Rechnung stellt sich der Fall des Stromkreises mit Selbstinduktion folgendermaßen dar. Die Voraussetzung des sinusförmigen Wechselstromes drückt sich hierbei durch den Ansatz

$$i = \mathfrak{J} e^{j\omega t}$$

aus. Daraus folgt

$$\frac{di}{dt} = j\omega \mathfrak{J} e^{j\omega t}.$$

Wir setzen diese beiden Ausdrücke in die Gleichung (1) auf S. 565 ein und erhalten für die Spannung v den Ansatz

$$v = (R + j\omega L)\mathfrak{J}e^{j\omega t} = \mathfrak{V}e^{j\omega t}$$

worin

$$\mathfrak{V} = (R + j\omega L)\mathfrak{J} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (5)$$

ist. Man erkennt leicht, daß diese Gleichung genau die Vorschrift zur Konstruktion des Dreiecks Ocd in Figur 17 enthält. Die Größe

$$(R + j\omega L) = \mathfrak{R} = |\mathfrak{R}|\, e^{j\varphi} \quad . \quad . \quad . \quad (6)$$

werde der „Widerstandsoperator" unseres Stromkreises genannt; durch seine Einführung erhält Gleichung (5) die einfache Form

$$\mathfrak{V} = \mathfrak{R}\mathfrak{J} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (7)$$

die dem Ohmschen Gesetz für Gleichstrom analog ist. Ihre Bedeutung läßt sich folgendermaßen aussprechen: die Spannung entsteht aus dem Strom dadurch, daß man seinen Scheitelwert mit dem Betrage des Operators $|\mathfrak{R}| = \sqrt{R^2 + \omega^2 L^2}$ multipliziert und seinen Phasenwinkel um den Winkel φ (Gleichung 3) des Operators vergrößert.

Die in dem Stromkreise verbrauchte Leistung hat den Mittelwert

$$P = \frac{1}{2} I_m V_m \cos\varphi = I\,V \cos\varphi.$$

Wegen der Beziehungen

$$V = I\sqrt{R^2 + L^2\omega^2}\ ; \quad \cos\varphi = \frac{R}{\sqrt{R^2 + L^2\omega^2}}$$

ist dieser auch:

$$P = RI^2.$$

Die Leistung wird also in dem Widerstande in Joulesche Wärme umgesetzt.

Die dem Stromkreise in irgendeinem Augenblicke zugeführte Leistung

$$vi = Ri^2 + Li\frac{di}{dt}$$

ist zeitweise größer, zeitweise geringer als der augenblicklich in Wärme umgesetzte Betrag Ri^2. Der Ueberschuß (bezw. Fehlbetrag)

$$Li\frac{di}{dt} = \frac{d}{dt}\left(\frac{1}{2}Li^2\right)$$

wird zum Aufbau des magnetischen Feldes gebraucht (bezw. beim Verschwinden des Feldes aus der Feldenergie gedeckt).

Das Produkt der Effektivwerte von Strom und Spannung I V werde nach den Vorschlägen des Ausschusses für Einheiten und Formelgrößen „Scheinleistung" genannt. Entsprechend sei der Betrag des Widerstandsoperators $|\mathfrak{R}| = \sqrt{R^2 + \omega^2 L^2}$, der das Verhältnis der effektiven Spannung zum effektiven Strome mißt, mit „Scheinwiderstand" bezeichnet. Die zum Stromvektor senkrechte Komponente $L\omega$ des Widerstandsoperators heiße der „Blindwiderstand" des Stromkreises, die zugehörige Spannungskomponente $L\omega I$ die „Blindspannung" und die entsprechende Leistungsgröße $L\omega I^2$ (der keine wirkliche Leistung entspricht) die Blindleistung. Der Blindspannung $L\omega I$, die dem Strome I um 90^0 in der Phase voreilt, und die daher im Mittel keine Leistung ergibt, steht die „Werkspannung" RI gegenüber, die sich mit dem Strome in derselben Phase befindet und für den Mittelwert der Leistung maßgebend ist.

Diese Bezeichnungen sollen nicht nur für das hier behandelte Beispiel des induktiven Stromkreises gelten, sondern allgemein bei Wechselstromproblemen sinngemäß angewendet werden.

Bei der Ableitung der Gleichung (1) ist Proportionalität zwischen dem Strome i und dem Induktionsflusse Φ angenommen worden. Wenn der Induktionsfluß Eisen durchsetzt, z. B. bei einer Spule mit Eisenkern, so trifft diese Voraussetzung bekanntlich nicht zu; der Zusammenhang zwischen i und Φ wird vielmehr in diesem Falle durch die Magnetisierungsschleife vermittelt (Fig. 18). Ihr aufsteigender Ast ABC entspricht wachsendem Strome (oder Fluß).

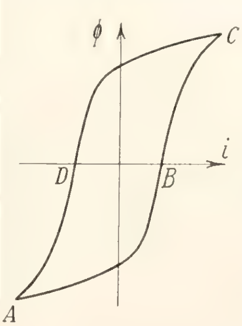


Fig. 18.

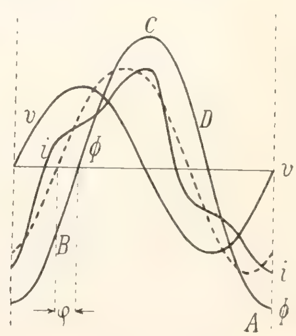


Fig. 19.

Der Einfachheit halber werde nun angenommen, daß der Stromkreis widerstandslos sei. An seinen Klemmen wirke eine Spannung

$$v = V_m \sin\omega t.$$

Da nach den Betrachtungen, die zur Gleichung (1) geführt haben, hier

$$v = \frac{d\Phi}{dt}$$

zu setzen ist, muß also

$$\Phi = \frac{V_m}{\omega}\sin(\omega t - 90^0)$$

sein. Die Kurven für die Spannung und den Induktionsfluß sind in Figur 19 dargestellt.

Kennt man die Magnetisierungsschleife, die zu dem Kreislauf gehört, den Φ durchläuft, so kann man nunmehr auch die Stromkurve zeichnen, da die Schleife für jeden vorkommenden Wert von Φ die zugehörige Stromstärke i bestimmt. Diese Konstruktion ist in Figur 19 durchgeführt worden, wobei angenommen worden ist, daß die zugehörige Schleife die in Figur 18 dargestellte sei. Den Scheitelwerten A und C der Flußkurve (Fig. 19) entsprechen die ebenso bezeichneten Spitzen der Schleife (Fig. 18); zu dem Teil ABC der Flußkurve gehört der aufsteigende Ast der Magnetisierungsschleife. Man erhält eine von der Sinusform abweichende Stromkurve i (Fig. 19), die gleichzeitig mit der Flußkurve ihren Scheitelwert erreicht, aber früher als diese durch Null geht.

Um einen freilich nur qualitativen Ueberblick über die durch die Verzerrung der Stromkurve geschaffenen Verhältnisse zu gewinnen, kann man die wirkliche Stromkurve durch eine sich ihr möglichst anschmiegende Sinuskurve ersetzen (in Figur 19 punktiert gezeichnet). Diese liegt dem Fluß Φ um einen Phasenwinkel φ voraus; ihr entspricht in dem Vektordiagramm (Fig. 20) der punktiert eingezeichnete Vektor $\mathfrak{J}$ (der tatsächliche Strom kann in dem Vektordiagramm nicht dargestellt werden, da dieses nur auf Sinuskurven anwendbar ist). Die Phasenverschiebung zwischen $\mathfrak{J}$ und $\mathfrak{V}$ beträgt weniger als 90^0; unser Stromkreis verzehrt daher eine mittlere Leistung vom Betrage

$$P = VI \sin \varphi \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (8a)$$

Da der Stromkreis als widerstandslos vorausgesetzt worden ist, kann der entsprechende Energiebetrag nur im magnetischen Felde umgesetzt worden sein; er hat sich bei der Ummagnetisierung des Eisens in Wärme umgewandelt (Hystereseverlust). Zur genaueren Ermittelung des Leistungsverlustes bilde man den Energieverbrauch während einer vollen Periode:

$$PT = \int_0^T vidt = \int_0^T i\frac{d\Phi}{dt}dt = \int_0^T id\Phi \quad . \quad . \quad (8b)$$

Der letzte Ausdruck stellt den von der Magnetisierungsschleife eingeschlossenen Flächeninhalt dar (E. Warburg). Die äquivalente Sinuskurve für den Strom i muß hiernach der Bedingung genügen, daß die nach Gleichung (8a) berechnete mittlere Leistung mit der aus Gleichung (8b) folgenden übereinstimmt.

Man kann den Stromvektor $\mathfrak{J}$ (Fig. 20) in zwei Komponenten Oa und ab zerlegen (v. Dolivo-Dobrowolsky). Die erste liegt in der Phase mit der Spannung und bestimmt die mittlere Leistung; wir nennen sie daher den „Werkstrom". Die zweite, leistungslose Komponente heiße, den früheren Festsetzungen entsprechend, der „Blindstrom".

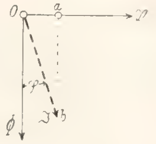


Fig. 20. Diagramm einer Spule mit Eisenkern.

Für manche Betrachtungen ist es bequem, von den besonderen Eigentümlichkeiten des Eisens abzusehen und die in ihm erzeugte Wärme einem erdachten Ohmschen Widerstande (bezw. einer erdachten Widerstandsvermehrung) des Spulendrahtes zuzuschreiben. Seine Größe ist dann einfach das Verhältnis der Hystereseleistung P zum Quadrate des effektiven Stromes. Den so bestimmten Widerstand der Spule nennt man ihren „Werkwiderstand".

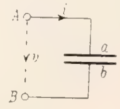
Ganz allgemein versteht man unter dem Werkwiderstand eines Stromzweiges den Quotienten aus der darin verzehrten mittleren Leistung und dem Quadrate des effektiven Stromes.

5c) Kondensator. Wir wenden uns jetzt zu den Wechselstromvorgängen, die mit dem elektrischen Felde zusammenhängen. Ein solches Feld besteht z. B. in dem dielektrischen Raume zwischen zwei Leitern, zwischen denen eine elektrische Spannung v herrscht. Der eine Leiter nimmt dann eine positive Ladung $+q$, der andere eine ebenso große negative Ladung $-q$ an, und es ist

$$q = Cv \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (9)$$

worin C die Kapazität der Leiter gegeneinander bedeutet. Die beiden Leiter können z. B. die Belegungen a und b eines Kondensators (etwa einer Leydener Flasche) sein (Fig. 21). Wir verbinden die beiden

Fig. 21. Kondensator.



Belegungen mit den Klemmen A und B einer Wechselstromquelle, deren Spannung

$$v = V_m \sin \omega t$$

durch den Vektor $\mathfrak{V}$ dargestellt sei (Fig. 22). Dann ist nach Gleichung (9) die Ladung auf den Kondensatorbelegungen

$$q = CV_m \sin \omega t \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (9a)$$

Die Ladung schwankt also mit der Kreisfrequenz ω zwischen den beiden Höchstwerten $\pm CV_m$ hin und her. Damit dies

möglich sei, muß die Stromquelle einen Wechselstrom vom Betrage

$$i = \frac{dq}{dt} = CV_m \omega \sin(\omega t + 90^0)$$

liefern. Dieser Strom, der „Ladestrom" des Kondensators, ist hiernach durch einen

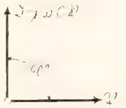


Fig. 22. Strom- und Spannungsdiagramm des Kondensators.

Vektor $\mathfrak{J}$ darzustellen (Fig. 21), der dem Spannungsvektor in der Phase um 90^0 vorausliegt, und der den Betrag $C|\mathfrak{V}|\omega$ hat. In der symbolischen Ausdrucksweise ist

$$\mathfrak{J} = j\omega C\mathfrak{V} = \mathfrak{A}\mathfrak{V} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (10)$$

Die Größe $\mathfrak{A} = j\omega C$ heißt der „Leitwertoperator" des Kondensators; der reziproke Wert $1/\mathfrak{A}$ ist sein Widerstandsoperator. Den Betrag des Leitwertoperators $|\mathfrak{A}| = \omega C$ nennt man den „Scheinleitwert" des Kondensators. Das Produkt aus dem Scheinleitwert und der effektiven Spannung ergibt den effektiven Ladestrom.

Solche Ladeströme treten bei Wechselstrom nicht nur dort auf, wo Kondensatoren eingeschaltet sind, sondern streng genommen überall, wo sich elektrische Feldlinien zwischen verschiedenen Leitern oder verschiedenen Punkten desselben Leiters ausspannen. In vielen Fällen kann man sie allerdings neben dem ganz in der metallischen Bahn verlaufenden Leitungsstrom vernachlässigen; man spricht in diesen Fällen davon, daß der Strom „quasistationär" verteilt sei, worunter gemeint ist, daß er (wie ein Gleichstrom) in allen Leiterquerschnitten denselben Wert hat. Es gibt jedoch auch eine Reihe von praktisch wichtigen Fällen, in denen das nicht zutrifft; z. B. bei langen elektrischen Leitungen. Leitungen und Kabel zur Kraftübertragung mittels hoher Spannung nehmen oft einen Ladestrom auf, der ebenso groß ist, wie der volle eigentliche Nutzstrom. In langen Telegraphenleitungen und -kabeln verursacht der Ladestrom eine Verzerrung der Telegraphierzeichen und bedingt damit eine Verringerung der Arbeitsgeschwindigkeit. Eine andere unerwünschte Wirkung der Kapazität tritt in Fernsprechleitungen und -kabeln auf. Die Kapazität nimmt bei längeren Leitungen den weitaus größten Teil des vom Sender gelieferten Stromes als Ladestrom auf, so daß nur ein geringer Teil zum Empfänger gelangen kann. Daneben hat der Ladestrom noch einen großen Spannungsabfall vom Sender zum Empfänger zur Folge (vgl. den Artikel „Telephonie"). Am auffälligsten treten die Ladeströme bei den hohen Frequenzen in die Erscheinung, die in der drahtlosen Telegraphie verwendet werden; hier wird manchmal schon durch verhältnismäßig kleine Metalloberflächen die Stromverteilung stark verändert.

In den vorhergehenden Betrachtungen ist ein verlustloses Dielektrikum vorausgesetzt worden. Die mittlere Leistung, die dem Kondensator zugeführt wird, wird daher Null:

$$P = VI\cos(V, I) = 0$$

Die augenblickliche Leistung:

$$p = vi = \omega CV_m^2 \sin\omega t \sin(\omega t + 90^0) = \frac{\omega CV_m^2}{2}\sin 2\omega t$$

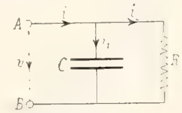
ist in der ersten Viertelperiode ($\omega t = 0$ bis $\frac{\pi}{2}$) positiv; sie dient zum Aufbau des elektrischen Feldes, das, der Spannung v proportional, von 0 bis auf seinen Höchstwert ansteigt. Dabei wird in dem Felde ein Energiebetrag

$$\int_0^{\omega t = \frac{\pi}{2}} vidt = \frac{1}{2}CV_m^2$$

aufgespeichert. In der nächsten Viertelperiode geht die Spannung und das Feld auf Null zurück; die Feldenergie wird an die Stromquelle zurückgegeben, und die Leistung ist somit während dieser Zeit negativ. In der folgenden Halbperiode wiederholt sich das Spiel.

Besitzt das Dielektrikum des Kondensators Leitfähigkeit, so überlagert sich diesem reversibeln Energieumsatz die irreversible Verwandlung elektromagnetischer Energie in Joulesche Wärme. Man berücksichtigt sie dadurch, daß man sich dem Kondensator einen Widerstand R (den Isolationswiderstand) parallel geschaltet denkt (Fig. 23).

Fig. 23. Kondensator mit unvollkommener Isolation.



In dem Vektordiagramm (Fig. 24) tritt zu dem Ladestrom

$$\mathfrak{J}_1 = j\omega C\mathfrak{V}$$

noch der Isolationsstrom

$$\mathfrak{J}_2 = \frac{\mathfrak{V}}{R},$$

der mit der Spannung $\mathfrak{V}$ in derselben Phase liegt. Der Gesamtstrom wird somit gleich der Resultierenden aus $\mathfrak{J}_1$ und $\mathfrak{J}_2$:

$$\mathfrak{J} = \mathfrak{J}_1 + \mathfrak{J}_2 = \mathfrak{V}\left(\frac{1}{R} + j\omega C\right) = \mathfrak{V}\mathfrak{A}.$$

Der Leitwertoperator ist also jetzt

$$\mathfrak{A} = \frac{1}{R} + j\omega C = A + j\omega C,$$

wenn man mit $A = \frac{1}{R}$ den Leitwert des Kondensators bezeichnet. Der Betrag $|\mathfrak{A}|$ des Operators, der, wie stets, das Verhältnis der Effektivwerte I/V angibt, ist

$$|\mathfrak{A}| = \sqrt{A^2 + \omega^2 C^2}$$

Er heißt der Scheinleitwert. Analog zu den entsprechenden Bezeichnungen bei der Drosselspule nennt man

a) den Betrag ωC der imaginären Komponente des Operators den „Blindleitwert" des Kondensators;

b) den reinen Ladestrom $\mathfrak{J}_1$ den „Blindstrom";

c) den Isolationsstrom $\mathfrak{J}_2$ den „Werkstrom";

d) das Produkt IV die „Scheinleistung";

e) das Produkt I_1V die „Blindleistung".

Das Produkt I_2V ist natürlich die „Leistung" schlechtweg; sie entspricht der im Dielektrikum entstehenden Jouleschen Wärme.

Der Gesamtstrom $\mathfrak{J}$ bleibt wegen dieser Energievergeudung um einen Winkel δ hinter dem Ladestrom $\mathfrak{J}_1$ zurück; nach Figur 24 wird

$$\operatorname{tg} \delta = \frac{|\mathfrak{J}_2|}{|\mathfrak{J}_1|} = \frac{1}{R\omega C} = \frac{A}{\omega C} \quad . \quad . \quad (11)$$

Die Erfahrung hat gezeigt, daß in vielen dielektrischen Körpern die in Wärme umgesetzte Energie bei Wechselstrom bedeutend größer ist, als der aus der Leitfähigkeit zu berechnende Betrag, und zwar macht man diese Beobachtung stets bei denjenigen Stoffen, die auch die Erscheinung des Rückstandes aufweisen (vgl. den Artikel „Dielektrizität"). Die theoretische Behandlung der Rückstandsvorgänge bei Wechselstrom lehrt, daß in solchen Körpern die Ladung q hinter der Spannung v um einen Phasenwinkel δ_r zurückbleibt. Der Ladestrom eines Kondensators mit rückstandsbehaftetem Dielektrikum bleibt daher hinter seiner theoretischen Phasenverschiebung von 90° ebenfalls um den Winkel δ_r zurück. Dem entspricht eine im Dielektrikum in Wärme umgesetzte Leistung vom Betrage

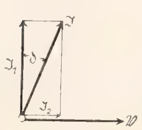


Fig. 24. Wechselstromdiagramm eines Kondensators mit unvollkommener Isolation.

$$P = VI\cos(90^0 - \delta_r) = VI\sin\delta_r$$

Mit Rücksicht darauf, daß δ_r fast immer ziemlich klein ist, wird dies gleich

$$P = \omega C V^2 \delta_r \, .$$

Der Leistungsverlust ist hiernach proportional δ_r, weshalb man diesen Winkel den „dielektrischen Verlustwinkel" nennt. Er hängt ab von dem Stoff, der Frequenz und der Temperatur, nicht aber von den Abmessungen und der Form des Kondensators; er ist also eine Materialkonstante.

In einem Kondensator mit Rückstand nennt man gleichfalls die Komponente $\mathfrak{J}_1$ (Fig. 24) den Blindstrom, die Komponente $\mathfrak{J}_2$ den Werkstrom. Dieser bestimmt einen (fiktiven) Leitwert (Gleichung 11)

$$A_r = \omega C \operatorname{tg} \delta_r \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (12)$$

den man als „Werkleitwert" bezeichnet, da er der im Kondensator verbrauchten mittleren Leistung entspricht, obschon er nicht von wahrer Leitung herrührt.

5d) Reihenschaltungen. Widerstände, Drosselspulen und Kondensatoren sind die Elemente, aus denen sich eine große Zahl verwickelter Schaltungen aufbaut. Bei der Untersuchung der Wechselstromvorgänge in solchen Schaltungen sind einige Sätze von Nutzen, die man als Verallgemeinerungen der Kirchhoffschen Sätze betrachten kann.

Es seien n Apparate in Reihe geschaltet. Ihre Widerstandsoperatoren seien $\mathfrak{R}_1$, $\mathfrak{R}_2$, $\mathfrak{R}_3$, ... $\mathfrak{R}_n$. Bezeichnet $\mathfrak{J}$ den Strom

$$i = I_m \sin(\omega t + \varphi),$$

der die ganze Reihe durchfließt, so bedeuten die Größen

$$\mathfrak{V}_1 = \mathfrak{R}_1\mathfrak{J}, \ \mathfrak{V}_2 = \mathfrak{R}_2\mathfrak{J} \text{ usw.}$$

die Spannungen zwischen den Klemmen der entsprechenden Apparate. Die Spannung zwischen dem Anfang und dem Ende der ganzen Reihe ist demnach

$$\mathfrak{V} = \mathfrak{V}_1 + \mathfrak{V}_2 + \mathfrak{V}_3 + \ldots + \mathfrak{V}_n$$

oder

$$\mathfrak{V} = \mathfrak{J}\mathfrak{R}$$

mit

$$\mathfrak{R} = \mathfrak{R}_1 + \mathfrak{R}_2 + \mathfrak{R}_3 + \ldots + \mathfrak{R}_n \quad (13)$$

Der Widerstandsoperator einer Reihe von Apparaten ist hiernach gleich der Summe der Operatoren der einzelnen Apparate.

Veranschaulicht man die komplexen Operatoren durch gerichtete Strecken, so läßt sich die Gleichung (13) durch die Figur 25 versinnlichen.

Als Beispiel werde ein Stromkreis betrachtet,

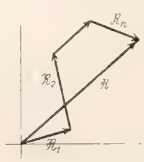


Fig. 25. Reihenschaltung von Wechselstromapparaten.

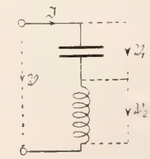


Fig. 26. Reihenschaltung eines Kondensators mit einer Drosselspule.

der aus einem Kondensator mit der Kapazität C in Reihenschaltung mit einer Drosselspule vom Widerstande R und der Selbstinduktivität L besteht. Mit den Bezeichnungen in Figur 26 wird

$$\mathfrak{V}_1 = \frac{\mathfrak{J}}{j\omega C} = -j\frac{\mathfrak{J}}{\omega C}$$

$$\mathfrak{V}_2 = \mathfrak{J}(R + j\omega L)$$

$$\mathfrak{V} = \mathfrak{V}_1 + \mathfrak{V}_2 = \mathfrak{J}\left[R + j\left(\omega L - \frac{1}{\omega C}\right)\right].$$

Das zugehörige Vektordiagramm zeigt Figur 27. Die Gesamtspannung $\mathfrak{V}$ kann beträchtlich kleiner werden als jede der Teilspannungen $\mathfrak{V}_1$

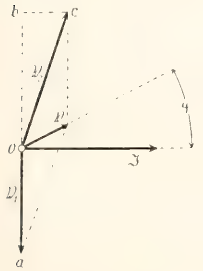


Fig. 27. Diagramm für die Reihenschaltung von Kondensator und Drosselspule.

und $\mathfrak{V}_2$, wenn die induktive Komponente Ob die ihr entgegengerichtete kapazitive Komponente Oa nahezu aufhebt. Ist dies genau der Fall, so fällt $\mathfrak{V}$ in der Phase mit $\mathfrak{J}$ zusammen; es wird

$$\mathfrak{V} = \mathfrak{J}\,R,$$

d. h. der Stromkreis verhält sich dann so, als ob er nur den Ohmschen Widerstand R enthielte. Die Bedingung für das Eintreten dieses Falles, Ob = Oa, ergibt:

$$\omega L = \frac{1}{\omega C} \text{ oder } \omega^2 LC = 1.$$

Die zugehörige Frequenz

$$n_0 = \omega/2\pi = 1/2\pi\sqrt{LC}$$

heißt die „Resonanzfrequenz"; sie stimmt mit der Eigenfrequenz des Stromkreises (vgl. den Artikel „Schwingungen, elektrische") nahezu überein, wenn der Widerstand R gering ist.

Das folgende Zahlenbeispiel möge diese Verhältnisse veranschaulichen. Es sei L = 2 Henry und C = 5 Mikrofarad. Daraus folgt die Resonanzfrequenz zu n_0 = 50 Perioden. Der Widerstand der Spule möge

a) R = 31,6 Ohm,
b) R = 4.31,6 = 126,4 Ohm,
c) R = 20.31,6 = 632 Ohm

betragen. Der Stromkreis werde an eine effektive Spannung von 632 Volt gelegt. Dann zeigt Figur 28 den effektiven Strom I und Figur 29 die Phasenverschiebung φ zwischen Strom und Spannung, beide als Funktionen der Frequenz n. Das Strommaximum an der Resonanzstelle ist um so steiler, je geringer der Widerstand ist. Für Frequenzen unterhalb der Resonanzfrequenz ist der Strom in seiner Phase gegenüber der Spannung verfrüht; bei der Resonanzfrequenz herrscht Phasengleichheit; bei höherer Frequenz ist der Strom verspätet. Der Uebergang von positiver zu negativer Phasenverschiebung geschieht beim Durchgang durch die Resonanzstelle um so schneller, je kleiner der Widerstand ist.

5e) Parallelschaltungen. n Apparate mit den Leitwertoperatoren $\mathfrak{A}_1$, $\mathfrak{A}_2$, . . $\mathfrak{A}_n$ seien parallel geschaltet und an die Span-

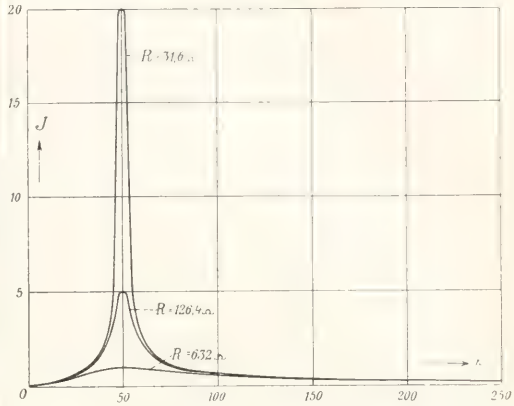


Fig. 28. Abhängigkeit der Stromstärke von der Frequenz für verschiedene Werte des Widerstandes bei dem Stromkreis nach Figur 26.

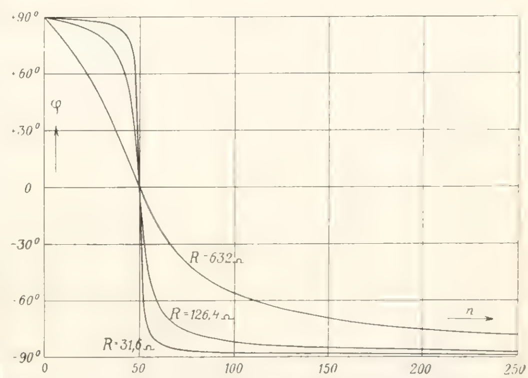


Fig. 29. Abhängigkeit der Phasenverfrühung des Stromes von der Frequenz für verschiedene Werte des Widerstandes bei dem Stromkreis nach Figur 26.

nung $\mathfrak{V}$ gelegt. Dann sind die Ströme, die die einzelnen Apparate durchfließen, durch die Ausdrücke

$$\mathfrak{J}_1 = \mathfrak{A}_1\mathfrak{V},\ \mathfrak{J}_2 = \mathfrak{A}_2\mathfrak{V},\ \mathfrak{J}_n = \mathfrak{A}_n\mathfrak{V}$$

gegeben. Der Gesamtstrom

$$\mathfrak{J} = \mathfrak{J}_1 + \mathfrak{J}_2 + \ldots + \mathfrak{J}_n$$

ist daher auch gleich

$$\mathfrak{J} = \mathfrak{A}\mathfrak{V},$$

worin $\mathfrak{A} = \mathfrak{A}_1 + \mathfrak{A}_2 + \ldots + \mathfrak{A}_n$ (14)

den Leitwertoperator der Apparatekombination darstellt. Die letzte Beziehung ist durch ein der Figur 25 vollkommen entsprechendes Bild zu veranschaulichen.

Für eine Spule vom Widerstand R und der Induktivität L ist

$$\mathfrak{A}_1 = \frac{1}{R + j\omega L} = \frac{R}{R^2 + \omega^2 L^2} - j\frac{\omega L}{R^2 + \omega^2 L^2}$$

Für einen Kondensator von der Kapazität C gilt

$$\mathfrak{A}_2 = j\omega C$$

Der Leitwertoperator des durch Parallelschaltung der beiden Apparate entstehenden Zweiges wird somit

$$\mathfrak{A} = \frac{R}{R^2 + \omega^2 L^2} + j\left(\omega C - \frac{\omega L}{R^2 + \omega^2 L^2}\right)$$

Hat die Spule geringen Widerstand, so kann man R^2 neben $\omega^2 L^2$ streichen und erhält

$$\mathfrak{A} = \frac{R}{\omega^2 L^2} + j\left(\omega C - \frac{1}{\omega L}\right)$$

Bei der Resonanzfrequenz wird $\omega C = \frac{1}{\omega L}$ und $\mathfrak{A}$ erhält den kleinen Wert $R/\omega^2 L^2$. Der Gesamtstrom $\mathfrak{J} = \mathfrak{A}\mathfrak{V}$ ist alsdann viel kleiner als jeder der Teilströme $\mathfrak{J}_1$ und $\mathfrak{J}_2$ (Fig. 30).

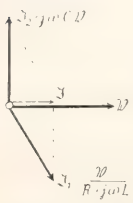


Fig. 30. Wechselstromdiagramm für den Fall, daß eine Spule und ein Kondensator nebeneinander geschaltet sind.

5f) G e m i s c h t e S c h a l t u n g e n. α) Knotenpunkte. Die algebraische Summe der auf einen Knotenpunkt zufließenden Ströme ist in jedem Augenblicke Null:

$$\Sigma i = i_1 + i_2 + \ldots + i_n = 0.$$

Handelt es sich speziell um Wechselströme von gleicher Frequenz, so kann diese Gleichung nur bestehen, wenn der resultierende Vektor der n Ströme verschwindet, d. h. wenn

$$\Sigma\mathfrak{J} = \mathfrak{J}_1 + \mathfrak{J}_2 + \ldots \mathfrak{J}_n = 0 \qquad (15)$$

ist.

β) Geschlossene Umläufe. Die Teilspannungen an den Zweigen, aus denen sich ein geschlossener Umlauf zusammensetzt, seien mit v, die in ihnen tätigen elektromotorischen Kräfte (EMKe) mit E bezeichnet. Dann gilt in jedem Augenblicke

$$\Sigma v = \Sigma E,$$

wobei die Summen über den ganzen Umlauf zu erstrecken sind. Wechseln alle Größen mit derselben Frequenz, so erfordert die vorstehende Beziehung die Gleichheit der entsprechenden Vektorsummen:

$$\Sigma\mathfrak{V} = \Sigma\mathfrak{R}\mathfrak{J} = \Sigma\mathfrak{E} \qquad (16)$$

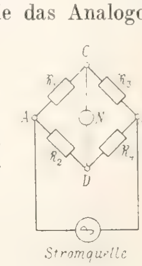
Die $\mathfrak{R}$ bezeichnen die Widerstandsoperatoren der einzelnen Zweige.

Die Bedeutung der Gleichungen (13) bis (16) besteht darin, daß durch sie jedes die Verteilung von Wechselströmen betreffende Problem grundsätzlich auf ein analoges Gleichstromproblem zurückgeführt wird.

Die Stromstärken und Spannungen werden hierbei durch ihre Vektoren vertreten; an Stelle der Widerstände und Leitwerte erscheinen die vektoriellen, bezw. komplexen Operatoren. Die Möglichkeit dieser Zurückführung liegt darin, daß eben jedes komplexe, bezw. Vektorsymbol zwei Angaben — Betrag (Amplitude) und Winkel (Phasenverschiebung) — einschließt, durch die auch eine Wechselstromgröße eindeutig bestimmt ist.

Als Beispiel sei die Wechselstrommeßbrücke (Fig. 31) angeführt, die das Analogon

Fig. 31. Allgemeines Schema einer Wechselstrommeßbrücke.



der Wheatstoneschen Brücke zur Messung von Widerständen bildet. Die vier Brückenarme bestehen aus Apparaten, deren Widerstandsoperatoren $\mathfrak{R}_1$, $\mathfrak{R}_2$, $\mathfrak{R}_3$, $\mathfrak{R}_4$ seien. Der vorstehende Satz liefert hier unmittelbar als Bedingung für das Verschwinden des Stromes im Nullinstrument N (Telephon, Vibrationsgalvanometer oder dgl.) die Beziehung

$$\mathfrak{R}_1 : \mathfrak{R}_2 = \mathfrak{R}_3 : \mathfrak{R}_4.$$

Sie umfaßt im allgemeinen zwei für das Brückengleichgewicht notwendige Bedingungen. Stellt man z. B. die Operatoren $\mathfrak{R}$ durch ihre Beträge R und ihre Winkel φ dar, setzt also

$$\mathfrak{R} = R e^{j\varphi},$$

so ergibt sich

$$1.\ R_1 : R_2 = R_3 : R_4$$
$$2.\ \varphi_1 - \varphi_2 = \varphi_3 - \varphi_4.$$

Von der großen Zahl der hierauf beruhenden Anordnungen zur Messung von Wechselstromgrößen nennen wir hier nur die folgenden.

α) Vergleich von Selbstinduktivitäten und Messung ihres Werkwiderstandes. Hierbei sind $\mathfrak{R}_1 = R_1$ und $\mathfrak{R}_2 = R_2$ reine Widerstände von bekannter Größe. $\mathfrak{R}_3 = R_3 + j\omega L_3$ sei der Operator der zu messenden Spule, R_3 also ihr Werkwiderstand (der im allgemeinen größer sein wird als der Gleichstromwiderstand und der von der Frequenz, häufig auch von der Stromstärke abhängt).

$\mathfrak{R}_4 = R_4 + j\omega L_4$ soll eine Spule mit bekanntem Induktivität und bekanntem Widerstande darstellen (Selbstinduktionsnormal). Die Gleichgewichtsbedingungen nehmen hier die spezielle Form an:

$$1.\ R_1 : R_2 = L_3 : L_4$$
$$2.\ R_3 : R_4 = L_3 : L_4$$

β) Vergleich von Kapazitäten und

Messung ihres Verlustwinkels. $\mathfrak{R}_1$ und $\mathfrak{R}_2$ sind, wie zuvor, reine Widerstände.

$$\mathfrak{R}_3 = \frac{1}{\omega C_3}(-j + \mathrm{tg}\delta_3)$$

möge einem Kondensator entsprechen, dessen Kapazität C_3 und Verlustwinkel δ_3 bestimmt werden soll. Für $\mathfrak{R}_4$ wird zweckmäßig ein Luftkondensator mit der bekannten Kapazität C_4 gewählt, dem ein veränderbarer Widerstand R_4 vorgeschaltet wird. Ist, wie zumeist, δ_3 ein kleiner Winkel, so nehmen die Bedingungen für das Brückengleichgewicht die einfache Form an:

$$1.\ R_1 : R_2 = C_4 : C_3$$
$$2.\ \delta_3 = R_4 \omega C_4.$$

Wegen der Kleinheit von δ_3 muß die letzte Bedingung fast immer durch ein Korrektionsglied ergänzt werden, das davon herrührt, daß die Widerstände R_1 und R_2 nicht vollkommen induktions- und kapazitätsfrei sind. Die Zeitkonstante

$$T = \frac{L}{R} - CR$$

dieser Widerstände ergibt bei der Frequenz ω eine Phasenabweichung $\varphi = \omega T$, so daß nunmehr

$$\mathfrak{R}_1 = R_1(1 + j\omega T_1)$$
$$\mathfrak{R}_2 = R_2(1 + j\omega T_2)$$

einzusetzen ist. Sind die Phasenabweichungen klein, so wird die erste Bedingung hierdurch nicht merklich geändert; dagegen lautet die zweite nunmehr

$$\delta_3 = R_4\omega C_4 + \omega(T_1 - T_2).$$

Nur bei vollkommener Gleichheit der Brückenarme $\mathfrak{R}_1$ und $\mathfrak{R}_2$ verschwindet das Zusatzglied. Wegen weiterer Einzelheiten über die Wechselstrommeßbrücke vgl. Orlich, Kapazität und Induktivität Braunschweig 1909.

Die auf die Fortleitung von Wechselströmen bezüglichen Probleme lassen sich

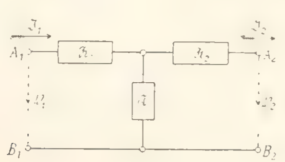


Fig. 32.

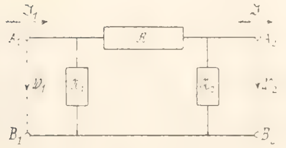


Fig. 33.

Fig. 32 und 33. Allgemeine Ersatzschaltungen für Wechselstromkreise bezw. -leitungen nach Breisig und Kennelly.

nach Breisig und Kennelly auf zwei einfache und einander gleichwertige Schaltungen zurückführen (Fig. 32 u. 33). Bei beiden sollen die Klemmen A_1, B_1 als Stromzuführungsstellen, die Klemmen A_2, B_2 als Stromabnahmestellen gelten. Der Zweig A_1A_2 möge als Hinleitung, der Zweig B_1B_2 als Rückleitung bezeichnet werden.

Die erste Schaltung enthält in der Hinleitung zwei Apparate mit den Widerstandsoperatoren $\mathfrak{R}_1$ und $\mathfrak{R}_2$; zwischen ihnen zweigt eine Brücke mit dem Leitwertoperator $\mathfrak{A}$ ab.

In der zweiten Schaltung sind zwei Brücken mit den Leitwertoperatoren $\mathfrak{A}_1$ und $\mathfrak{A}_2$ vorhanden, die zu den Zuführungs- bezw. Abnahmeklemmen parallel liegen; der Widerstandsoperator der Leitung werde mit $\mathfrak{R}$ bezeichnet. (Daß die Größen $\mathfrak{R}_1$, $\mathfrak{R}_2$ und $\mathfrak{R}$ nur in der Hinleitung liegen, ist nebensächlich; man kann sie ebensogut in beliebiger Weise auf Hin- und Rückleitung verteilen.)

Eine einfache Rechnung zeigt, daß Strom und Spannung an der Zuführungsstelle mit den entsprechenden Größen an der Abnahmestelle in der folgenden linearen Beziehung stehen:

$$\left.\begin{aligned}\mathfrak{V}_1 &= \mathfrak{N}_1\mathfrak{V}_2 + \mathfrak{P}\,\mathfrak{J}_2\\ \mathfrak{J}_1 &= \mathfrak{Q}\,\mathfrak{V}_2 + \mathfrak{N}_2\mathfrak{J}_2\end{aligned}\right\} \quad .\ .\ .\ .\ (17)$$

Dabei ist

für die erste Schaltung (Fig. 32)	für die zweite Schaltung (Fig. 33)
$\mathfrak{N}_1 = 1 + \mathfrak{A}\mathfrak{R}_1$	$\mathfrak{N}_1 = 1 + \mathfrak{A}_2\mathfrak{R}$
$\mathfrak{N}_2 = 1 + \mathfrak{A}\mathfrak{R}_2$	$\mathfrak{N}_2 = 1 + \mathfrak{A}_1\mathfrak{R}$
$\mathfrak{P} = \mathfrak{R}_1 + \mathfrak{R}_2 + \mathfrak{A}\mathfrak{R}_1\mathfrak{R}_2$	$\mathfrak{P} = \mathfrak{R}$
$\mathfrak{Q} = \mathfrak{A}$	$\mathfrak{Q} = \mathfrak{A}_1 + \mathfrak{A}_2 + \mathfrak{R}\mathfrak{A}_1\mathfrak{A}_2$

Zwischen diesen Werten herrscht nun die merkwürdige Beziehung, daß die Determinante der Koeffizienten von (17) in beiden Fällen den Wert 1 hat:

$$\mathfrak{N}_1\mathfrak{N}_2 - \mathfrak{P}\mathfrak{Q} = 1 \qquad (18)$$

Deshalb erhält man bei der Umkehrung von Gleichung (17) dieselben Koeffizienten:

$$\left.\begin{aligned}\mathfrak{V}_2 &= \mathfrak{N}_2\mathfrak{V}_1 - \mathfrak{P}\,\mathfrak{J}_1\\ \mathfrak{J}_2 &= -\mathfrak{Q}\mathfrak{V}_1 + \mathfrak{N}_1\mathfrak{J}_1\end{aligned}\right\} \quad .\ .\ .\ (19)$$

Der Satz hat aber noch eine viel weittragendere Folge, nämlich:

Schaltet man Elemente von der in Figur 32 oder 33 dargestellten Art in beliebiger Zahl und Reihenfolge parallel oder hintereinander, so entsteht immer wieder ein Gebilde, für welches Strom und Spannung an der Zuführungsstelle mit den entsprechenden Größen an der Abführungsstelle in der Beziehung (17) stehen, wobei die Koeffizientendeterminante stets den Wert 1 behält.

Der mathematische Beweis dieses Satzes kann hier übergangen werden; er ist übrigens

sehr einfach und beruht auf der erwähnten Determinanteneigenschaft (A. Franke).

Die Gebilde nach Figur 32 oder 33 sind die allgemeinsten, die bei Wechselstromverzweigungen vorkommen können, da einerseits einfache Vorschaltungen und Nebenschlüsse durch Spezialisierung aus ihnen hervorgehen, während sie anderseits (nach dem vorstehenden Satze) auch Leitungen darzustellen vermögen, die in beliebig verwickelter Weise zusammengesetzt sind. Hierauf beruht eine von Breisig angegebene Art der Nachbildung von Fernsprechleitungen, bei welcher die Schaltung nach Figur 32 benutzt wird.

Bei einer gegebenen Wechselstromanordnung lassen sich die Koeffizienten $\mathfrak{N}_1$, $\mathfrak{N}_2$, $\mathfrak{P}$, $\mathfrak{Q}$ durch Messungen von den Klemmen A_1B_1 und A_2B_2 aus ermitteln. Läßt man die beiden Klemmen A_2 und B_2 offen, so mißt man zwischen A_1 und B_1 den Leerlaufswiderstand:

$$\mathfrak{U}_{11} = \left(\frac{\mathfrak{V}_1}{\mathfrak{J}_1}\right)_{\mathfrak{J}_2=0} = \frac{\mathfrak{N}_1}{\mathfrak{Q}}.$$

Verbindet man die Klemmen A_2 und B_2 unmittelbar miteinander, so erhält man den Kurzschlußwiderstand:

$$\mathfrak{U}_{21} = \left(\frac{\mathfrak{V}_1}{\mathfrak{J}_1}\right)_{\mathfrak{V}_2=0} = \frac{\mathfrak{P}}{\mathfrak{N}_2}.$$

Dieselbe Messung, an den Klemmen A_2 und B_2 ausgeführt, liefert den von dort aus geltenden Leerlaufswiderstand:

$$\mathfrak{U}_{12} = -\left(\frac{\mathfrak{V}_2}{\mathfrak{J}_2}\right)_{\mathfrak{J}_1=0} = \frac{\mathfrak{N}_2}{\mathfrak{Q}}$$

und den entsprechenden Kurzschlußwiderstand:

$$\mathfrak{U}_{22} = -\left(\frac{\mathfrak{V}_2}{\mathfrak{J}_2}\right)_{\mathfrak{V}_1=0} = \frac{\mathfrak{P}}{\mathfrak{N}_1}.$$

Aus diesen Größen (von denen drei voneinander unabhängig sind) und mit Rücksicht auf die Gleichung (18) lassen sich die Operatoren $\mathfrak{N}_1$, $\mathfrak{N}_2$, $\mathfrak{P}$ und $\mathfrak{Q}$ ermitteln.

Aus dieser Betrachtung geht die allgemeine Bedeutung solcher Leerlaufs- und Kurzschlußmessungen zur Untersuchung von Wechselstromkreisen hervor. Sie sind für Leitungen von Breisig, für Transformatoren von Kapp eingeführt worden.

5g) Kreise mit Gegeninduktivität; allgemeiner Transformator; Wirbelströme. Die beiden in Figur 34 gezeichneten Stromkreise sollen so beschaffen sein, daß der von dem Strome in einem von ihnen erzeugte magnetische Induktionsfluß zum Teil auch den anderen Kreis durchsetzt. Die beiden Kreise sollen, mit anderen Worten, eine gewisse Gegeninduktivität besitzen. Die als positiv angesehene Stromrichtung sei in dem einen Kreise beliebig, in dem anderen so festgesetzt, daß Ströme, die in beiden Kreisen gleiche Richtung haben,

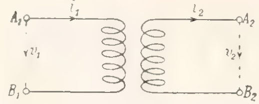


Fig. 34. Wechselstromtransformator.

sich in der Erzeugung des Induktionsflusses unterstützen. Bedeutet Φ_1 den mit dem ersten Kreise verketteten Induktionsfluß, i_1 die Stromstärke in diesem Kreise, und bezeichnen Φ_2 und i_2 die entsprechenden Größen des zweiten Kreises, so gilt bekanntlich (vgl. den Artikel „Elektrodynamik"), sofern die Stromleiter als linear angesehen werden können:

$$\Phi_1 = L_1 i_1 + M i_2$$
$$\Phi_2 = L_2 i_2 + M i_1$$

L_1 und L_2 sind die Selbstinduktivitäten der beiden Kreise, M ist ihre Gegeninduktivität. R_1 und R_2 seien die Widerstände der Leiter in den beiden Kreisen, v_1 und v_2 die in Figur 34 angegebenen Spannungen. Dann ergibt das Induktionsgesetz mit Rücksicht auf die vorstehenden Ausdrücke der Induktionsflüsse die beiden folgenden Grundgleichungen des allgemeinen Transformators:

$$v_1 = R_1 i_1 + L_1 \frac{di_1}{dt} + M \frac{di_2}{dt}$$

$$-v_2 = R_2 i_2 + L_2 \frac{di_2}{dt} + M \frac{di_1}{dt}.$$

Für sinusförmigen Wechselstrom wird hieraus

$$\left.\begin{aligned} \mathfrak{V}_1 &= \mathfrak{L}_1\mathfrak{J}_1 + \mathfrak{M}\mathfrak{J}_2 \\ -\mathfrak{V}_2 &= \mathfrak{L}_2\mathfrak{J}_2 + \mathfrak{M}\mathfrak{J}_1 \end{aligned}\right\} \quad . \; . \; . \; (20)$$

wobei die $\mathfrak{V}$ und $\mathfrak{J}$ die entsprechenden Spannungs- und Stromvektoren bedeuten, und die Operatoren $\mathfrak{L}_1$, $\mathfrak{L}_2$ und $\mathfrak{M}$ die Werte

$$\mathfrak{L}_1 = R_1 + j\omega L_1; \; \mathfrak{L}_2 = R_2 + j\omega L_2$$
$$\mathfrak{M} = j\,\omega M$$

haben.

Die in Figur 34 vorausgesetzte Richtung der Spannungen und Ströme entspricht dem Falle, daß die Klemmen A_1, B_1 mit einer Stromquelle verbunden sind, während an A_2, B_2 ein Stromverbraucher angeschlossen ist. Der erste Stromkreis heißt dann der primäre, der zweite der sekundäre; beide zusammen bilden den sogenannten „Transformator". Diesen Namen hat die Einrichtung erhalten, weil sie gestattet, bei gegebener Spannung v_1 der Spannung v_2 innerhalb weiter Grenzen jeden gewünschten Wert zu geben, also kurz gesagt: Spannungen zu transformieren. Das ist möglich, weil man es in der Hand hat, den Induktionskoeffi-

zienten L und M durch passende Wahl der Wicklungen die erforderlichen Werte zu geben. Die Bauart der Transformatoren ist je nach ihrem Verwendungszweck eine sehr verschiedene; wegen ihrer wird auf den Artikel „Transformatoren" verwiesen, wo auch ihre Wirkungsweise eingehender erläutert wird.

Im Gegensatz zu den dort vorzugsweise betrachteten beabsichtigten Transformatorwirkungen stehen die auf demselben physikalischen Vorgang beruhenden Wirbelstromerscheinungen. Durchsetzt das magnetische Feld des Stromes i_1 (Fig. 34) eine ausgedehnte Metallmasse, so bildet sich in dieser wegen der induzierten elektromotorischen Kräfte eine elektrische Strömung aus, die sogenannte Wirbelströmung. Sie erzeugt ihrerseits ein magnetisches Feld und wirkt dann auf den induzierenden Stromkreis zurück. Die exakte Ableitung der hierfür geltenden Beziehungen ist wegen der räumlichen Verteilung der Wirbelströmung nur in einigen wenigen (einfachen) Fällen möglich. Für viele Zwecke genügt aber eine angenäherte Betrachtung, die darauf beruht, daß die Wirbelströmung durch einen linearen sekundären Stromkreis (wie in Figur 34) ersetzt wird. Es gelten dann Gleichungen von der Form (20), und aus diesen folgt mit $\mathfrak{V}_2 = 0$ die Beziehung

$$\mathfrak{V}_1 = \mathfrak{J}_1 \mathfrak{R}_1,$$

worin

$$\mathfrak{R}_1 = \mathfrak{L}_1 - \frac{\mathfrak{M}^2}{\mathfrak{L}_2}$$

den durch die Wirbelströme veränderten Operator des primären Stromkreises (i_1) bedeutet. Durch Einsetzen der Werte von $\mathfrak{L}_1$, $\mathfrak{L}_2$ und $\mathfrak{M}$ ergeben sich die folgenden Ausdrücke für den Widerstand R′ und die Induktivität L′ des primären Kreises:

$$R' = R_1 + R_2 \frac{\omega^2 M^2}{R_2^2 + \omega^2 L_2^2}$$

$$L' = L_1 - L_2 \frac{\omega^2 M^2}{R_2^2 + \omega^2 L_2^2}.$$

Der Widerstand erscheint somit infolge der Wirkung der Wirbelströme erhöht, die Induktivität vermindert. Die Zusatzglieder hängen von der Frequenz ab; bei niedriger Frequenz spielt im Nenner $\omega^2 L_2^2$ neben R_2^2 keine Rolle, und deshalb wachsen die Zusatzglieder anfangs mit dem Quadrat der Frequenz. Diese Folgerung unserer einfachen Theorie deckt sich mit der Erfahrung.

In Stromerzeugern, Transformatoren und Motoren sucht man die Ausbildung von Wirbelströmen wegen der mit ihnen verbundenen Energieverluste (Joulesche Wärme) und ihrer Rückwirkung auf das Magnetfeld möglichst zu verhindern, indem man die von dem zeitlich schwankenden magnetischen Felde durchsetzten Metallkörper in geeigneter Weise unterteilt; die hier besonders in Frage kommenden Eisenteile werden aus dünnen voneinander isolierten Blechen, seltener aus Drähten aufgebaut.

Es gibt jedoch auch Anordnungen, in denen man absichtlich starke Wirbelströme entstehen läßt, um bestimmte Wirkungen zu erzielen, die auf den mechanischen Kräften beruhen, welche der von den Wirbelströmen durchflossene Leiter im Magnetfelde erfährt. Wir führen als Beispiele hier besonders an die Wirbelstrombremse und den Induktionszähler (vgl. den Artikel „Elektrische Arbeit"). Mechanische Wirkungen dieser Art treten bei den berühmten Versuchen von Elihu Thomson (El. World v. 28. Mai 1887, New York) über die Abstoßung zwischen Wechselstromspulen und Metallringen und -platten augenfällig hervor.

Drückt man mit Hilfe der beiden Gleichungen des allgemeinen Transformators (Gleichungen 20) den Primärstrom $\mathfrak{J}_1$ und die Primärspannung $\mathfrak{V}_1$ durch die Größen $\mathfrak{J}_2$ und $\mathfrak{V}_2$ des Sekundärkreises aus, so erhält man ein Gleichungspaar wie Gleichung (17), in welchem wiederum die Koeffizientendeterminante den Wert 1 hat. Daraus folgt, daß auch der allgemeine Transformator auf eine der beiden Grundschaltungen nach Figur 32 oder 33 zurückgeführt werden kann.

Der ersten entspricht z. B. das Schaltschema Figur 35, an dem sich die beiden Gleichungen (20) unmittelbar ablesen lassen.

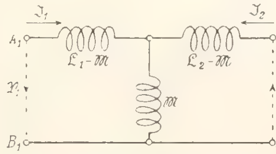


Fig. 35. Ersatzschaltung des allgemeinen Transformators.

Wegen dieses Umstandes kommt den vorher (unter 5 f) abgeleiteten allgemeinen Sätzen auch dann noch Gültigkeit zu, wenn die Schaltung Transformatoren enthält, und zwar gleichgültig, wo, und in welcher Anzahl.

6. Mehrphasenströme. Der Wechselstrom hat den Nachteil, daß seine Leistung zeitlich nicht konstant ist, sondern zwischen einem Höchst- und Mindestwert hin- und herpendelt (vgl. Abschnitt II 4). Hieraus ergeben sich gewisse Komplikationen in dem Bau und in der Wirkungsweise der Motoren für diese Stromart (vgl. den Artikel „Dynamomaschinen"). Sie werden bei den „Mehrphasensystemen" vermieden,

von denen das „Dreiphasensystem" die größte Bedeutung erlangt hat.

Die Einrichtung eines Dreiphasenstromerzeugers geht im Prinzip aus der Figur 36

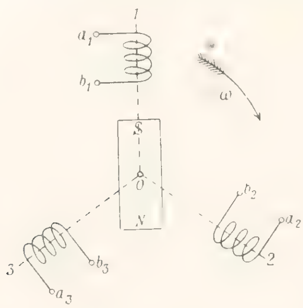


Fig. 36. Prinzip eines Dreiphasenstromerzeugers.

hervor. Ein Magnet NS drehe sich mit der Winkelgeschwindigkeit ω an drei Spulen 1, 2, 3 vorbei, deren Achsen die Drehachse des Magnets senkrecht schneiden und gegeneinander um Winkel von je $\frac{2\pi}{3} = 120^0$ versetzt sind. Durch passende Wahl der Spulen- und Magnetform läßt es sich erreichen, daß die in jeder Spule induzierte elektromotorische Kraft sinusförmig verläuft. Jeder vollen Umdrehung des Magnets entspricht eine Periode. Die in der ersten Spule induzierte Spannung kann daher durch den Ausdruck

$$v_1 = V_m \cos \omega t$$

dargestellt werden, dem der Vektor 1 in Figur 37 entspricht.[1])

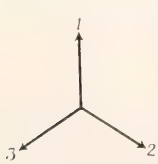


Fig. 37. Spannungsdiagramm eines Dreiphasenstromerzeugers.

Faßt man eine bestimmte relative Lage des Magnets zur Spule 1 ins Auge, so tritt dieselbe Lage hinsichtlich der Spule 2 um $^1/_3$ Periode, hinsichtlich der Spule 3 um $^2/_3$ Perioden später ein. Die zugehörigen induzierten Spannungen sind daher

$$v_2 = V_m \cos\left(\omega t - \frac{2\pi}{3}\right)$$

und

$$v_3 = V_m \cos\left(\omega t - \frac{4\pi}{3}\right)$$

Sie werden durch die Vektoren 2 und 3 in Figur 37 dargestellt.

[1]) Bei dem vorstehenden Ansatze für v_1 ist angenommen, daß die Achse des Magnets zur Zeit t=0 horizontal liegt.

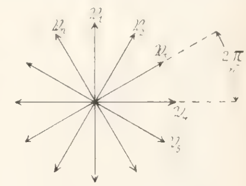
Ordnet man in der Einrichtung nach Figur 36 nicht drei Spulen mit dem Winkelabstande von $120^0 = \frac{2\pi}{3}$, sondern n Spulen mit dem Winkelabstande $\frac{2\pi}{n}$ an, so bilden die in diesen Spulen induzierten Spannungen ein „n-Phasensystem". Die n Spannungen

$$v_1 = V_m \cos \omega t,\quad v_2 = V_m \cos\left(\omega t - \frac{2\pi}{n}\right)$$

$$v_k = V_m \cos\left[\omega t - (k-1)\frac{2\pi}{n}\right]$$

werden durch Vektoren vom Betrage V_m dargestellt, deren Richtungen mit denen der Spulenachsen übereinstimmen (Fig. 38).

Fig. 38. Spannungsdiagramm eines n-Phasenstromerzeugers.



Man denke sich die n Spulen eines solchen Systems in beliebiger, aber für alle Spulen gleicher Weise belastet. Dann fließt in jeder Spule ein Strom $\mathfrak{J}_n$, der gegenüber der zugehörigen Spannung V_n eine gewisse Phasenverschiebung φ hat. Die in dem Zweige abgegebene mittlere Leistung ist $I_n V_n \cos \varphi$. Wegen der Gleichheit aller n Zweige ist die mittlere Leistung des Systems

$$P = n\, I\, V \cos \varphi.$$

Berechnet man anderseits mittels der vorher angeschriebenen Augenblickswerte der Spannungen und der entsprechenden Augenblickswerte der Ströme den Augenblickswert der Gesamtleistung, so zeigt eine einfache Rechnung, daß dieser Wert gleich dem vorstehenden Mittelwert ist (falls $n \geq 3$). Die Leistung eines symmetrischen und symmetrisch belasteten Drei- oder Mehrphasensystems ist also zeitlich konstant.

Zur Fortleitung von n-Phasenströmen erscheinen zunächst 2n Drähte erforderlich. Da aber die n Zweige voneinander unabhängig sind, darf die eine der beiden Zuleitungen allen Zweigen gemeinsam sein. Man darf also z. B. die Klemmen b_1 bis b_n des Stromerzeugers an einen gemeinsamen Punkt N_1 legen und diesen Punkt mit dem entsprechenden Punkte N_2 des Stromverbrauchers durch eine Leitung verbinden. Durch diese Maßnahme vermindert sich die Anzahl der erforderlichen Leitungen auf $n + 1$. Figur 39 zeigt diese Anordnung für ei Dreiphasensystem. Die Punkte N_1 und

N_2 heißen „neutrale" Punkte, da sie bei symmetrischem Aufbau des Systems keine Spannung gegen Erde besitzen.

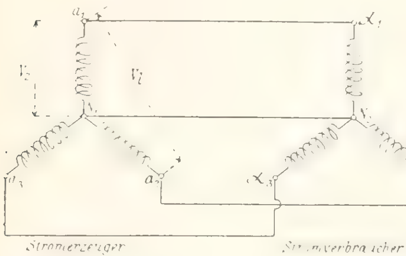


Fig. 39. Sternschaltung eines Dreiphasenstromsystems.

Bei symmetrischer Belastung sind die Ströme in den drei Hinleitungen $a_1\alpha_1$, $a_2\alpha_2$ und $a_3\alpha_3$ gleich groß und besitzen je 120^0 Phasenverschiebung gegeneinander (wie die Vektoren in Figur 37). Ihre Summe ist dann in jedem Augenblick Null (der resultierende Vektor der drei Ströme verschwindet). In der gemeinsamen Rückleitung N_2N_1 fließt also kein Strom; sie kann daher fortgelassen werden. Tut man dies, so gelangt man zu der sogenannten „Sternschaltung" des n-Phasensystems.

Die Spannung zwischen den Leitern eines so geschalteten Systems ist gleich der Differenz der zugehörigen Zweigspannungen; z. B.:

$$v_{a_2a_1} = v_{N_1a_1} - v_{N_1a_2}.$$

Entsprechendes gilt natürlich von den Vektoren dieser Spannungen. Daraus kann gefolgert werden, daß zwischen den Effektivwerten der Leiterspannung V_l und der Zweigspannung V_z eines n-Phasensystems die Beziehung besteht

$$V_l = V_z . 2 \sin \frac{\pi}{n} \quad . \; . \; . \; . \; . \quad (21)$$

Für Dreiphasensysteme wird der Faktor auf der rechten Seite gleich $\sqrt{3}$.

Neben der Sternschaltung der Zweige eines Mehrphasensystems ist auch die „Polygon-" oder „Ringschaltung" von Bedeutung. Bei ihr werden die Zweige zu einem geschlossenen Ring hintereinander geschaltet, wie dies Figur 40 für ein Dreiphasensystem zeigt. Man bezeichnet die Schaltung in diesem besonderen Falle als „Dreieckschaltung". Die Möglichkeit der Ringschaltung beruht auf dem Umstande, daß sich die Spannungsvektoren $\mathfrak{V}_1$ bis $\mathfrak{V}_n$ der Zweige (Fig. 38) beim Aneinanderreihen zu einem Polygon schließen. Die resultierende Spannung in dem Ring ist daher Null. Wäre dies nicht der Fall, so würde in dem Ring ein starker Kurzschlußstrom fließen.

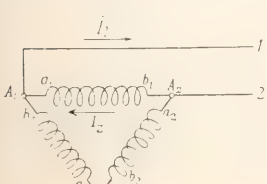


Fig. 40. Dreieckschaltung eines Dreiphasenstromsystems.

Die Stromabnahme geschieht in den Eckpunkten A_1, A_2, ... des Polygons. Bei dieser Schaltung braucht man also bei einem n-Phasensystem zur Fortleitung der Energie gleichfalls nur n Drähte. Die Spannung zwischen den Leitern stimmt hier mit der Zweigspannung überein. Dagegen ist der Strom in einem Leiter gleich der Differenz der beiden zugehörigen Zweigströme. Bei symmetrischer Belastung ergibt sich daher eine der Gleichung (21) analoge Beziehung zwischen dem effektiven Leiterstrom I_l und dem effektiven Zweigstrom I_z, nämlich:

$$I_l = I_z . 2 \sin \frac{\pi}{n} \quad . \; . \; . \; . \; . \quad (22)$$

Schickt man durch das in Figur 36 dargestellte Spulensystem Mehrphasenstrom, so daß z. B. die Ströme in den Spulen 1, 2 und 3 den Vektoren 1, 2 und 3 in Figur 37 entsprechen, so erzeugt diese Anordnung in dem Mittelpunkte O des Systems ein magnetisches Feld von konstanter Stärke, dessen Richtung sich mit der Winkelgeschwindigkeit ω in der Pfeilrichtung dreht; d. i. ein sogenanntes „Drehfeld". Deswegen hat man den symmetrischen Mehrphasenstrom auch „Drehstrom" genannt; es ist aber jetzt üblich geworden, nur den in der Praxis fast ausschließlich verwendeten Dreiphasenstrom so zu bezeichnen.

Die Messung der Leistung eines Mehrphasensystems ist in dem Artikel „Elektrische Leistung" auseinander gesetzt; wegen weiterer Einzelheiten, besonders über unsymmetrische Mehrphasensysteme, wird auf die Lehrbücher verwiesen.

III. Mehrwelliger Strom.

1. Zerlegung nach dem Fourierschen Theorem. Jede nicht sinusförmige periodische Kurve, wie z. B. die in Figur 1 oder 2 abgebildete, läßt sich nach einem Satze des berühmten Mathematikers und Physikers Fourier auffassen als Summe einer endlichen oder unendlichen Anzahl von Sinuskurven (vgl. den Artikel „Fouriersches Theorem"). Von diesen hat die „Grundschwingung" die Kreisfrequenz $\omega = \frac{2\pi}{T}$, die der Periode T des Vorganges entspricht.

Die Kreisfrequenzen der übrigen Schwingungen sind ganzzahlige Vielfache von ω; diese Schwingungen heißen die „Oberschwingungen". Eine nichtsinusförmige Spannung v kann somit durch den Ansatz

$$v = V_1 \sqrt{2}\ \sin(\omega t + \varphi_1)$$
$$+ V_2 \sqrt{2}\ \sin(2\omega t + \varphi_2) + \ldots \quad (23)$$

dargestellt werden. Darin ist V_1 der Effektivwert der Grundschwingung, φ_1 ihre Phasenverschiebung; V_2 und φ_2 sind die entsprechenden Größen der nächsten Oberschwingung usw. Wegen der Möglichkeit einer Zerlegung nach Gleichung (23) nennt man die nichtsinusförmigen Kurven auch „zusammengesetzte" oder „mehrwellige" Kurven.

2. Effektivwert und Leistung mehrwelliger Ströme. Der Effektivwert eines mehrwelligen Stromes ist nach Abschnitt I 3 durch den Ausdruck Gleichung (c) definiert. Zerlegt man nun den Strom entsprechend dem Ansatze

$$i = I_1 \sqrt{2}\ \sin(\omega t + \psi_1)$$
$$+ I_2 \sqrt{2}\ \sin(2\omega t + \psi_2) + \ldots \quad (24)$$

in seine sinusförmigen Komponenten und setzt dies in den genannten Ausdruck ein, so ergibt eine kleine Rechnung für den Effektivwert I die Beziehung

$$I = \sqrt{I_1^2 + I_2^2 + \ldots} \quad \ldots \quad (25)$$

Ist z. B. $I_2 = 0{,}1\, I_1$, $I_3 = I_4 = \ldots = 0$, so folgt hieraus $I = 1{,}005\, I_1$; man ersieht, daß die Kurve schon ziemlich starke Oberschwingungen enthalten kann, bevor ihr Effektivwert von dem der Grundschwingung beträchtlich abweicht. Hierauf beruht es, daß man häufig bei Messungen und theoretischen Betrachtungen mehrwellige Wechselströme hinsichtlich ihrer Effektivwerte als einwellige Ströme von der Frequenz der Grundschwingung behandeln darf, ohne auf beträchtliche Fehler zu kommen.

Für den zeitlichen Mittelwert der Leistung eines mehrwelligen Stromes mit einer mehrwelligen Spannung leitet man aus Gleichung (23) und (24) den Ausdruck ab

$$P = V_1 I_1 \cos(\varphi_1 - \psi_1) +$$
$$+ V_2 I_2 \cos(\varphi_2 - \psi_2) + \ldots$$

Hieraus geht hervor, daß sich die mittleren Leistungen der einzelnen Komponenten von gleicher Frequenz einfach addieren. Strom- und Spannungskomponenten von verschiedener Frequenz ergeben dagegen die mittlere Leistung Null (vgl. den Schluß des Abschnitts II 4).

3. Stromkreise. Die Bedeutung der Fourierschen Zerlegung einer mehrwelligen Wechselstromgröße in ihre einwelligen Komponenten beruht vor allem darauf, daß die Beziehungen zwischen Strom und Spannung in vielen Wechselstromkreisen linearen Charakter haben. Ueberall, wo das zutrifft, darf man jede Sinuskomponente für sich allein betrachten, so, als ob die übrigen Komponenten nicht vorhanden wären. Sie beeinflussen sich gegenseitig nicht. Dadurch wird die Betrachtung mehrwelliger Ströme auf den einfachen Fall des einwelligen Stromes zurückgeführt.

Nur dort, wo das lineare Superpositionsgesetz nicht gilt, wie z. B. bei Spulen mit stark magnetisiertem Eisenkern, läßt sich diese Betrachtungsweise nicht anwenden, und dort verliert daher auch die Fouriersche Zerlegung ihre praktische Bedeutung. Dort muß man sich entweder mit angenähert zutreffenden Betrachtungen begnügen oder seine Zuflucht zur zeichnerischen Darstellung nehmen, wie in dem im Abschnitt II 5b behandelten Beispiele.

Besonders einfach gestalten sich auch bei mehrwelliger Spannungskurve die Verhältnisse in einem Stromkreise, der nur Ohmschen Widerstand enthält. Hier ist der Strom der Spannung in jedem Augenblicke proportional, und die Form der Stromkurve stimmt daher mit der Form der Spannungskurve überein. Dies zeigt auch

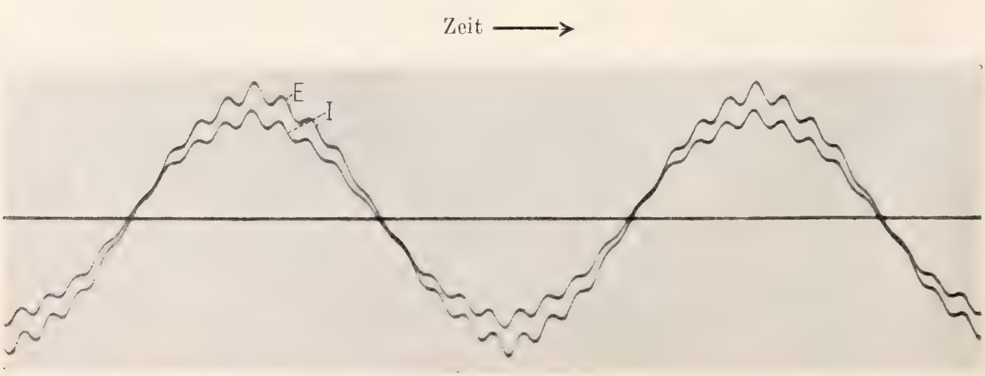


Fig. 41. Strom I und Spannung E an einem reinen Ohmschen Widerstande.

das in Figur 41 wiedergegebene Oszillogramm. Als Stromquelle diente bei dieser Aufnahme eine Maschine, deren elektromotorische Kraft neben der Grundschwingung noch eine ziemlich gut ausgeprägte Oberschwingung 17. Ordnung (d. h. mit der Kreisfrequenz 17ω) enthält.

In einem rein induktiven Stromkreise ruft die Spannungskomponente n-ter Ordnung V_n eine Stromkomponente I_n von der Stärke

$$I_n = \frac{V_n}{n\omega L}$$

hervor; L bedeutet darin die Induktivität des Kreises. Der Scheinwiderstand $n\omega L$ des Kreises wächst proportional der Ordnungszahl; deshalb erscheinen in der Stromkurve die Schwingungen höherer Ordnung schwächer als in der Spannungskurve. Dies geht aus dem Oszillogramm Figur 42 deutlich hervor, das bei stark induktiver Belastung (L = 0,063 Henry, R = 29 Ohm) des vorher erwähnten Generators erhalten worden ist. In diesem Falle war der Scheinwiderstand a) für die Grundschwingung (n = 50 Perioden)

$$\sqrt{R^2 + \omega^2 L^2} = \sqrt{29^2 + (0{,}063 . 314)^2} = 35{,}1 \text{ Ohm};$$

b) für die 17. Oberschwingung

$$\sqrt{29^2 + (17 . 0{,}063 . 314)^2} = 338 \text{ Ohm}.$$

Die Schwächung der Oberschwingungen ist in der Stromkurve hier so beträchtlich, daß diese fast zu einer Sinuskurve geworden ist.

Bei der Belastung der Stromquelle mit Kapazität liegen die Verhältnisse gerade umgekehrt, da der Scheinwiderstand dieser Belastung, d. i. die Größe

$$\frac{1}{n\omega C}$$

mit wachsender Schwingungsfrequenz abnimmt. In diesem Falle erscheinen die in der Spannungskurve enthaltenen Oberschwingungen in der Stromkurve bedeutend

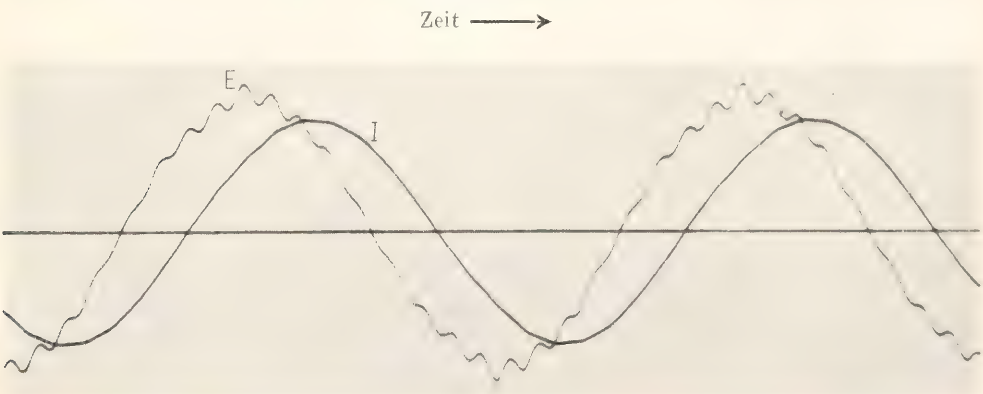


Fig. 42. Strom I und Spannung E an einer Drosselspule.

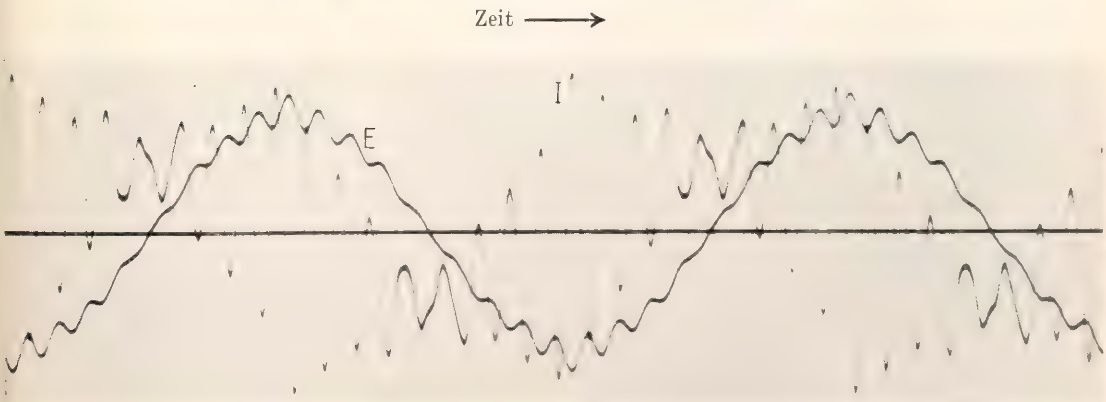


Fig. 43. Strom I und Spannung E an einem Kondensator.

verstärkt, wie das Oszillogramm Figur 43 zeigt. Bei diesem Versuch war $C = 2{,}4$ Mikrofarad. Der Scheinwiderstand beträgt daher

a) für die **Grundschwingung**

$$\frac{1}{314 \cdot 2{,}4 \cdot 10^{-6}} = 1323 \text{ Ohm};$$

b) für die 17. **Oberschwingung**

$$\frac{1323}{17} = 78 \text{ Ohm}.$$

Aus der Stromkurve ersieht man übrigens auch, daß die Zacken auf der Spannungskurve durch das Zusammenwirken der 17. mit einer etwas schwächeren 19. Oberschwingung entstanden sind. In der Stromkurve sind beide verstärkt; durch das An- und Abschwellen der Amplitude der Oberschwingung, das von der Interferenz der beiden Schwingungen herrührt, verrät sich ihr gleichzeitiges Vorhandensein. So liefert die Aufnahme der Stromkurve mit einem Kondensator von passender Größe oft wertvolle Aufschlüsse über die in einer Spannungskurve enthaltenen Oberschwingungen.

Stromkreise mit Kapazität und Induktivität lassen sich auch mit Vorteil zur **Erzeugung einer praktisch sinusförmigen Spannungskurve** verwenden, wie sie bei manchen Wechselstrommessungen erforderlich ist (Fig. 44). Man legt die ge-

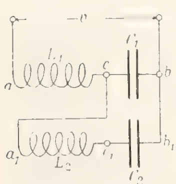


Fig. 44. Einrichtung zur Herstellung einer sinusförmigen Spannungskurve.

gebene (nicht sinusförmige) Spannung v an einen Zweig acb, der Selbstinduktivität L_1 und Kapazität C_1 in Reihenschaltung enthält. Der Strom wird an den Klemmen c und b des Kondensators abgenommen. Man kann diese Einrichtung als Spannungsteiler auffassen, bei dem jedoch zwischen den Abnahmeklemmen c und b ein erheblich geringerer Bruchteil der Spannung der Oberschwingungen auftritt, als von der Spannung der Grundschwingung, entsprechend dem mit der Frequenz veränderlichen Werte des Verhältnisses der Scheinwiderstände zwischen ac und cb. Für die Grundschwingung hat es die Größe $\omega^2 L_1 C_1$, für die n-te Oberschwingung die Größe $n^2\omega^2 L_1 C_1$. Bildet die Kurve der Spannung zwischen c und b noch keine genügende Annäherung an die Sinuskurve, so schaltet man zweckmäßig an diese Klemmen noch einen zweiten ähnlichen Spannungsteiler $a_1c_1b_1$ an und nimmt die Gebrauchsspannung von den Klemmen c_1 und b_1 ab. Mit dieser Anordnung nähert sich die Form der Gebrauchsspannung bei geeigneter Wahl der Größen L_1, C_1, L_2, C_2 auch bei sehr ungünstiger Form der Primärspannung v der Sinusform genügend an.

IV. Ausgleichsvorgänge.

Die mit Hilfe des Vektordiagramms oder der komplexen Rechnung ermittelte Verteilung der Spannungen und Ströme in einem Wechselstromkreise stellt sich im allgemeinen beim Einschalten des Kreises nicht sofort ein; es dauert vielmehr eine — von der Beschaffenheit des Kreises abhängige — Weile, bis sich dieser sozusagen „**eingeschwungen**" hat. Ebenso hören beim Ausschalten des Kreises die elektrischen Vorgänge im allgemeinen nicht plötzlich auf. Den beim Ein- und Ausschalten, überhaupt nach jedem äußeren Eingriff in die Beschaffenheit des Kreises auftretenden elektrischen Vorgang behandelt man zweckmäßig in der folgenden Weise. Man faßt ihn auf als entstanden durch Ueberlagerung des „**stationären**" oder „**Endzustandes**", dem das elektrische System zustrebt und eines „**Ausgleichsvorganges**", der im Laufe der Zeit abklingt. Der Grund, warum ein Ausgleichsvorgang überhaupt auftritt, liegt darin, daß nach dem äußeren Eingriff in das System die dem neuen Endzustande entsprechende Strom- und Spannungsverteilung im allgemeinen noch nicht vorliegt und aus energetischen Gründen sich auch nicht plötzlich einstellen kann.

Betrachten wir z. B. das **Einschalten einer Induktionsspule** in dem Augenblick, in dem die Spannung der Stromquelle gerade durch Null geht. Der Strom sollte alsdann mit seinem Höchstwert beginnen.[1]) Das ist aber nicht möglich, da das mit diesem Stromwerte notwendig verbundene magnetische Feld noch gar nicht vorhanden ist. Diesem Umstande wird dadurch Rechnung getragen, daß sich über diesen Strom ein „**Ausgleichsstrom**" lagert, der mit einem solchen Wert beginnt, daß er den Strom im ersten Augenblicke gerade zu Null ergänzt. Der weitere Verlauf des Ausgleichsstromes ergibt sich aus den näheren Bedingungen des Stromkreises. In dem betrachteten Falle handelt es sich um einen Kreis mit der Induktivität L und dem Widerstande R. Da der Ausgleichsstrom nicht von einer elektromotorischen Kraft aufrecht erhalten wird, stirbt er nach dem Exponentialgesetze

---

[1]) Genau genommen mit dem Werte $I_m \sin\varphi = I_m \frac{L\omega}{\sqrt{R^2 + L^2\omega^2}}$ wegen des nicht verschwindend kleinen Widerstandes R des Stromkreises.

$$i_a = I_0 e^{-\frac{R}{L}t}$$

ab; I_0 ist sein Anfangswert. Ein solcher Einschaltvorgang wird durch das Oszillogramm Figur 45 veranschaulicht.[1])

Aehnliche Verhältnisse liegen beim Einschalten eines Kondensators vor. Der Kondensator besitzt vor dem Einschalten noch kein elektrisches Feld und demgemäß auch keine Spannung zwischen seinen Belegungen. Wird er nun in einem Augenblicke eingeschaltet, in welchem die Spannung der Stromquelle von Null verschieden ist, so muß in dem Stromkreis eine „Ausgleichsspannung" auftreten, so, daß die Spannung am Kondensator auch in dem auf das Einschalten unmittelbar folgenden Zeitpunkte noch Null bleibt (eine plötzliche Spannungsänderung am Kondensator würde einen unendlich großen Ladestrom erfordern). Enthält z. B. der Stromkreis außer der Kapazität nur noch Ohmschen Widerstand, so erscheint die Ausgleichsspannung im ersten Augenblick als Spannungsabfall im Widerstande; mit anderen Worten: der Kondensator wirkt im ersten Augenblick wie ein Kurzschluß. Ist der Widerstand gering und die Spannung groß, so erhält man daher im Augenblick des Einschaltens einen starken Stromstoß. Auch hier stirbt der Ausgleichsvorgang nach einem Exponentialgesetze und zwar von der Form

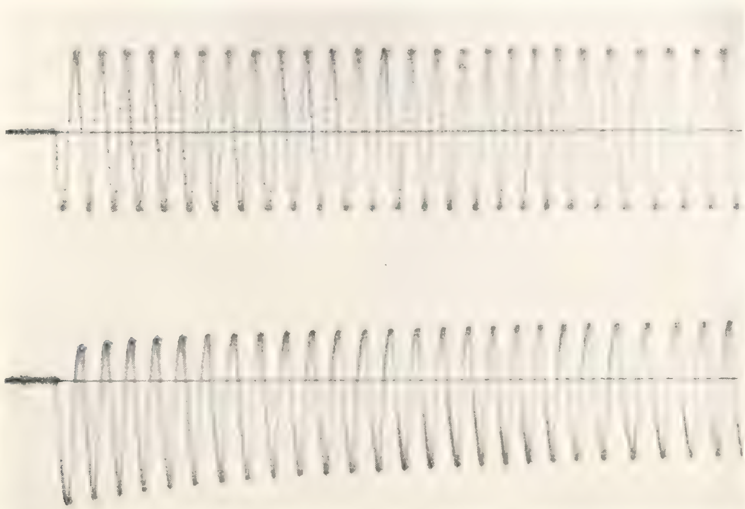


Fig. 45. Einschalten einer Induktionsspule. Das obere Bild stellt den Verlauf der Spannung, das untere den Verlauf des Stromes dar.

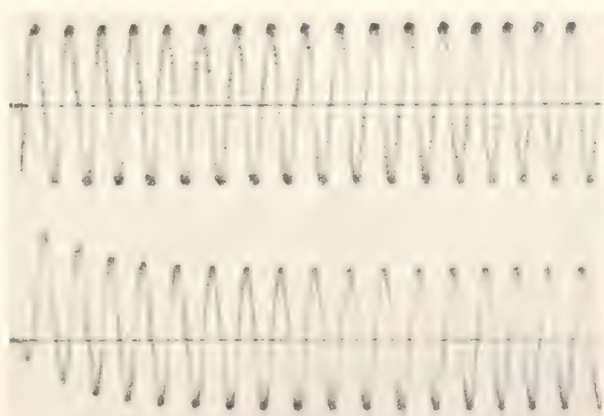


Fig. 46. Einschalten eines Kondensators mit vorgeschaltetem Widerstande. Das obere Bild zeigt den Verlauf der Spannung des Netzes, das untere den Verlauf der Spannung am Kondensator.

$$e^{-\frac{t}{CR}}$$

mit wachsender Zeit ab (Fig. 46).

In Stromkreisen von verwickelterer Zusammensetzung gestalten sich auch die Ausgleichsvorgänge verwickelter. Mit

[1]) Beim Einschalten von Spulen mit stark magnetisiertem Eisenkern erhält man sehr viel stärkere Stromstöße.

v_1 und i_1 seien die Spannungen und Ströme bezeichnet, die in dem Zeitpunkt unmittelbar vor dem Eingriff in dem Stromkreise herrschen; v_2 und i_2 seien die entsprechenden Größen, denen das System nach dem Eingriff zustrebt; sie werden im allgemeinen von den ersten verschieden sein. Soweit sich diese Größen auf Ohmsche Widerstände beziehen, hat der Unterschied $v_1—v_2$ bezw. $i_1—i_2$ keinen Ausgleichsvorgang zur Folge; wohl aber ist dies der Fall, wenn die Differenz $v_1—v_2$ einen Kondensator, oder die Differenz $i_1—i_2$ eine Induktionsspule betrifft. Dann ergeben diese Differenzen gerade den Anfangswert der Ausgleichsspannung bezw. des Ausgleichsstromes. Der weitere zeitliche Verlauf dieser Größen wird durch die Beschaffenheit des Stromkreises bestimmt. Er hängt wesentlich ab von der Anzahl der „elektrischen Freiheitsgrade" dieses Kreises. Jeder selbständige Energiespeicher (Spule oder Kondensator) liefert einen Freiheitsgrad. In einem Kreise mit n Freiheitsgraden setzt sich der Ausgleichsvorgang aus n Grundvorgängen von der Form

$$\text{Const. } e^{-\frac{t}{T_n}}$$

zusammen. Dabei kann es vorkommen, daß einige der „Zeitkonstanten" T_n paarweise konjugiert komplex werden. Der zu einem solchen Paare gehörige Ausgleichsvorgang hat dann die Form einer gedämpften Schwingung nach dem Gesetze

$$\text{Const. } e^{-\frac{t}{T}} \sin(\nu t + \varphi).$$

Die Werte der Zeitkonstanten T_n, und also auch die der Schwingungsfrequenzen ν hängen nur ab von der Beschaffenheit des Stromkreises, nicht aber von dem elektrischen Zustande, den der Kreis vor dem Eingriff besessen hat; bezw. von dem, welchem er nach dem Eingriff zustrebt. Diese Zustände bestimmen also nur die Stärke, nicht die Form der Grundvorgänge, aus denen sich der tatsächliche Ausgleichsvorgang zusammensetzt.

Literatur. *1. Lehrbücher über das ganze Gebiet:* ***Arnold,*** *Wechselstromtechnik, Bd.* 1 *von J. L. La Cour und O. S. Bragstad, 2. Aufl. Berlin 1910.* — ***F. Bedell und A. C. Crehore,*** *Alternating currents, Ithaca, N. Y. 1892. Deutsch von Bucherer. Berlin 1895.* — ***A. Hay,*** *Alternating currents. London 1911.* — ***E. Orlich,*** *Die Theorie der Wechselströme. Leipzig und Berlin 1912.* — ***A. Russell,*** *A Treatise on the theory of alternating currents,* 2 *vol. Cambridge 1904 bis 1906.* — ***C. P. Steinmetz,*** *Alternating current phenomena, 2 ed. New York 1898. Deutsche Ausgabe. Berlin 1900.* — ***J. Zenneck,*** *Elektromagnetische Schwingungen und drahtlose Telegraphie. Stuttgart 1905.*

2. Bücher und Abhandlungen über Einzelprobleme: ***H. Barkhausen,*** *Das Problem der Schwingungserregung. Leipzig 1907.* — ***F. Breisig,*** *Theoretische Telegraphie. Braunschweig 1910.* — ***v. Dolivo-Dobrowolsky,*** *Elektrotechnische Zeitschrift, Bd.* 13, *S. 222. Berlin 1892.* — ***A. Franke,*** *Elektrotechnische Zeitschrift, Bd.* 12, *S. 447, 458, 1891.* — ***A. E. Kennelly,*** *The Application of hyperbolic functions to electrical engineering problems. London 1912.* — ***E. Orlich,*** *Aufnahme und Analyse von Wechselstromkurven. Braunschweig 1906.* — ***H. Th. Simon,*** *Physikalische Zeitschrift, Bd.* 6, *S. 297, 1905.* — ***J. J. Thomson,*** *The Electrician, Bd.* 28, *p. 599. London 1892.* — ***K. W. Wagner,*** *Der Lichtbogen als Wechselstromerzeuger. Leipzig 1910.* — ***E. Waltz,*** *Wechselstromarbeitsdiagramme. Berlin 1912.* — ***M. Wien,*** *Annalen der Physik (3), Bd.* 44, *S. 689, 1891.*

K. W. Wagner.

Weichtiere.

Mollusken. Einer der großen Stämme des Tierreichs, zumeist durch den Besitz einer Kalkschale, im übrigen aber sehr weichhäutigen Körper ausgezeichnet, meist im Meer und Süßwasser, seltener auf dem Lande lebend, die Hauptgruppen der Amphineuren, Lamellibranchiaten, Gastropoden, Scaphopoden und Cephalopoden umfassend (vgl. diese und den Artikel „Mollusca").

Weiß

Christian Samuel.

Geboren am 26. Februar 1780 zu Leipzig; gestorben am 1. Oktober 1856 auf einer Reise zu Eger. Mit 16 Jahren ging er nach Leipzig, um Medizin zu studieren, betrieb aber nachdem er 1798 Baccalaureus geworden, besonders mathematisch-physikalische und mineralogisch-chemische Studien. Er promovierte 1801 in Leipzig, ging dann auf ein Jahr nach Berlin zu Karsten und 1802 zu G. A. Werner nach Freiberg. 1803 habilitierte er sich in Leipzig und wurde dort nach seiner Rückkehr von einer mehrjährigen Reise ins Ausland ordentlicher Professor der Physik. Von 1810 an bis zu seinem Tode war er dann ordentlicher Professor der Mineralogie und Direktor des Mineralogischen Museums der Universität zu Berlin; 1815 wurde er auch zum Mitglied der dortigen Akademie der Wissenschaften ernannt.

Für die Mineralogie hat er als der eigentliche Begründer der systematischen Kristallographie besondere Bedeutung erlangt. Im Jahr 1815 gab er eine „Uebersichtliche Darstellung der verschiedenen natürlichen Abteilungen der Kristallisationssysteme" heraus (Abhandl. d. Berl. Ak. d. W. 1814 bis 1815), worin er zuerst bestimmte „Kristallsysteme" aufstellt. Ableitung und Bezeichnung der einzelnen Systeme bildete er ohne Rücksicht auf den atomistischen Kristall-

bau durch Aufstellung eines einfachen „Grundachsenkreuzes dreier Dimensionen". Für das reguläre System erkannte er dabei auch das Gesetzmäßige der Hemiedrien und leitete deren einzelne Formen ab. Außerdem führte er den Begriff der „Zone" ein und stellte zuerst das „Zonengesetz" auf. — In vielen kleineren mathematisch-kristallographischen Publikationen ergänzte er später seine in der oben erwähnten Abhandlung niedergelegten Anschauungen. Nebenbei hat er auch rein mineralogische, geologische und physikalische Arbeiten veröffentlicht.

Literatur. ***Martius***, *Denkrede, Münchener Gelehrt. Anz. 1857.* — *Monatsberichte der Berl. Akad. d. W. 1856.* — ***E. Weiss***, *Gedenkrede, Berg- und Hüttenzeitung 1880, 105.* — *Allg. Deutsche Biogr.*

K. Spangenberg.

Wellenausbreitung und Welleninterferenz.

1. Schwingungen, Wellen (Grundbegriffe und Definitionen). 2. Fortpflanzungsgeschwindigkeit einer Welle; Abhängigkeit von der Natur des Mediums. 3. Interferenz von Wellen; Superpositionsprinzip. 4. Fortschreitende und stehende Wellen. 5. Longitudinalwellen und Transversalwellen. 6. Die Wellengleichung und spezielle Lösungen derselben (ebene, Kugel-Zylinderwellen; homogene und inhomogene Wellen). 7. Wellenfläche und Huygenssches Prinzip. 8. Wellenlehre und geradlinige Ausbreitung; Beugung. 9. Reflexion und Brechung von Wellen. 10. Polarisation von Wellen. 11. Energetik der Wellenbewegung. 12. Signalgeschwindigkeit, Phasengeschwindigkeit, Gruppengeschwindigkeit. 13. Dopplersches Prinzip.

1. Schwingungen, Wellen (Grundbegriffe und Definitionen). Ein Massenpunkt befinde sich unter dem Einflusse beliebiger Kräfte an einem bestimmten Raumpunkte. Wird durch eine hinzugefügte Kraft das Gleichgewicht gestört, so begibt sich der Massenpunkt an einen anderen Punkt des Raumes derart, daß dort wieder Gleichgewicht herrscht. Wird nun die hinzugefügte Kraft wieder aufgehoben, so wandert der Massenpunkt wieder in seine alte Lage zurück. Er kommt in derselben mit Geschwindigkeit an und überschreitet dieselbe nach der anderen Seite, um für einen Moment in einem anderen Raumpunkte zur Ruhe zu kommen und dann wieder auf die Gleichgewichtslage zuzueilen. Er überschreitet diese wieder nach der ersten Seite, kommt in dem ersten Umkehrpunkte wieder zur Ruhe, und dann beginnt das alte Spiel von neuem. Es würde in alle Ewigkeit weiter gehen, wenn nicht Reibungskräfte vorhanden wären, die schließlich die Energie aufzehren und den Massenpunkt in jedem Falle zur Ruhe bringen. Beobachtet man mit der Uhr die Zeiten, zu denen der Massenpunkt die Ruhelage passiert, so findet man, daß diese Zeiten gleich sind. Genau dasselbe gilt aber für jeden Raumpunkt, den der Massenpunkt passiert: zwischen jedem Durchgang durch denselben verfließt dieselbe Zeit. Wir können den hier vorliegenden Bewegungsvorgang dadurch charakterisieren, daß wir sagen, daß der Massenpunkt jede seiner Lagen nach einer ganz bestimmten Zeit wieder annimmt. Einen derartigen Bewegungsvorgang nennt man eine Schwingung. Wir wollen, um die Vorstellung zu fixieren, etwa annehmen, der Massenpunkt „schwinge" auf einer vertikalen Geraden auf und ab. Wir wollen einen bestimmten Punkt dieser Geraden ins Auge fassen und zwar in dem Moment, in dem der Massenpunkt ihn von oben kommend passiert. Jetzt verfolgen wir den Massenpunkt, bis er diesen Raumpunkt zum ersten Male wieder passiert. Dann kommt er aber nicht von oben, sondern von unten her. Erst das zweitemal kommt er wieder von oben. Diese Betrachtung gilt für jeden Punkt der Bahn des schwingenden Massenpunktes. Die Zeit, die verstreicht, bis der Massenpunkt wieder von der nämlichen Seite kommend denselben Bahnpunkt durcheilt, nennt man seine „Periode" oder seine „Schwingungsdauer"; wir wollen sie in Zukunft stets durch den Buchstaben T bezeichnen. Der reziproke Wert der Schwingungsdauer wird „Schwingungszahl" genannt, da er die Anzahl der vollständigen Hin- und Hergänge zählt, die in der Sekunde vor sich gehen; wir werden die Schwingungszahl im folgenden stets durch den Buchstaben n bezeichnen. Statt der Schwingungszahl, d. h. der Zahl der pro Sekunde erfolgenden Schwingungen, betrachtet man häufig auch die Anzahl der in 2π Sekunden vor sich gehenden, die sogenannte „Frequenz", die wir durch ν charakterisieren. Wir wollen nun dazu übergehen, die Schwingung analytisch zu beschreiben. Bezeichnet ξ die Verschiebung des schwingenden Massenpunktes aus seiner Ruhelage zur Zeit t, so haben wir offenbar einfach:

$$1) \qquad \xi = \text{periodische Funktion von } t.$$

Unter den zahllosen periodischen Funktionen sind für die Physik am wichtigsten die trigonometrischen Funktionen Sinus und Kosinus. Man braucht überhaupt keine anderen periodischen Funktionen zu betrachten. Denn es können in sehr weiten Grenzen beliebige periodische Funktionen nach dem Fourierschen Satze als Summen von Sinussen und

Kosinussen dargestellt werden. Wir können also spezieller als (1) schreiben:

2) $\xi = A \cos \alpha t$ oder $\xi = A \sin \alpha t$,

wo A und α Konstanten bedeuten mögen, deren physikalische Bedeutung wir sofort feststellen werden. Lassen wir t nämlich um den Betrag T wachsen, so soll nach Definition der Schwingungsdauer ξ unverändert bleiben, d. h. es soll sein:

3) $\xi = A \cos \alpha t = A \cos \alpha\ (t+T)$,

und das ist nur möglich, wenn die Beziehung besteht:

4) $\alpha T = 2\pi$, oder ein Vielfaches von 2π.

Das gibt für α:

5) $$\alpha = \frac{2\pi}{T} = 2\pi n = \nu.$$

α ist also proportional der Schwingungszahl und direkt gleich der Frequenz. Man kann also (2) schreiben (wenn wir uns auf den Kosinus beschränken):

6) $$\xi = A \cos \frac{2\pi t}{T} = A \cos 2\pi n t = A \cos \nu t,$$

und diese stellt den allgemeinen Typus der Schwingung dar.

Das Argument des Kosinus wird als die augenblickliche „Phase“ der Welle bezeichnet; der größeren Allgemeinheit halber könnte man in (6) noch in folgender Weise eine „Phasenkonstante“ δ einführen:

6a) $$\xi = A \cos 2\pi \left(\frac{t}{T} + \delta\right).$$

Die Verrückung erreicht ihr Maximum, absolut betrachtet, wenn der absolute Wert des Kosinus gleich 1 wird; dann wird $\xi = A$; es ist also A die maximale Verrückung, die „Amplitude“ genannt wird; dagegen heißt die augenblickliche Verschiebung ξ die „Elongation“.

Wir haben bisher einen zeitlich periodischen Vorgang betrachtet, d. h. die Zeit als unabhängige Veränderliche genommen. Doch ist diese Beschränkung in keiner Weise notwendig. Vielmehr können wir auch eine Raumkoordinate als unabhängige Veränderliche nehmen; biegen wir zum Beispiel einen Draht sinusförmig, so bietet er die Erscheinung einer räumlichen Schwingung dar.

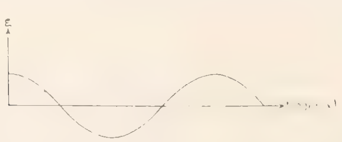


Fig. 1.

Wir können also als allgemeine Definition einer Schwingung folgenden Satz aussprechen: „Eine Schwingung ist ein zeitlich oder räumlich periodischer Vorgang.“

Man kann sich eine Schwingung graphisch versinnbildlichen, indem man als Abszissen die gewählte unabhängige Variable, als Ordinaten die Verrückung des Massenpunktes aufträgt (vgl. Fig. 1).

Bisher betrachteten wir nur einen Massenpunkt, den wir eine Schwingungsbewegung ausführen ließen; nunmehr aber wollen wir ein System von Massenpunkten ins Auge fassen. Wir können etwa einen sehr dünnen Stab, also eine lineare Punktreihe, nehmen (Fig. 2).



Fig. 2.

Geben wir dem ersten Punkte dieser Reihe einen Stoß senkrecht zur Längsrichtung des Stabes, so wird dieser, wie oben ausführlich besprochen, eine (zeitlich periodische) Schwingung ausführen. Aber auch alle anderen Punkte der Reihe werden dies tun. Denn das Gleichgewicht ihrer Kräfte wird durch die Bewegung des ersten Punktes ebenso gestört, wie das Gleichgewicht der auf den ersten Punkt wirkenden Kräfte durch den ersten Stoß gestört wurde; es werden also alle Punkte des Stabes eine Schwingungsbewegung ausführen. Dabei können zwei verschiedene Fälle eintreten: entweder die Schwingung aller Punkte des Stabes erfolgt gleichzeitig, d. h. wenn der erste Punkt eine beliebige Stelle seiner Bahn passiert, so passieren alle übrigen Punkte des Stabes die entsprechende ihrer Bahn, oder aber: die Schwingung jedes folgenden Punktes ist etwas gegen die des vorgehenden verspätet. Wenn z. B. der erste Punkt gerade seine größte Entfernung von der Gleichgewichtslage erreicht hat, und zwar etwa nach unten, so ist der zweite noch nicht in dieser Lage angelangt, sondern noch um ein Stück nach oben zu verschoben, der dritte Punkt ist noch weiter zurück, er passiert vielleicht gerade die Ruhelage, der vierte Punkt ist dann von oben her noch auf dem Wege nach der Ruhelage usw. Verbindet man die gleichzeitigen Lagen sämtlicher Punkte durch einen Linienzug, so stellt dieser wieder eine räumliche Schwingung dar, wie man sich leicht überzeugt, wenn man diese Konstruktion wirklich ausführt. Das gilt für jeden Moment der Bewegung, nur hat diese räumliche Schwingung in jedem Augenblicke eine andere Lage (Fig. 3). In der Figur 3 sind für mehrere aufeinander folgende Momente diese Kurven gezeichnet.

Wir können das Gesagte folgendermaßen zusammenfassen: Betrachten wir einen ein-

zigen Massenpunkt des Stabes, so führt dieser eine zeitlich periodische Schwingung aus; betrachten wir die Gesamtheit aller Massenpunkte des Stabes, und zwar in einem ein-

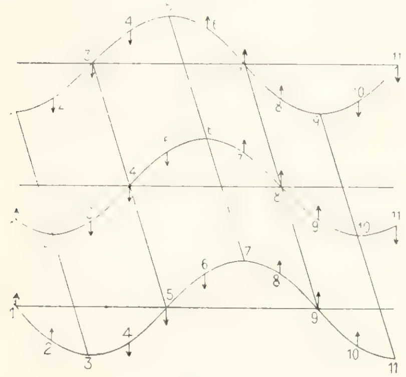


Fig. 3.

zigen Momente, so haben wir eine räumlich periodische Schwingung vor uns; betrachten wir endlich alle Massenpunkte zu allen Zeiten, so haben wir einen zeitlich und räumlich periodischen Vorgang vor uns. Einen solchen nennt man eine „Welle".

Versuchen wir nun den analytischen Ausdruck für eine Welle zu bilden! Beschränken wir uns wieder auf eine Kosinusfunktion (der Sinus gibt nichts wesentlich anderes), so können wir für eine räumlich und zeitlich periodische Funktion in Erweiterung von (2) oder (6) schreiben:

$$7)\qquad \xi = A\cos 2\pi\left(\frac{t}{T} \mp \frac{x}{\lambda}\right).$$

Man überzeugt sich in der Tat leicht, daß dieser Ansatz sowohl zeitlich als räumlich periodisch ist. Denn halten wir zunächst die Raumkoordinate x konstant, so geht (7) über in die einfachere Gleichung (6), stellt also eine zeitlich periodische Schwingung dar. Halten wir umgekehrt die Zeit t konstant, so geht (7) über in die folgende Gleichung:

$$8)\qquad \xi = A\cos\frac{2\pi x}{\lambda}.$$

Diese stellt offenbar eine räumlich periodische Schwingung dar, denn sie unterscheidet sich von (6) nur dadurch, daß x an Stelle von t und die neue Konstante λ an Stelle von T tritt. Gleichzeitig wird auch der physikalische Charakter von λ klar: läßt man x um λ wachsen, so ändert ξ seinen Wert nicht; λ ist also das räumliche Analogon zu T, die „räumliche Periode", die als die „Wellenlänge" bezeichnet wird.

Aus der obigen Darstellung geht hervor, daß aus einer Schwingung eine Welle nur dann entsteht, wenn die Schwingung sich derartig den benachbarten Punkten mitteilt, daß diese um so später zu schwingen anfangen, je weiter sie vom Entstehungsorte entfernt sind. Würde die Schwingung sich momentan den benachbarten Punkten mitteilen, so würde in Figur 3 gar keine wellenförmige Kurve entstehen. Nur dann, wenn die Schwingung eine gewisse endliche Zeit braucht, um sich den benachbarten Punkten mitzuteilen, kann also eine Welle entstehen.

2. Fortpflanzungsgeschwindigkeit einer Welle; Abhängigkeit von der Natur des Mediums. Die Strecke, um die sich eine Schwingung in einer Sekunde ausbreitet, nennt man die „Fortpflanzungsgeschwindigkeit" der durch die erregende Schwingung erzeugten Welle. Aus der Auseinandersetzung der vorigen Nummer geht hervor, daß die Existenz einer endlichen Geschwindigkeit der Fortpflanzung überhaupt die Vorbedingung für die Bildung einer Welle ist. Man kann also von vornherein vermuten, daß zwischen der Größe der Fortpflanzungsgeschwindigkeit und der Wellenlänge ein inniger Zusammenhang besteht. Um uns diesen klar zu machen, wollen wir die Figur 4 betrachten.

Es pflanze sich vom Punkte P_0 parallel der x-Richtung eine Welle mit der Geschwindigkeit v fort; sie gelange im Laufe einer Sekunde bis zum Punkte P. Dann ist die Strecke P_0P, wie die Figur 4 zeigt, aus einer Anzahl Wellen zusammengesetzt, und zwar offenbar gerade aus soviel Wellen, als die Schwingungszahl n beträgt; denn gerade diese Anzahl Wellen wird während einer Sekunde von der erregenden Schwingung ausgesandt. Also besteht die Strecke $P_0P = v$ aus n Wellen von der Größe λ. Mithin besteht zwischen v, n, λ die Relation, die für alle Wellenbewegungen gilt:

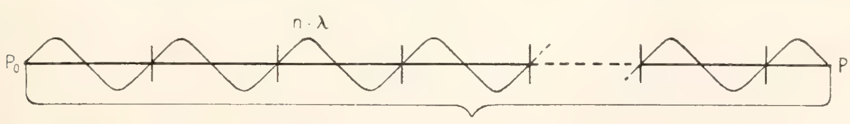


Fig. 4.

$$9)\qquad v = n.\lambda,$$

in Worten: Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit ist gleich dem Produkte aus Schwingungszahl und Wellenlänge.

Die Größe der Fortpflanzungsgeschwindigkeit ihrerseits hängt, wie aus den Erörterungen der vorigen Nummer hervorgeht, von den Kräften ab, die auf jeden Punkt des Mediums von seinen Nachbarpunkten ausgeübt werden, mit anderen Worten: von den Eigenschaften des betreffenden Mediums. Haben wir es z. B. mit Wellen in einem elastischen Medium, sogenannten „elastischen Wellen" zu tun, so ist die Größe der Geschwindigkeit abhängig von den elastischen Konstanten des Materials. Bei „elektrischen Wellen" sind es entsprechend die sogenannten elektromagnetischen Konstanten usw. Bei begrenztem Material, z. B. Stäben, hängt die Geschwindigkeit der Welle im allgemeinen auch noch von den Dimensionen ab. Wir werden weiter unten bei Besprechung detaillierter Beispiele eingehender darauf zurückkommen.

Wie geht nun die Fortpflanzung einer Welle vor sich? Um uns dies klar zu machen, betrachten wir die Definitionsgleichung (7) einer Welle etwas genauer. In dem Argument des Cosinus haben wir das doppelte Vorzeichen eingeführt, was wir bisher nicht besonders hervorgehoben haben, worauf wir aber jetzt notwendig eingehen müssen. Wir wollen zunächst das negative Vorzeichen allein betrachten. Es ist aber nicht notwendig, daß wir die spezielle Kosinusfunktion betrachten, sondern es ist sogar zweckmäßig, eine ganz allgemeine Funktion vom Argument $(t/T - x/\lambda)$ zu untersuchen. Wir schreiben also:

$$10)\qquad \xi = f(t/T - x/\lambda)$$

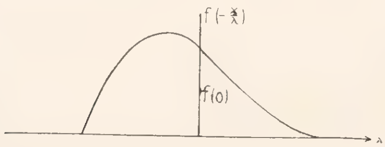


Fig. 5.

Diese Funktion möge durch Figur 5 dargestellt werden, und zwar der Wert, den die Funktion für $t = 0$ annimmt, also der Wert $f(-x/\lambda)$. Als Abszissen sind in Figur 5 die Koordinaten x, als Ordinaten die Funktionswerte f aufgetragen. Wir betrachten etwa den Funktionswert, der zur Zeit 0 (auf die sich ja die ganze Figur bezieht) im Koordinatenanfangspunkte vorhanden ist; das ist also der Wert f(0). Derselbe ist in der Figur 5 markiert. Nun wollen wir fragen, wie lange Zeit dieser Funktionswert gebraucht, um sich bis an die Stelle x_0 fortzupflanzen. Damit an dieser Stelle der Funktionswert f(0) herrscht, muß für $x = x_0$ das Argument der Funktion verschwinden. Dies geschieht für eine solche Zeit t_0, die der Gleichung gehorcht:

$$11)\qquad \frac{t_0}{T} = \frac{x_0}{\lambda}, \text{ oder: } \frac{x_0}{t_0} = \frac{\lambda}{T}.$$

x_0/t_0 ist aber nichts anderes als die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Welle, und wir haben das Resultat, daß f(0) sich mit der Geschwindigkeit $x/t = \lambda/T = v$ in Richtung der positiven x verschiebt. Was wir eben für den Funktionswert f(0) nachgewiesen haben, gilt aber in gleicher Weise für jeden anderen Funktionswert, da der Wert f(0) ja in keiner Weise vor den übrigen ausgezeichnet ist. Jeder Wert der Funktion $f(t/T - x/\lambda)$ pflanzt sich also mit der nämlichen Geschwindigkeit v längs der positiven x-Richtung fort.

Mit anderen Worten: um ein Bild von dem Verhalten der durch f dargestellten Welle für alle späteren Zeiten zu bekommen, haben wir nur die Figur starr mit der Geschwindigkeit v nach rechts zu verschieben. Würden wir die Funktion $f(t/T + x/\lambda)$ mit dem Pluszeichen untersucht haben, so hätten wir das nämliche Resultat erhalten, nur daß die Figur 5 statt nach rechts nach links zu verschieben ist. Nehmen wir also Gleichung (7) mit dem Minuszeichen, so haben wir eine sich nach rechts fortpflanzende Welle, dagegen mit dem Pluszeichen eine sich nach links fortpflanzende Welle vor uns.

3. Interferenz von Wellen; Superpositionsprinzip. Wir wollen jetzt weiter annehmen, ein und derselbe Raumteil werde von mehreren Wellen durchzogen, etwa im einfachsten Falle von zweien. Die erste dieser Wellen erzeuge für sich allein an einem Punkte des Mediums die Verrückung

$$12)\qquad \xi_1 = A_1 \cos 2\pi\left(\frac{t}{T_1} - \frac{x}{\lambda_1}\right),$$

und ähnlich die zweite Welle für sich allein die Verrückung an dem nämlichen Raumpunkte:

$$13)\qquad \xi_2 = A_2 \cos 2\pi\left(\frac{t}{T_2} - \frac{x-\delta}{\lambda_2}\right),$$

wo δ eine „Gangdifferenz" oder „Phasendifferenz" ausdrücken soll.

Die Frage ist dann, welche resultierende Verrückung an diesem Punkte entsteht unter der gemeinsamen Wirkung beider Wellen. Das Experiment hat in der Mehrzahl der Fälle darauf eine sehr einfache Antwort gegeben: Die resultierende Verschiebung ist im allgemeinen die Summe der Einzelverschiebungen. Man nennt diesen Erfahrungssatz das „Prinzip der

ungestörten Superposition"; für elektrische Wellen gilt es, soviel wir wissen, ganz allgemein, für elastische aber nur so lange, als die resultierende Verschiebung nicht zu groß wird; welche Größe noch zulässig ist, kann in jedem Falle nur durchs Experiment entschieden werden. Auf die Erscheinungen, welche bei „gestörter" Superposition eintreten, können wir nicht eingehen; es sei dafür auf den Artikel „Schall" unter 12c verwiesen. Wir setzen von jetzt voraus, daß die Bedingungen ungestörter Superposition erfüllt sind.

Die Erscheinungen, die durch das Zusammenwirken mehrerer Wellen an derselben Stelle des Raumes hervorgerufen werden, werden unter dem Namen „Interferenz" zusammengefaßt.

Untersuchen wir das Resultat der Interferenz in einem einfachen Falle! Die in (12) und (13) dargestellten Wellen pflanzen sich längs der x-Richtung fort, ihre Fortpflanzungsrichtungen sind also einander parallel. Wir wollen noch weiter annehmen, daß die Amplituden, Schwingungsdauern und Wellenlängen einander gleich seien; dann wird das Resultat ihrer ungestörten Superposition:

$$14)\quad \xi = A\left\{\cos 2\pi\left(\frac{t}{T} - \frac{x}{\lambda}\right) + \cos 2\pi\left(\frac{t}{T} - \frac{x-\delta}{\lambda}\right)\right\}$$

wenn die gemeinsamen Amplituden, Schwingungsdauern, Wellenlängen durch resp. A, T, λ bezeichnet werden. Wenden wir auf (14) das Additionstheorem des Kosinus an, so folgt:

$$15)\quad \xi = 2A\cos\frac{\pi\delta}{\lambda}\cos 2\pi\left(\frac{t}{T} - \frac{x}{\lambda} + \frac{\delta}{2\lambda}\right).$$

Das ist eine resultierende Welle von der Amplitude $2A\cos\frac{\pi\delta}{\lambda}$, die also von der Phasendifferenz $\frac{\pi\delta}{\lambda}$ abhängt. Ist dieselbe gleich einem Vielfachen von π, so ist die Amplitude absolut genommen ein Maximum, dagegen verschwindet die Amplitude, wenn $\frac{\pi\delta}{\lambda}$ ein ungerades Vielfaches von $\pi/2$ ist. Zwei Wellenzüge verstärken sich daher durchaus nicht immer, sondern können sich unter geeigneten Umständen vollständig auslöschen. Eine Verstärkung tritt ein, wenn die „Gangdifferenz" δ gleich einem Vielfachen der ganzen Wellenlänge λ, eine Vernichtung dann ein, wenn die Gangdifferenz gleich einem ungeraden Vielfachen einer halben Wellenlänge ist. Sind die Amplituden nicht einander gleich, so tritt keine vollständige Vernichtung, sondern nur eine mehr oder weniger große Schwächung ein.

Jetzt betrachten wir einen anderen Fall von Interferenz. Die beiden Wellen sollen zwar gleiche Amplituden, aber verschiedene Schwingungszahl und Wellenlänge haben:

$$16)\quad \begin{aligned} \xi_1 &= A\cos 2\pi\left(\frac{t}{T_1} - \frac{x}{\lambda_1}\right), \\ \xi_2 &= A\cos 2\pi\left(\frac{t}{T_2} - \frac{x}{\lambda_2} + \delta\right), \end{aligned}$$

und das Resultat kann geschrieben werden:

$$\xi = \xi_1 + \xi_2 = 2A\cos\pi\left\{\frac{t}{T_1} + \frac{t}{T_2} - \left(\frac{x}{\lambda_1} + \frac{x}{\lambda_2}\right) + \delta/2\right\}$$

$$\cdot\cos\pi\left\{\frac{t}{T_1} - \frac{t}{T_2} - \left(\frac{x}{\lambda_1} - \frac{x}{\lambda_2}\right) - \delta/2\right\}.$$

Nehmen wir weiter an, daß sich die Schwingungszahlen und Wellenlängen nur sehr wenig unterscheiden sollen, und fassen wir nur einen Punkt des Mediums ins Auge, etwa die Stelle $x = 0$, so haben wir angenähert:

$$17)\quad \xi = 2A\cos\left(\frac{2\pi t}{T_1} + \delta/2\right)\cdot\cos\pi\left(\frac{T_2 - T_1}{T_1 T_2}t - \delta/2\right).$$

Das erste Glied des Produktes stellt eine Schwingung von der Dauer T_1 dar; den zweiten Faktor dürfen wir als variable Amplitude auffassen. Da T_1 und T_2 sehr nahe einander gleich sein sollen, so ist die Differenz $T_1 - T_2$ sehr klein und daher der zweite Faktor langsam veränderlich im Vergleich zum ersten. Wir finden also folgendes: An jedem Punkte des Raumes schwankt die Amplitude der resultierenden Schwingung zeitlich auf und ab. Man nennt dieses Phänomen, das in der Akustik von Bedeutung ist, „Schwebungen". Figur 6 zeigt eine solche Schwebungskurve.

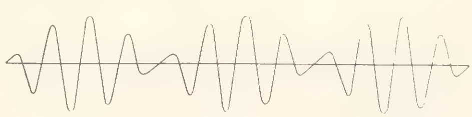


Fig. 6.

Bisher setzten wir nur Schwingungen zusammen, die zu einander parallel erfolgten. Jetzt wollen wir dazu übergehen, zueinander senkrecht erfolgende Schwingungen zusammenzusetzen. Die von den einzelnen Schwingungen hervorgerufenen Verrückungen werden hier nach dem Parallelogrammsatz zusammengesetzt. Nehmen wir z. B. die beiden folgenden Schwingungen, von denen die erste eine Verrückung parallel der x-Achse, die zweite eine solche parallel der y-Achse hervorruft:

$$18)\quad \begin{cases} \xi = A_1\cos 2\pi\left(\frac{t}{T_1} - \frac{x}{\lambda_1}\right), \\ \eta = A_2\cos 2\pi\left(\frac{t}{T_2} - \frac{x}{\lambda_2} + \delta\right). \end{cases}$$

Fassen wir irgendeine Stelle des Raumes, z. B. $x = 0$ ins Auge, so folgt aus (18):

$$19)\quad \xi = A_1 \cos 2\pi \frac{t}{T_1}\,;\quad \eta = A_2 \cos 2\pi \left(\frac{t}{T_2} + \delta\right).$$

Eliminieren wir aus diesen Gleichungen t, so erhalten wir die Bahngleichung des schwingenden Teilchens. Setzen wir zunächst Schwingungen von gleicher Periode zusammen ($T_1 = T_2 = T$), und entwickeln wir die zweite Gleichung (19), so folgt:

19a)

$$\eta = A_2 \cos \frac{2\pi t}{T} \cos 2\pi\delta - A_2 \sin \frac{2\pi t}{T} . \sin 2\pi\delta.$$

Anderseits folgt aus der ersten Gleichung (19):

$$20)\quad \cos \frac{2\pi t}{T_1} = \frac{\xi}{A_1}\,;\ \sin \frac{2\pi t}{T} = \sqrt{1 - \frac{\xi}{A^2}}$$

Setzen wir dies in Gleichung (19a) ein, so folgt als Bahngleichung:

$$21)\quad \frac{\xi}{A_1{}^2} - \frac{2 \cos 2\pi\delta}{A_1 A_2}\, \xi . \eta + \frac{\eta^2}{A_2{}^2} = \sin^2 2\pi\delta.$$

Das ist die Gleichung einer Ellipse, die aber nicht die Koordinatenachsen als Achsen besitzt. Ihre Lage wird etwa durch Figur 7a veranschaulicht. In speziellen

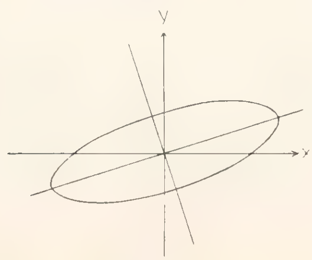


Fig. 7a.

Fällen artet diese Ellipse aus. Ist z. B. die Phasendifferenz $2\pi\delta = \pm \pi/2$, so wird aus (21):

$$21a)\quad \frac{\xi^2}{A_1{}^2} + \frac{\eta^2}{A_2{}^2} = 1.$$

Das ist ebenfalls die Gleichung einer Ellipse, die jedoch auf ihre Hauptachsen bezogen ist; die Größe der Halbachsen ist

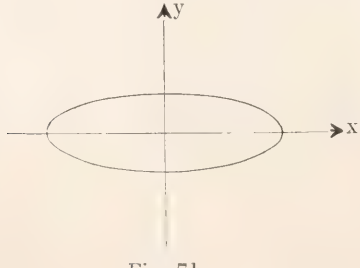


Fig. 7b.

resp. A_1 und A_2 (Fig. 7b). Sind ferner noch die Amplituden gleich, so wird die Bahn ein Kreis, wie sofort aus (21a) zu entnehmen ist. Wird anderseits die Phasendifferenz $= 0$ oder $= \pi$, so läßt Gleichung (21) sich schreiben:

$$21b)\quad \left(\frac{\xi}{A_1} \mp \frac{\eta^2}{A_2}\right)^2 = 0,$$

und das ist die Gleichung einer Geraden durch den Anfangspunkt, entweder durch den zweiten und vierten oder durch den ersten und dritten Quadranten.

Kompliziertere Typen von Schwingungskurven erhält man, wenn man Schwingungen verschiedener Periode zusammensetzt. Man kann dieselben sehr bequem erzeugen nach einer von Lissajous angegebenen Methode. Zwei Stimmgabeln von den zusammenzusetzenden Perioden tragen an einer ihrer Zinken einen kleinen Spiegel; dieselben werden so aufgestellt, daß sie in zueinander senkrechten Ebenen schwingen; ein Lichtstrahl wird von der Lichtquelle zunächst an dem einen Spiegel reflektiert, dann auf den Spiegel der anderen Gabel geworfen, von wo er schließlich auf einen weißen Schirm gelenkt wird. Werden die beiden Stimmgabeln angeschlagen, so beschreibt der Lichtfleck auf dem Schirme die gesuchte Bahnkurve, die je nach der Phasendifferenz der Gabeln verschieden ist.

Figur 8 zeigt in der ersten Zeile die oben ausführlich besprochenen Kurventypen im Falle gleicher Schwingungszahl, in der zweiten die entsprechenden für das Schwingungszahlverhältnis 1:2, in der dritten ebenso für das Verhältnis 1:3, in der vierten endlich für das Verhältnis 2:3.

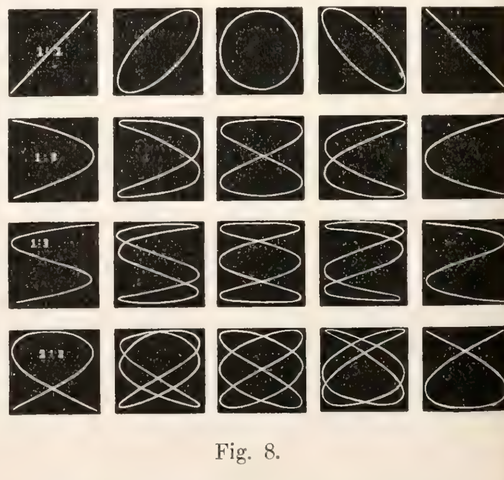


Fig. 8.

Welche der Kurven man bei gleicher Anordnung erhält, hängt, wie schon hervorgehoben, von der Phasendifferenz ab, die

man beim Anschlagen von Stimmgabeln schlecht regulieren kann. Sind die Gabeln aber einmal angeschlagen, so bleibt bei genauer Abstimmung des Intervalls die Kurve absolut ruhig stehen. Bewegungen beobachtet man nur, wenn das Intervall, um akustisch zu sprechen, „verstimmt" ist. Man kann daher die Lissajouskurven zur absolut reinen Stimmung von Intervallen benutzen.

4. Fortschreitende und stehende Wellen. Eine besonders wichtige und einfache Interferenzerscheinung tritt auf, wenn zwei im übrigen genau gleiche Wellen in entgegengesetzter Richtung sich fortpflanzen. Wir wollen also etwa zwei Wellen interferieren lassen, von denen sich die eine längs der positiven x-Richtung, die andere längs der negativen fortpflanzt. Wir setzen an:

$$22)\quad \begin{cases} \xi_1 = A\cos 2\pi\left(\frac{t}{T} - \frac{x}{\lambda}\right), \\ \xi_2 = A\cos 2\pi\left(\frac{t}{T} + \frac{x}{\lambda}\right). \end{cases}$$

Als Resultat der Superposition ergibt sich durch Anwendung des Additionstheorems:

$$23)\quad \xi = \xi_1 + \xi_2 = 2A\cos\frac{2\pi t}{T}\cdot\cos\frac{2\pi x}{\lambda}.$$

In dieser Gleichung haben wir einen neuen Typus von Wellen vor uns. Daß (23) überhaupt eine Welle darstellt, ist sofort klar, wenn man bedenkt, daß es ja eine räumlich und zeitlich periodische Schwingung darstellt. Wir wollen die Größe der Verrückung in jedem Punkte feststellen. Man erkennt leicht, daß die Verrückung an gewissen Stellen des Raumes dauernd $= 0$ ist, zum Unterschiede von den bisher behandelten Wellen. Es sind dies offenbar die Stellen, an denen der Faktor $\cos\frac{2\pi x}{\lambda}$ verschwindet, was der Fall ist, wenn x gleich einem ungeraden Vielfachen von $\frac{\lambda}{4}$ ist. In Abständen von einer halben Wellenlänge sind also Stellen des Raumes dauernd in Ruhe. Anderseits sind die gerade dazwischen liegenden Punkte Stellen größter Bewegung, denn an ihnen wird $\cos\frac{2\pi x}{\lambda}$, absolut genommen ein Maximum. Man nennt die Stellen vollständiger Ruhe „Knoten", die der maximalen Bewegung „Bäuche der Bewegung". Der Zusatz „der Bewegung" ist notwendig, weil auch andere Knoten und Bäuche zu unterscheiden sind. Bilden wir z. B. die Geschwindigkeit $\frac{d\xi}{dt}$, mit der die Verrückung vor sich geht, so finden wir durch Differentiation von (23) nach t:

$$24)\quad \frac{d\xi}{dt} = -\frac{4A\pi}{T}\sin\frac{2\pi t}{T}\cos\frac{2\pi x}{\lambda}.$$

Aus dieser Gleichung geht hervor, daß die Knoten und Bäuche der Geschwindigkeit wieder an denselben Stellen sich befinden, wie die Knoten und Bäuche der Bewegung, aber dies ist nicht mehr der Fall, wenn wir den Druck in Betracht ziehen. Dieser ist nämlich (vgl. den Artikel „Elastizität" Abschnitt 3) hier proportional dem Ausdruck: $\frac{\partial\xi}{\partial x}$ und wenn wir diesen bilden, so folgt:

$$25)\quad p \sim \frac{\partial\xi}{\partial x} = -\frac{4A\pi}{\lambda}\cos\frac{2\pi t}{T}\cdot\sin\frac{2\pi x}{\lambda}.$$

Diese Gleichung zeigt sofort, daß die Knoten des Druckes zusammenfallen mit den Bäuchen der Bewegung, und umgekehrt. Wellen, die wie die hier untersuchte, Knoten besitzen, nennt man „stehende Wellen" im Gegensatz zu den „fortschreitenden" Wellen, bei denen niemals dauernd Punkte in Ruhe sind. Wie erzeugt man nun eine stehende Welle? Einfach dadurch, daß man eine fortschreitende an einer starren Wand in sich reflektieren läßt. So werden sie z. B. bei den Schwingungen einer Saite erzeugt; ruft man an irgendeinem Punkte einer Saite eine Schwingung hervor, so pflanzt sie sich nach beiden Seiten von der Erregungsstelle fort, und zwar zunächst als fortschreitende Welle, dann werden diese beiden Wellen an den starr befestigten Endpunkten der Saite reflektiert, und so bilden sich stehende Wellen aus. Ganz analog ist der Vorgang bei den meisten anderen Musikinstrumenten, z. B. bei den Pfeifen usw., worüber man das Nähere in dem Artikel „Schall" nachsehen wolle. Hier sei nur noch ein von Melde herrührender Apparat beschrieben, der für die Demonstration stehender Wellen sehr geeignet ist.

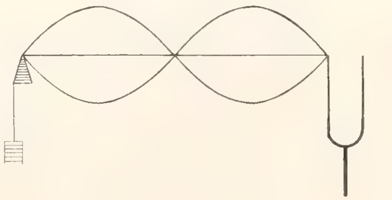


Fig. 9.

Man befestigt das eine Ende eines dünnen Fadens an der einen Zinke einer Stimmgabel, das andere Ende ist derartig über eine Rolle geführt, und durch ein passendes Gewicht gespannt, daß der Faden entweder horizontal oder vertikal liegt (Fig. 9); wird die Stimmgabel zum Tönen gebracht, so

gerät der Faden in stehende Schwingungen, wenn die Spannung desselben durch das Gewicht passend reguliert wird.

5. **Longitudinal- und Transversalwellen.** Man kann die Wellen noch nach einem anderen Gesichtspunkte klassifizieren, nämlich je nachdem die Verrückungen parallel oder senkrecht zur Fortpflanzungsrichtung stehen. Im ersteren Falle nennt man die Wellen „Longitudinalwellen", im zweiten Falle dagegen „Transversalwellen". Figur 10 erläutert diesen Unterschied.

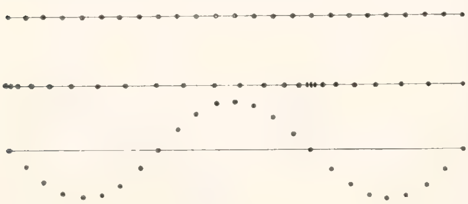


Fig. 10.

Ein Beispiel für die letzteren sind die gewöhnlichen Saitenschwingungen. Denn die Fortpflanzungsrichtung der Wellen ist bei der Saite die Längsrichtung derselben, während die Schwingungen jedes Massenpunktes derselben senkrecht dazu erfolgen. Ein Beispiel für die Longitudinalwellen bieten die Wellen in Gasen und Flüssigkeiten, also die Schallwellen. Bei ihnen schwingen die Teilchen parallel der Fortpflanzungsrichtung, es entstehen also Verdichtungen und Verdünnungen, wie es auch in Figur 10 zu sehen ist. Die Dichtigkeitsänderungen rufen wieder Druckschwankungen hervor, die sich ebenfalls wellenförmig fortpflanzen.

Im allgemeinen können in elastischen Medien sowohl Longitudinalwellen (Verdichtungswellen) als auch Transversalwellen entstehen. Denn ein festes elastisches Medium kann auch zweierlei verschiedene Deformationen erleiden, solche, die das Volumen (durch Verdichtung oder Verdünnung) ändern, und solche, die die Gestalt ändern. Die ersteren hängen von dem sogenannten Elastizitätsmodul E, einer Materialkonstante, ab; die letzteren von einem anderen Materialfaktor, dem sogenannten Schubmodul oder Torsionsmodul F. Bei Longitudinalwellen werden Verdichtungen und Verdünnungen erzeugt, sie sind also in allen Medien möglich, bei denen eine Volumveränderung eine elastische Kraft weckt, d. h. bei allen, die ein bestimmtes Volumen einnehmen. Das tun aber sowohl die festen und flüssigen Körper, als auch die Gase. Daher sind in allen Aggregatzuständen Longitudinalwellen möglich. Anders ist es bei den Transversalwellen. Wie man am Beispiel der Saite sieht, wird dadurch die Gestalt der Körper geändert, in erster Annäherung aber das Volumen ungeändert gelassen. Transversalwellen sind also nur möglich bei solchen Körpern, die eine bestimmte Gestalt haben. Das sind im allgemeinen nur feste Körper, da Flüssigkeiten und Gase in jede beliebige Gestalt gebracht werden können. Also sind Transversalwellen nur in festen Stoffen möglich. Ist der feste elastische Körper in eine solche Form gebracht, daß er gar keine Festigkeit mehr hat, wie z. B. Saiten, dünne Drähte, Membranen usw., so hört praktisch auch seine Fähigkeit auf, Transversalwellen fortzuleiten. Er muß dann erst gespannt werden, um eine bestimmte „Zwangsgestalt" zu erhalten, und dann ist er auch wieder imstande, Transversalwellen auszuführen.

Man sieht aus dieser Darlegung, daß die Fortpflanzungsgeschwindigkeit longitudinaler Wellen wesentlich vom Elastizitätsmodul, die transversaler dagegen vom Torsionsmodul (oder von der aufgezwungenen Spannung) abhängig sein wird.

Die Theorie ergibt folgendes:

Für Longitudinalwellen in Stäben und Saiten erhält man die Fortpflanzungsgeschwindigkeit: (ϱ = Dichtigkeit)

$$\text{26)} \qquad v = \sqrt{\frac{E}{\varrho}},$$

dagegen für transversale Torsionswellen in kreisförmigen Stäben

$$\text{27)} \qquad v = \sqrt{\frac{F}{\varrho}}.$$

Diese Wellen werden so erzeugt, daß man den Stab an einem Ende festklemmt, das andere Ende verdrillt und dann plötzlich losläßt. Die Drehungen der einzelnen Querschnitte pflanzen sich dann wellenförmig durch den Stab fort. Man kann aber den Stab, ähnlich wie die Saite, auch anders transversal deformieren, nämlich biegen und ihn dann sogenannte „Biegungsschwingungen" ausführen lassen. Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit derselben hängt aber sowohl von der Gestalt des Querschnittes als auch von der Wellenlänge selbst ab; die Theorie ergibt:

$$\text{28)} \qquad v = \frac{2\pi}{\lambda}\sqrt{\frac{E\Theta}{\varrho\, q}}.$$

wenn Θ das Flächenträgheitsmoment, q den Querschnitt des Stabes bedeutet.

Die elastischen Wellen in Gasen folgen als Longitudinalwellen der Gleichung (26), wobei in diesem Falle unter dem Elastizitätsmodul E der Druck p zu verstehen ist. Dabei ist jedoch zu bemerken, daß die Schallschwingungen in Gasen so schnell vor sich

gehen, daß merkliche Temperaturänderungen durch die aufeinanderfolgenden Verdichtungen und Verdünnungen erzeugt werden, mit anderen Worten: die Schallschwingungen in Gasen sind adiabatisch. Deshalb hat man statt $\frac{p}{\varrho}$ den Wert $\left(\frac{dp}{d\varrho}\right)$ unter der adiabatischen Bedingung einzusetzen, nicht unter der isothermen. Nach dem Mariotteschen isothermen Gesetze wird:

$$\frac{p}{\varrho} = \text{const.}$$

also:

$$\frac{dp}{\varrho} - p\frac{d\varrho}{\varrho^2} = 0,$$

oder

$$\left(\frac{dp}{d\varrho}\right)_{\text{isoth.}} = \frac{p}{\varrho}.$$

Aber dieser Wert würde z. B. für Luft für die Schallgeschwindigkeit den Wert 280 m/sec statt ca. 340 m/sec ergeben. Man muß vielmehr, wie zuerst Laplace erkannt hat, die Gleichung

$$\frac{p}{\varrho^k} = \text{const},$$

zugrunde legen, wo k gleich dem Verhältnis der spezifischen Wärmen bei konstantem Druck und konstantem Volumen ist. Das gibt:

$$dp \cdot \varrho^{-k} = k\varrho^{-k-1}\, p d\varrho,$$

oder

$$\left(\frac{dp}{d\varrho}\right)_{\text{adiab.}} = \frac{p}{\varrho} \cdot k.$$

Also folgt für die Schallgeschwindigkeit in Gasen der Ausdruck:

$$\text{29)} \qquad v = \sqrt{\frac{p \cdot k}{\varrho}}.$$

Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit elektrischer Wellen in einem von Materie freien Medium, dem sogenannten Aether, ist konstant für alle Wellenlängen, nämlich gleich $c = 3.10^{10}$ cm/sec, die auch die Lichtgeschwindigkeit im Vakuum ist; in einem jeden anderen homogenen Medium von der Dielektrizitätskonstante ε und der Permeabilität μ ist die Fortpflanzungsgeschwindigkeit

$$\text{30)} \qquad v = \frac{c}{\sqrt{\varepsilon\mu}}$$

ebenfalls konstant für alle Wellenlängen. Sehr viel komplizierter sind diese Verhältnisse für die sehr kurzen elektrischen Wellen, die wir als Licht und Wärmewellen wahrnehmen; die Geschwindigkeit ist dort eine komplizierte Funktion der Wellenlänge, die von Medium zu Medium variiert und deren allgemeine Theorie in einem besonderen Artikel „Disperse Gebilde. Allgemeiner Teil" behandelt ist, wo der Leser nachschlagen möge.

6. Die Wellengleichung und spezielle Lösungen derselben (ebene, Kugel-, Zylinderwellen; homogene und inhomogene Wellen). Die Ausbreitung von Wellen in einem Medium ist ein spezieller Bewegungszustand, und muß daher als spezieller Fall in den Bewegungsgleichungen des betreffenden Mediums enthalten sein. Die jeweiligen Gleichungen der Bewegung sind daher der allgemeinste und natürlichste Ausgangspunkt für eine Theorie der Wellenbewegung; die für die Wellenbewegung spezialisierten Differentialgleichungen der Bewegung nennt man die „Wellengleichung". Sie ist stets von derselben Form, mögen wir es nun mit elastischen oder elektrischen Wellen zu tun haben; nur die Konstanten der Gleichung differieren von Fall zu Fall. Wir wollen an einem speziellen Falle die Wellengleichung ableiten, und zwar für elektrische Wellen. Denn die Differentialgleichungen des elektromagnetischen Feldes sind wesentlich einfacher als die eines elastischen Mediums, die wir sonst zugrunde zu legen hätten. Bedeuten X, Y, Z die Komponenten der elektrischen Kraft, L, M, N diejenigen der magnetischen, c die Lichtgeschwindigkeit im Vakuum, ε die Dielektrizitätskonstante, μ die Permeabilität, so lauten (vgl. zur Begründung den Artikel „Elektrodynamik" Abschnitt 6) die Gleichungen des elektrischen Feldes im homogenen Isolator:

$$\text{30a)} \quad \begin{cases} \frac{\varepsilon}{c}\frac{\partial X}{\partial t} = \frac{\partial N}{\partial y} - \frac{\partial M}{\partial z}, \\ \frac{\varepsilon}{c}\frac{\partial Y}{\partial t} = \frac{\partial L}{\partial z} - \frac{\partial N}{\partial x}, \\ \frac{\varepsilon}{c}\frac{\partial Z}{\partial t} = \frac{\partial M}{\partial x} - \frac{\partial L}{\partial y} \end{cases} \qquad \text{30b)} \quad \begin{cases} \frac{\mu}{c}\frac{\partial L}{\partial t} = \frac{\partial Y}{\partial z} - \frac{\partial Z}{\partial y}, \\ \frac{\mu}{c}\frac{\partial M}{\partial t} = \frac{\partial Z}{\partial x} - \frac{\partial X}{\partial z}, \\ \frac{\mu}{c}\frac{\partial N}{\partial t} = \frac{\partial X}{\partial y} - \frac{\partial Y}{\partial x} \end{cases}$$

$$\text{30c)} \quad \frac{\partial X}{\partial x} + \frac{\partial Y}{\partial y} + \frac{\partial Z}{\partial z} = 0 \qquad \text{30d)} \quad \frac{\partial L}{\partial x} + \frac{\partial M}{\partial y} + \frac{\partial N}{\partial z} = 0.$$

Nehmen wir etwa die erste Gleichung (30a), und eliminieren mit Hilfe der zweiten und dritten Gleichung (30b) die Größen N und M, so erhalten wir eine Gleichung,

in der nur X als Funkion von x, y, z, t vorkommt. Die Elimination geschieht folgendermaßen: indem man die zweite und dritte Gleichung (30b) respektive nach z und y differenziert, ergibt sich folgendes:

$$31)\quad \begin{cases} \frac{\mu}{c}\frac{\partial^2 M}{\partial t \partial z} = \frac{\partial^2 Z}{\partial x \partial z} - \frac{\partial^2 X}{\partial z^2}, \\ \frac{\mu}{c}\frac{\partial^2 N}{\partial t \partial y} = \frac{\partial^2 X}{\partial y^2} - \frac{\partial^2 Y}{\partial x \partial y}, \end{cases}$$

und die nach t differenzierte Gleichung (30a) liefert:

$$32)\quad \frac{\varepsilon}{c}\frac{\partial^2 X}{\partial t^2} = \frac{\partial^2 N}{\partial t \partial y} - \frac{\partial^2 M}{\partial t \partial z}.$$

Setzt man (31) in (32) ein, so folgt:

$$\frac{\varepsilon\mu}{c^2}\frac{\partial^2 X}{\partial t^2} = \frac{\partial^2 X}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 Y}{\partial y^2} + \frac{\partial^2 Z}{\partial z^2} - \frac{\partial}{\partial x}\left(\frac{\partial X}{\partial x} + \frac{\partial Y}{\partial y} + \frac{\partial Z}{\partial z}\right),$$

und das letzte Glied ist nach (30c) gleich Null; also ist endgültig:

$$33)\quad \frac{\varepsilon\mu}{c^2}\frac{\partial^2 X}{\partial t^2} = \frac{\partial^2 X}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 X}{\partial y^2} + \frac{\partial^2 X}{\partial z^2} = \triangle X.$$

Diese Gleichung ist die sogenannte Wellengleichung. Genau dieselbe Form der Wellengleichung — nur mit anderen Konstanten — erhält man aus den elastischen Gleichungen, so daß man als allgemeinen Typus derselben die Form hat, wenn man durch ξ irgendeine der in Betracht kommenden Größen (Verrückung, Verdichtung, Druck, elektrische oder magnetische Feldstärke usw.) bezeichnet:

$$34)\quad \frac{\partial^2 \xi}{\partial t^2} = a^2 \triangle \xi.$$

In a^2 haben wir alle Eigenschaften des Mediums in einer Konstanten zusammengefaßt; wir können also von vornherein erwarten, daß a^2 mit der Fortpflanzungsgeschwindigkeit in engstem Zusammenhange stehen wird.

Wir müssen zunächst zeigen, daß (34) als Lösungen räumlich und zeitlich periodische Funktionen zuläßt; dabei beschränken wir uns absichtlich auf einfache, aber wichtige Spezialfälle.

Wir wollen zunächst speziell annehmen, ξ hänge nur von einer Raumkoordinate, etwa x ab, nicht aber von y und z. Dann geht (34) über in die sogenannte „eindimensionale“ Wellengleichung:

$$35)\quad \frac{\partial^2 \xi}{\partial t^2} = a^2\frac{\partial^2 \xi}{\partial x^2}.$$

Diese läßt sich nun sehr leicht lösen. Denn setzen wir probeweise an:

$$36)\quad \xi = \varphi(x)\cdot\begin{Bmatrix}\cos \nu t\\ \sin \nu t\end{Bmatrix},$$

wo $\varphi(x)$ eine noch zu bestimmende Funktion, ν die Frequenz der zu erwartenden Welle ist, so erhält man durch Einsetzen dieses provisorischen Ansatzes in (35):

$$-\nu^2\varphi(x)\begin{Bmatrix}\cos \nu t\\ \sin \nu t\end{Bmatrix} = a^2\frac{d^2\varphi(x)}{dt^2}\cdot\begin{Bmatrix}\cos \nu x\\ \sin \nu x\end{Bmatrix},$$

oder

$$37)\quad \frac{d^2\varphi(x)}{dt^2} + \frac{\nu^2}{a^2}\varphi(x) = 0.$$

Wenn diese letztere Gleichung erfüllt werden kann, so ist unser Ansatz (36) zulässig, also eine Lösung der Gleichung (35). Nun sieht man aber sofort, daß $\varphi(x)$ gesetzt werden kann:

$$38)\quad \varphi(x) = \begin{Bmatrix}\cos\left(\frac{\nu x}{a}\right)\\ \sin\left(\frac{\nu x}{a}\right)\end{Bmatrix};$$

denn dann ist

$$\frac{d^2\varphi}{dx^2} = -\frac{\nu^2}{a^2}\begin{Bmatrix}\cos\frac{\nu x}{a}\\ \sin\frac{\nu x}{a}\end{Bmatrix},$$

also ist die Bedingung (37) erfüllt.

Wir haben also nach (36)

$$\xi = \begin{Bmatrix}\cos\frac{\nu x}{a}\\ \sin\frac{\nu x}{a}\end{Bmatrix}\cdot\begin{Bmatrix}\cos \nu t\\ \sin \nu t\end{Bmatrix},$$

d. h. wir haben eine Anzahl von möglichen Lösungen z. B.

$$39)\quad \begin{cases} \xi_1 = \cos\frac{\nu x}{a}\cdot\cos \nu t; & \xi_3 = \sin\frac{\nu x}{a}\cdot\cos \nu t; \\ \xi_2 = \cos\frac{\nu x}{a}\cdot\sin \nu t; & \xi_4 = \sin\frac{\nu x}{a}\cdot\sin \nu t, \end{cases}$$

und man sieht sofort, daß dies in der Tat räumlich und zeitlich periodische Funktionen sind, also Wellen darstellen. Auch die Summen zweier Lösungen sind wieder Lösungen, z. B. ergibt sich:

$$40)\quad \xi_5 = \xi_1 + \xi_4 = \cos\left(\frac{\nu x}{a} - \nu t\right) = \cos\left(\nu t - \frac{\nu x}{a}\right)$$

usw.

Bedenkt man, daß nach (5) $\nu = \frac{2\pi}{T}$, wo T die Schwingungsdauer, so kann man für die letzte Gleichung schreiben:

$$\xi_5 = \cos 2\pi\left(\frac{t}{T} - \frac{x}{aT}\right),$$

und durch Vergleich mit (7) folgt für die Wellenlänge λ:

$$\lambda = aT = \frac{a}{n};\quad a = n\lambda,$$

und nach (9) für die Fortpflanzungsgeschwindigkeit:

$$v = a.$$

Damit ist die physikalische Bedeutung der in der Wellengleichung auftretenden Konstanten a^2 klargestellt: sie ist gleich dem Quadrate der Fortpflanzungsgeschwindigkeit.

In der Lösung kann natürlich noch eine multiplikative Konstante A hinzugefügt werden, so daß man schreiben kann:

41) $$\xi = A \cos 2\pi \left(\frac{t}{T} - \frac{\lambda}{x}\right).$$

Diese Lösung der eindimensionalen Wellengleichung (35) ist dadurch ausgezeichnet, daß die Amplitude der Welle konstant ist und die Welle sich nur nach einer Richtung ausbreitet. Damit hängt aufs engste zusammen, daß man konstante Phase in allen Punkten $x = \text{const.}$, d. h. in allen Punkten jeder zur x-Achse senkrechten Ebene erhält. Solche Wellen, bei denen die Flächen konstanter Phase Ebenen sind, nennt man „ebene Wellen".

Jetzt wollen wir weiter den Fall untersuchen, daß ξ in (34) nur von der Entfernung r vom Erregungspunkte abhängt, d. h. x, y, z nur in der Verbindung $r = \sqrt{x^2 + y^2 + z^2}$ enthält; ferner soll sich die Welle um das Zentrum symmetrisch ausbreiten. Führen wir an Stelle von x, y, z Polarkoordinaten r, ϑ, φ ein, so heißt das, daß ξ nur von r, nicht von ϑ und φ abhängt. In diesem Falle kann man schreiben:

$$\frac{\partial \xi}{\partial x} = \frac{\partial \xi}{\partial r}\frac{\partial r}{\partial x} = \frac{\partial \xi}{\partial x}\frac{x}{r},$$

$$\frac{\partial^2 \xi}{\partial x^2} = \frac{\partial^2 \xi}{\partial r^2}\frac{x^2}{r^2} + \frac{1}{r}\frac{\partial \xi}{\partial r} - \frac{x^2}{r^3}\frac{\partial \xi}{\partial r},$$

ebenso:

$$\frac{\partial^2 \xi}{\partial y^2} = \frac{\partial^2 \xi}{\partial r^2}\frac{y^2}{r^2} + \frac{1}{r}\frac{\partial \xi}{\partial r} - \frac{y^2}{r^3}\frac{\partial \xi}{\partial r},$$

$$\frac{\partial^2 \xi}{\partial z^2} = \frac{\partial^2 \xi}{\partial r^2}\frac{z^2}{r^2} + \frac{1}{r}\frac{\partial \xi}{\partial r} - \frac{z^2}{r^3}\frac{\partial \xi}{\partial r}$$

also:

$$\Delta \xi = \frac{\partial^2 \xi}{\partial r^2} + \frac{2}{r}\frac{\partial \xi}{\partial r}.$$

Mithin wird die Wellengleichung in diesem Falle:

$$\frac{\partial^2 \xi}{\partial t^2} = a^2 \left(\frac{\partial^2 \xi}{\partial r^2} + \frac{2}{r}\frac{\partial \xi}{\partial r}\right)$$

oder auch:

$$r\frac{\partial^2 \xi}{\partial t^2} = a^2 \frac{\partial^2}{\partial r^2}(r\xi),$$

oder endlich:

42) $$\frac{\partial^2}{\partial t^2}(r\xi) = a^2 \frac{\partial^2}{\partial r^2}(r\xi).$$

Setzt man für einen Moment $r\xi = f$, so hat man:

$$\frac{\partial^2 f}{\partial t^2} = a^2 \frac{\partial^2 f}{\partial r^2},$$

also wieder abgesehen von der irrelevanten Bezeichnung, die eindimensionale Wellengleichung (35), deren Lösung wir soeben diskutiert haben. Wir haben also analog:

$$f = r\xi = A \cos 2\pi \left(\frac{t}{T} - \frac{r}{\lambda}\right),$$

oder:

43) $$\xi = \frac{A}{r} \cos 2\pi \left(\frac{t}{T} - \frac{r}{\lambda}\right).$$

Durch (43) ist ebenfalls eine Welle dargestellt, die sich aber in mehrfacher Hinsicht von den bisher betrachteten ebenen Wellen unterscheidet. Zunächst sieht man, daß die Amplitude $\frac{A}{r}$ nicht mehr konstant ist, sondern mit wachsender Entfernung vom Erregungszentrum abnimmt, umgekehrt wie diese Entfernung zunimmt. Ferner erhält man eine konstante Phase, wenn $r =$ constans ist, und das ist die Gleichung einer Kugelfläche um das Erregungszentrum als Mittelpunkt. Die Flächen gleicher Phase sind also Kugelflächen, und deshalb nennt man Wellen von dem Charakter der in (43) dargestellten „Kugelwellen". Mit solchen hat man es immer zu tun, wenn eine einzige punktförmige Erregungsstelle vorhanden ist.

In der Mitte zwischen Kugelwellen und ebenen Wellen stehen die sogenannten „Zylinderwellen". Man erhält die Differentialgleichung derselben, wenn man annimmt, daß in (34) ξ nur von zwei Koordinaten, z. B. von x und y, nicht aber von z abhängt, also:

44) $$\frac{\partial^2 \xi}{\partial t^2} = a^2 \left(\frac{\partial^2 \xi}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 \xi}{\partial y^2}\right).$$

Dies ist realisierbar, wenn man als Erregungsstelle eine unendlich ausgedehnte Linie hat, z. B. hier die z-Achse. Die Lösungen der zweidimensionalen Wellengleichung (44) lassen sich, wenigstens in hinreichender Entfernung von der Erregungsstelle, schreiben — man beachte die Analogie zu den Kugelwellen:

45) $$\xi = \frac{A}{\sqrt{r'}} \cdot \cos 2\pi \left(\frac{t}{T} - \frac{r'}{\lambda}\right)$$

wo $r' = \sqrt{x^2 + y^2}$ ist. Die Amplitude ist umgekehrt proportional der Wurzel aus dem Abstande r' von der Erregungslinie, und die Flächen konstanter Phase sind hier Zylinderflächen.

Man bemerke, daß in allen bisher genannten Fällen die Flächen konstanter Phase und konstanter Amplitude zusammenfallen. Wellen mit dieser Eigenschaft nennt man „homogene" Wellen nach einem Vorschlage von Voigt. Sie spielen in der Physik durchaus die Hauptrolle; es gibt aber auch Wellen, die diese Eigenschaft nicht besitzen, bei denen z. B. die Flächen konstanter Phase

senkrecht auf denen konstanter Amplitude stehen. Solche Wellen nennt man „inhomogene“ Wellen.

Man betrachte z. B. den Ausdruck:

$$46)\qquad \xi = Ae^{-kz} \cos 2\pi\left(\frac{t}{T} - \frac{x}{\lambda}\right).$$

Daß dieser eine Welle darstellt, ist klar, da er die Eigenschaft räumlicher und zeitlicher Periodizität besitzt. Als Amplitude der Welle ist hier Ae^{-kz}, wo k eine positive Konstante sei, aufzufassen; sie nimmt also mit wachsenden z-Werten ab. Die Flächen konstanter Amplitude sind die Ebenen z = const., die Flächen konstanter Phase dagegen sind die Ebenen x = const. Die eine Schar von Ebenen ist senkrecht zur z-Achse, die andere senkrecht zur x-Achse gerichtet (Fig. 11). In Figur 11 sind die Flächen konstanter Phase ausgezogen, die konstanter Amplitude gestrichelt.

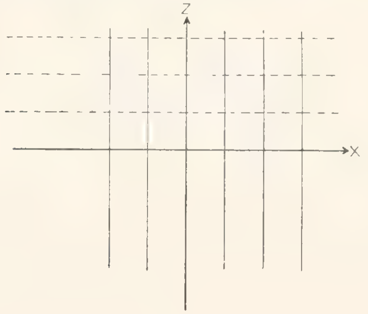


Fig. 11.

Derartige Wellen also sind, wenn negative Werte von z ausgeschlossen sind, offenbar nur in einem schmalen Streifen nahe der xy-Ebene konzentriert, d. h. in der Nähe von z = 0. Sie kommen z. B. auf Flüssigkeitsoberflächen vor; es ist ja eine auch dem Laien geläufige Tatsache, daß die Amplitude der gewaltigen Wellen des Ozeans mit zunehmender Tiefe abnimmt; ist die Oberfläche noch so bewegt, in gewisser Tiefe ist alles ruhig. Deshalb heißen die inhomogenen Wellen auch „Oberflächenwellen“, oder auch nach Lord Rayleigh, der solche Flüssigkeitswellen zuerst systematisch untersucht hat, „Wellen vom Rayleightypus“. Am charakteristischsten ist der Name „Oberflächenwellen“ im Gegensatz zu den „Raumwellen“, wie die homogenen Wellen auch häufig genannt werden.

Auch in der Optik und drahtlosen Telegraphie spielen derartige Oberflächenwellen eine Rolle, in der ersteren treten sie z. B. bei der totalen Reflexion auf, indem längs der totalreflektierenden Fläche, und zwar im zweiten Medium, Oberflächenwellen, dicht an die Trennungsfläche konzentriert, entlang laufen; in der drahtlosen Telegraphie sind es gerade die Oberflächenwellen, die längs der Erdoberfläche entlanggleiten, denen die Ueberwindung der größten Strecken (Ueberseetelegraphie) zu verdanken ist. Reiches Material zu den Ausführungen dieser Nummer findet sich in dem Artikel „Flüssigkeitsbewegung“ III 1 b und 1 c.

7. Wellenfläche, Huygenssches Prinzip. Von einem Punkte eines Mediums, in dem eine Schwingung erregt wird, breiten sich nach allen Seiten Wellen aus. Wir können zu jeder Zeit in dem Medium eine Fläche konstruieren, derart, daß innerhalb derselben die Punkte eingeschlossen sind, die die Welle bereits erreicht hat, während außerhalb derselben sich alle die Punkte befinden, die noch nicht in Schwingungen versetzt worden sind. Eine solche Fläche ist offenbar eine „Fläche gleicher Phase“ oder eine sogenannte „Wellenfläche“. Man kann auch die Wellenfläche so definieren, daß man sagt: alle diejenigen Punkte liegen auf einer Wellenfläche, die von der Welle in gleichen Zeiten vom Erregungszentrum aus erreicht werden. Alle Punkte einer Wellenfläche schwingen in gleicher Weise; sie unterscheiden sich grundsätzlich nicht vom Erregungszentrum selbst. Diesen Gedankengang bringt ein von Huygens in die Wellenlehre eingeführtes, sehr fruchtbares Prinzip zum Ausdruck, indem es behauptet, daß alle Punkte einer Wellenfläche als selbständige Erregungszentren angesehen werden dürfen. Jeder Punkt einer Wellenfläche sendet zur selben Zeit Wellen, sogenannte Elementarwellen in den Raum hinaus, die natürlich miteinander interferieren, und die äußere Enveloppe dieser Elementarwellen gibt nach Huyghens dann die wirklich vom ursprünglichen Erregungszentrum sich fortgepflanzt habende Welle an. Figur 12 zeigt diese Konstruktion.

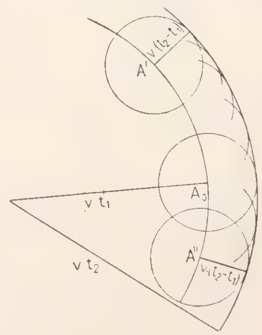


Fig. 12.

Es sei 0 das Erregungszentrum, von dem

sich Wellen mit der Geschwindigkeit v fortpflanzen mögen; dieselben werden in der Zeit t_1 eine Kugel vom Radius vt_1 erfüllen, deren Oberfläche nach unserer eben eingeführten Bezeichnungsweise eine Wellenfläche ist. Wir greifen auf derselben eine Anzahl von Punkten $A_0A'A''$ heraus, von denen, da wir sie als neue Erregungszentren ansehen (zurzeit t_1) wieder Wellen mit der Geschwindigkeit v ausgehen. Nach Ablauf der Zeit $(t_2—t_1)$ erfüllen diese Elementarwellen sämtlich kleine Kugeln, um die Punkte $A_0A'A''$ als Zentren mit dem Radius v $(t_2—t_1)$. Die äußere Enveloppe an diese Kugelflächen ist wieder eine Kugelfläche mit dem Radius vt_2, und das soll nach Behauptung des Huygensschen Prinzips dieselbe Wellenfläche sein, die der wirklich sich ausbreitenden Welle zugehört. Man sieht in der Tat leicht, daß dies der Fall ist, da die Welle sich in der Zeit t_2 innerhalb einer Kugelfläche vom Radius vt_2 ausgebreitet haben muß.

Man kann das Huygenssche Prinzip, so lange man sich auf die obige qualitative Formulierung beschränkt, auch experimentell leicht beweisen, indem man Wasserwellen benutzt. Man kann diese in einem flachen Troge dadurch erzeugen, daß man kleine Wassertröpfchen an bestimmten Stellen in denselben fallen läßt; dadurch entstehen Wasserwellen; die sich auf Kreisen ausbreiten, sich durchschneiden und miteinander interferieren. Schließlich sieht man die kleinen Wellen nicht mehr, sondern nur noch eine einzige Welle, eben das Resultat der Superposition der Elementarwellen. Genau dieselbe Welle würde sich ergeben haben, wenn die Punkte, an denen die Wassertröpfchen die Elementarwellen erzeugten, auf einer Wellenfläche einer primären Welle gelegen hätten; diese primäre Welle würde sich so fortgepflanzt haben, daß schließlich sich das Resultat der Elementarwellen ergeben hätte.

Qualitativ ist also das Huygenssche Prinzip zweifellos richtig und von einer großen heuristischen Bedeutung; aber eine quantitative Prüfung ergibt, daß es doch noch wesentlicher Modifikationen bedarf, um ein wirklich strenges physikalisches Prinzip zu werden. Um dies zu zeigen wollen wir den einfachen, in Figur 12 dargestellten Fall der Ausbreitung einer Kugelwelle wirklich berechnen. Zu dem Zwecke teilen wir die Wellenfläche $A_0A'A''A'''$ in sogenannte Huygenssche Zonen ein (Fig. 13), die folgendermaßen konstruiert werden: Wir wollen die Verrückung in einem beliebigen Punkte B finden, den wir mit dem Erregungszentrum verbinden. Die Verbindungslinie schneidet die Wellenfläche AA im Punkte A. Bewegen wir uns auf der Wellenfläche von A fort, so entfernen wir uns von dem Punkte B; man kann Punkte CC auf der Wellenfläche finden, deren Entfernung von B um eine halbe

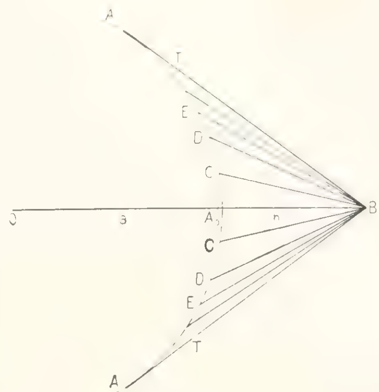


Fig. 13.

Wellenlänge größer ist als das Stück A_0B; ziehen wir auf der Wellenfläche einen Kreis mit dem Radius AC, so entsteht auf der Kugelfläche eine Kalotte, deren sämtliche Punkte nach B Wellen entsenden, deren Phasendifferenz zwischen 0 und einer halben Wellenlänge liegt. Auf der Wellenfläche noch weiter gehend, finden wir Punkte DD, deren Entfernung von B wieder um eine halbe Wellenlänge größer ist, als die Strecke CB. Ziehen wir auf der Wellenfläche wieder einen Kreis mit dem Radius AD, so kommen von dem durch diesen Kreis und die Kalotte begrenzten ringförmigen Stück Wellen nach B, mit Phasendifferenzen zwischen $\frac{1}{2}\lambda$ und λ gegen den Zentralstrahl A_0B. So schreiten wir weiter fort, bis wir zu den Punkten TT kommen, in denen der Tangentenkegel von B die Wellenfläche berührt. Durch die beschriebene Konstruktion ist die innerhalb des Tangentenkegels liegende Fläche in ringförmige Zonen geteilt, die so beschaffen sind, daß die von jeder Zone nach B gelangenden Elementarwellen um $\frac{\lambda}{2}$ verschiedene Phasendifferenz gegen die unmittelbar benachbarten Zonen haben. Nennen wir die Verrückungen, die die einzelnen Zonen in B erzeugen würden resp. $m_1m_2m_3m_4$ bis m_n, so ist die resultierende Verrückung im Punkte B nach dem Interferenzprinzip

$$47)\quad m_1 - m_2 + m_3 - m_4 + \ldots\ldots m_n,$$

und da, wie eine leichte Rechnung zeigt, die Wirkung jeder Zone sehr nahe gleich

dem arithmetischen Mittel aus der vorhergehenden und der nachfolgenden ist, so haben wir:

$$48)\quad m_2 = \frac{m_1 + m_3}{2};\ m_4 + = \frac{m_3 + m_5}{2}, \ldots$$

Also bleibt schließlich für die resultierende Verrückung in B:

$$49)\quad \frac{m_1}{2} + \frac{m_n}{2},$$

d. h. nur die Hälfte der ersten und letzten Zone bleibt übrig, alle anderen vernichten sich gegenseitig. Auch die letzte Zone m_n kommt noch in Fortfall, wenn man mit Fresnel annimmt, daß dieselbe in tangentialer Richtung keine Verrückung zu bewirken vermag, so daß nur die Wirkung der ersten Halbzone übrig bleibt. Die Annahme, daß eine Zone in tangentialer Richtung keine Wirkung auszuüben vermag, hat Fresnel übrigens in allgemeinerer Weise dem Huygensschen Prinzip hinzugefügt, als wir es dargestellt haben. Er fügt nämlich für die Wirkung jeder Zone einen Faktor ein, der vom Winkel abhängt, den die betreffende Richtung mit der Normalen der Zone bildet; dieser Faktor, den wir k nennen wollen, ist unbekannt, und es wird von Fresnel nur vorausgesetzt, daß er in tangentialer Richtung verschwindet. Eine einfache Rechnung ergibt nunmehr für die Wirkung der ersten Halbzone in B:

$$50)\quad \xi = \lambda k \frac{A}{a+b} \sin 2\pi \left(\frac{t}{T} - \frac{a+b}{\lambda}\right),$$

während sich aus der direkten Fortpflanzung nach (43) ergibt, da wir es mit einer Kugelwelle zu tun haben:

$$51)\quad \xi = \frac{A}{a+b} \cdot \cos 2\pi \left(\frac{t}{T} - \frac{a+b}{\lambda}\right).$$

Dabei ist der Kürze halber die Strecke OA_0 durch a, A_0B durch b bezeichnet. Zunächst ist gegen die Strenge dieser Ableitung mancher Einwand zu machen. Erstens ist kein physikalischer Grund ersichtlich, weshalb nur der vordere innerhalb des Tangentialkegels liegende Teil der Wellenfläche zur Berechnung herangezogen werden soll; zweitens müßte eine befriedigende physikalische Theorie über den unbestimmten Faktor k a priori Aufschluß geben können. Drittens endlich müßten die Elementarwellen, wie man aus Figur 12 z. B. ersieht, auch nach rückwärts sich fortpflanzen, was aller Erfahrung ins Gesicht schlägt.

Vergleichen wir nach diesen einleitenden Bemerkungen jetzt die beiden Ausdrücke (50) und (51) miteinander, so sieht man, daß dieselben auch wirklich nicht übereinstimmen. Zwar kann man Uebereinstimmung in der Amplitude erzwingen, indem man in (50) $k = \frac{1}{\lambda}$ setzt; aber, abgesehen von dem oben bereits charakterisierten Unbefriedigenden, was in dieser Bestimmung a posteriori liegt, besteht ein Unterschied in der Phase zwischen (50) und (51). Das elementare Huygenssche Prinzip ergibt somit die Phase falsch, und zwar gerade um eine halbe Wellenlänge. Denn wenn wir im Argument des Sinus eine halbe Wellenlänge in (50) hinzufügen, so ergibt sich genau der Wert (51).

Kann man daher dem Huygensschen Prinzip in seiner elementaren Form den Charakter eines strengen Satzes nicht zuerkennen, so kann man sich desselben doch mit Vorteil überall da bedienen, wo es auf die Phase nicht ankommt. Dies ist in vielen Fällen in der Optik der Fall.

Andererseits war eine exakte Formulierung des an sich richtigen Grundgedankens des Huygensschen Prinzips notwendig. Diese hat Kirchhoff geliefert. Wir können hier nur das Resultat und den Weg angeben, auf dem er dazu gekommen ist. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß alles, was wir wissen, in der Differentialgleichung (34) der Wellenbewegung enthalten ist. An diese muß daher jede exakte Untersuchung anknüpfen. Nach einer besonderen Methode hat Kirchhoff Gleichung (34) integriert, und eine exakte Lösung für ξ, die sich wellenförmig ausbreitende Größe gegeben, die wir an Figur 14 erläutern wollen. Es sei P der

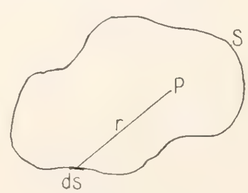


Fig. 14.

Punkt, in dem wir die Größe kennen wollen. Dann konstruiere man eine beliebige P umschließende Fläche S (für die praktische Rechnung wird man diese natürlich so wählen, daß die Rechnung möglichst einfach wird). Alle Erregungspunkte von ξ müssen sich außerhalb dieser Fläche S befinden.

Ein Element der Fläche, dS, habe von P die Entfernung r; die positive Normalenrichtung n sei nach innen gerichtet. Dann erhält man nach Kirchhoff für ξ im Punkte P zur Zeit t die Lösung:

$$52)\quad \xi_{P,t} = \frac{1}{4\pi}\int \left\{ \cos (nr) \frac{\partial}{\partial r} \left(\frac{\overline{\xi_{t-r/v}}}{r}\right) - \frac{1}{r} \frac{\overline{\partial \xi_{t-r/v}}}{\partial n} \right\} d\varphi.$$

$\xi_{P,t}$ ist als Integral über die gesamte Fläche S dargestellt, man kann also — das ist die Aehnlichkeit dieses Satzes mit dem Huygensschen Prinzip — die resultierende Wirkung in P als das Resultat der Schwingungen ansehen, die von den sämtlichen Flächenelementen dS einer P umgebenden Fläche ausgehen. Die horizontalen Striche über den Größen ξ und r bedeuten, daß die Werte an der Oberfläche S einzusetzen sind, der Index t—r/v soll anzeigen, daß die damit behafteten Größen nicht zur Zeit t, sondern zu der um r/v zurückliegenden Zeit t—r/v zu bilden sind. Darin ist ausgesprochen, daß die Erregung, um von dS nach P zu kommen, Zeit gebraucht, d. h. daß es Wellen sind, die sich mit der Geschwindigkeit v fortpflanzen.

Die exakte Kirchhoffsche Lösung ist in der Optik von großer Bedeutung (man vgl. den Artikel „Lichtinterferenz“); sie ergibt natürlich, wie man sich z. B. in dem vorhin elementar behandelten Falle der freien Ausbreitung einer Kugelwelle überzeugen kann, sowohl in Amplitude, als auch in Phase das richtige Resultat.

Wir werden uns im folgenden, wo es uns auf die Phase nicht ankommt, vielfach des elementaren Huygensschen Prinzips bedienen, um wichtige Konsequenzen der Wellenlehre klar zu stellen.

8. Wellenlehre und geradlinige Ausbreitung; Beugung. Das Huygenssche Prinzip erlaubt uns nun, einige wichtige Einblicke in den Mechanismus der Wellenausbreitung zu tun. Es drängen sich ja schon dem Laien folgende Fragen auf: „Wie ist mit der Wellennatur des Lichtes die geradlinige Ausbreitung desselben verträglich? Und wie kommt es dann, daß die Schallwellen sich ganz anders verhalten, nämlich „um die Ecke gehen“ können?“ Zunächst ist eines klar: da nach dem Huygensschen Prinzip jeder Punkt der Wellenfläche als selbständiges Erregungszentrum betrachtet werden kann, so kann bei einer Wellenbewegung von einer geradlinigen Ausbreitung im strengen Sinne nicht gesprochen werden. Es kann sich also nur darum handeln, zu zeigen, weshalb z. B. bei Lichtwellen die Geradlinigkeit der Ausbreitung in so hohem Maße (wenn auch nicht streng) realisiert ist, daß man im allgemeinen keine Abweichung merkt. Um für das Licht diese Frage zu beantworten, braucht man nur einen Blick auf Figur 13 zu werfen. Wir haben gezeigt, daß von allen Elementarwellen nur die Hälfte der Wirkung der ersten Zone übrig bleibt, d. h. der Kugelkalotte mit dem Radius A_0C. Nun ist dieser Radius aber so bestimmt, daß A_0B eine halbe Wellenlänge kleiner ist als CB. Bei der Kleinheit der Lichtwellen (zwischen 400 und 800 Millionstel Millimeter) ist sofort klar, daß die Fläche der ersten Zone verschwindend klein sein muß, wenn der Abstand, was in praxi stets zutrifft, viele Wellenlängen beträgt. Man sieht also, daß die Abweichung von der Geradlinigkeit der Ausbreitung bei den Lichtwellen deshalb so klein ist, weil die Lichtwellen so klein im Verhältnis zu den übrigen Dimensionen sind. Beim Schalle liegen die Dinge aber ganz anders. Denn z. B. der Ton der Normalstimmgabel, der sogenannte Kammerton, entspricht einer Schwingungszahl von 440 pro Sekunde; bei einer Schallgeschwindigkeit von 340 m pro Sekunde bedeutet das eine Wellenlänge von etwa $^3/_4$ m, und tiefere Töne, wie sie z. B. in der menschlichen Sprache enthalten sind, haben entsprechend noch größere Wellenlängen. In diesem Falle ist die erste Zone der Huygensschen Konstruktion von erheblicher Ausdehnung, und daher kann ihre Wirkung durch Schirme, in den Weg gestellte Hindernisse, nicht ganz beseitigt werden, falls diese nicht sehr groß gegen die Wellenlängen sind, was riesige Dimensionen bedeuten würde. Aus demselben Grunde gehen auch die in der drahtlosen Telegraphie benutzten elektrischen Wellen, die Wellenlängen bis zu mehreren 1000 m haben, über alle Hindernisse an der Erdoberfläche, selbst über mächtige Gebirgszüge hinweg.

In allen Fällen also, in denen die Wellenlängen groß sind gegen die Dimensionen der Hindernisse, ist von einer Geradlinigkeit der Ausbreitung keine Rede, die uns beim Lichte als die Regel erscheint. Die Erscheinungen, bei denen eine Abweichung von der Geradlinigkeit auftritt, werden als „Beugungserscheinungen“ bezeichnet.

Es ist aus der vorhergehenden Auseinandersetzung klar, daß es auch beim Lichte möglich sein muß, eklatante Abweichungen von der Geradlinigkeit, also Beugung des Lichtes, durch geeignete Dimensionierung zu erzwingen. Wir wollen gleich einen wichtigen Fall erörtern. (Fig. 15.) In Figur 15 sei 0 wieder das Erregungszentrum, $A_0A'A''$ eine Wellenfläche mit der Huygensschen Zonenkonstruktion, genau wie in Figur 13, und B der Punkt, in dem ein Auge sich befinde, das den Lichteindruck wahrnimmt.

Es werde nun in den Zwischenraum von O und B eine kreisrunde Scheibe MM (Münze) so gebracht, daß sie etwa die erste Zone, von B aus gesehen ganz verdecke. Bei streng geradliniger Ausbreitung dürfte jetzt das Auge kein Licht mehr empfangen, da eben der gerade Weg von O nach B versperrt ist. Was sagt die Wellentheorie dazu? Nach dieser haben wir die Formel (47) anzuwenden, wobei nur die erste Zone wegzulassen ist.

Es bleibt also noch übrig die Wirkung sämtlicher anderen Zonen, also:

$$53) \quad -m_2 + m_3 - m_4 + m_5 - \ldots - \pm m_n$$

und da

$$m_3 = \frac{m_2 + m_4}{2}, \quad m_5 = \frac{m_4 + m_6}{2}, \text{usw.,}$$

so bleibt, da auch noch die letzte Zone in Fortfall kommt, wieder nur die Hälfte der Zone übrig, die jetzt die erste ist, d. h. der zweiten Huygensschen Zone, deren Wir-

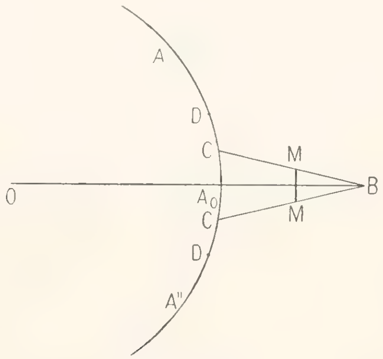


Fig. 15.

kung wir durch m_2 bezeichnet haben. Das ringförmige Gebiet auf der Wellenfläche, das durch die Kreise mit den Radien A_0C und A_0D ausgeschnitten wird, sendet also Wellen in das in B befindliche Auge; also trotz der scheinbaren Geradlinigkeit der Ausbreitung empfängt das durch M M geschützte Auge Licht. Diese seltsame Folgerung der Wellentheorie hat zuerst Poisson gezogen, um dieselbe zu widerlegen. Das Experiment hat dies Ergebnis jedoch bestätigt. Genau dasselbe gilt noch, wenn der Schirm eine beliebige Anzahl von Zonen verdeckt, es bleibt immer die Wirkung einer halben Zone übrig, und der Lichteindruck in B ist fast genau so groß, als er ohne Schirm sein würde.

Hier haben wir es also mit einem typischen Fall von Beugung des Lichtes zu tun; wegen weiterer Details sei auf den Artikel „Lichtbeugung" verwiesen.

Ein weiterer schlagender Versuch ist der folgende: in Figur 16 ist noch einmal eine Huygenssche Zonenkonstruktion durchgeführt; dabei sind die ungeraden Zonen schraffiert, die geraden dagegen freigelassen. Die schraffierten Zonen verstärken sich gegenseitig, da die Phasendifferenz je eine ganze Wellenlänge beträgt, ebenso verstärken sich die freigelassenen Zonen, schwächen aber die ersteren. Jetzt setzen wir einen Schirm MM von folgender Beschaffenheit zwischen B und die Wellenflächen $A_0A'A''$; er besteht abwechselnd aus lichtdurchlässigen und lichtundurchlässigen Kreisringen, deren Dimensionen so beschaffen sind, daß durch M M nur die Wirkung der ungeraden Zonen nach B gelangen kann, nicht dagegen die Wirkung der sie schwächenden geraden Zonen. Dies ist in Figur 16 angedeutet.

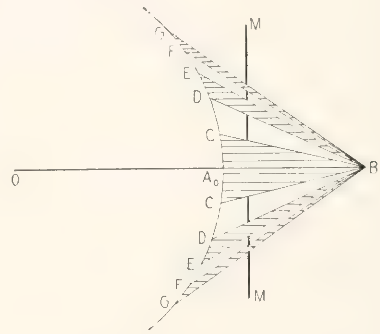


Fig. 16.

Durch diese Anordnung wird es also erzwungen, daß B nicht nur die Wirkung der ersten halben Zone zur Geltung kommt, sondern daß alle ungeraden Zonen gemeinschaftlich wirken, d. h. eine außerordentliche Vergrößerung des Lichteindruckes in B eintritt. Der Schirm MM, statt zu schwächen, wirkt geradezu wie eine Sammellinse. Das Experiment hat auch diese Folgerung bestätigt; solche Schirme werden „Kreisgitter" genannt, und sind von Soret (und neuerdings von Wood) angefertigt worden. Es ist fast überflüssig, hervorzuheben, daß man den Versuch mit jeder Art von Wellenbewegung, z. B. mit Schallwellen anstellen kann. Für letztere hat z. B. Lord Rayleigh hübsche Demonstrationsversuche angegeben.

Die obigen Erwägungen setzen uns in den Stand, an einigen Begriffen der sogenannten geometrischen Optik Kritik zu üben. Unter geometrischer Optik wollen wir denjenigen Teil der Optik verstehen, der auf dem Axiom der Geradlinigkeit der Ausbreitung beruht. Sie gelangt infolgedessen zu dem Begriffe des „Lichtstrahles", d. h. der geradlinigen Verbindungslinie zwischen Erregungsstelle und Wirkungsstelle (z. B. Auge). Nach unserer Auffassung ist ein Lichtstrahl nichts anderes als die Normale auf der Wellenfläche; es ist kein primärer, sondern ein abgeleiteter Begriff. Es kommt einem Lichtstrahl auch gar keine reale Existenz zu; denn es gibt keinen einzelnen Lichtstrahl, sondern immer nur „Bündel" von solchen. Denn auch bei ungestörter

Ausbreitung des Lichtes, wenn die Abweichungen von der Geradlinigkeit unmerklich sind, ist es doch immer ein endliches Stück der Wellenfläche, nämlich die erste halbe Zone, die zur Wirkung kommt. Zu jedem Punkte dieser Fläche gehört aber eine Normale, d. h. ein Lichtstrahl. Es wirken also stets unendlich viele Lichtstrahlen mit bei jedem Strahlungsvorgange; ein Lichtstrahl ist überhaupt kein physikalisch realisierbares Objekt, sondern eine mathematische Abstraktion, was nicht ausschließt, daß ihm in der geometrischen Optik große Bedeutung zukommt.

Auch der Begriff „Schatten" oder „Schattenraum" läßt sich jetzt genau umgrenzen. Nach der geometrischen Optik hat man an allen Punkten des Raumes Schatten, die nicht geradlinig von der Lichtquelle aus erreicht werden können, weil undurchsichtige Hindernisse im Wege stehen. Man sieht aus dieser Definition bereits, daß der Begriff Schatten aufs engste mit dem des Lichtstrahls verknüpft ist. Wo wir starke Beugungswirkung haben, kann man gar nicht mehr von Schatten reden; streng gibt es überhaupt keinen geometrischen Schatten, sondern es treten stets an der Grenze zwischen geometrischem Schattenraum und Lichtraum Beugungserscheinungen auf, die einen kontinuierlichen Uebergang vermitteln.

9. Reflexion und Brechung der Wellen. Bisher haben wir die Wellen stets im Innern eines homogenen Mediums betrachtet. Jetzt wollen wir den Fall annehmen, daß längs einer unendlich ausgedehnten ebenen Fläche sich zwei Medien von verschiedenen Eigenschaften berühren. Dann ergibt die Beobachtung folgendes: Wenn Wellen die Trennungsfläche erreichen, so geht ein Teil der Wellen nach rückwärts ins erste Medium zurück; diesen Teil nennt man „reflektiert"; der andere Teil dringt ins zweite Medium ein; dabei ändert sich aber im allgemeinen die Richtung der Strahlen, d. h. es ändert sich die Form der Wellenfläche. Diesen Teil nennt man den „gebrochenen".

Die strenge Theorie der Reflexion und Brechung ist nur an die betreffenden Bewegungsgleichungen anzuknüpfen, zu denen für den hier betrachteten Fall des Aneinandergrenzens zweier Medien noch sogenannte Grenzbedingungen hinzutreten. Die Theorie ist im allgemeinen zu kompliziert, um hier auseinandergesetzt zu werden; eine Ableitung der Reflexionsgesetze für das Licht findet sich im Artikel „Lichtpolarisation, 2", woraus die Methode zu ersehen ist. Wir beschränken uns hier darauf, mit Hilfe des elementaren Huygensschen Prinzips die Gesetze der Reflexion und Brechung abzuleiten.

Es sei vorweg bemerkt, daß die Verschiedenheit der beiden Medien für die Wellenfortpflanzung sich darin ausspricht, daß die Wellen verschiedene Fortpflanzungsgeschwindigkeit in beiden Medien haben; bei elastischen Wellen werden im allgemeinen sowohl die Elastizitätsmoduln als auch die Dichten verschieden sein; für elektrische Wellen kommt praktisch eine Verschiedenheit in den Dielektrizitätskonstanten und den Leitfähigkeiten in Betracht. Nennen wir die beiden Fortpflanzungsgeschwindigkeiten v_1 und v_2.

Nun treffe auf die Trennungsfläche FF der beiden Medien in Figur 17 eine ebene

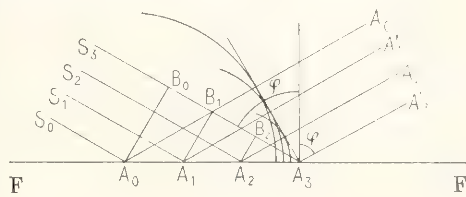


Fig. 17.

Welle auf; die Wellennormalen, die Strahlen, sind dann alle parallel, die Wellenfläche ist eine Ebene senkrecht zu ihnen. Der Winkel, den die Strahlen mit dem Einfallslote bilden, sei φ. In der Figur 17 sind vier äquidistante Strahlen gezeichnet; A_0B_0 ist eine Wellenfläche; die Strahlen treffen nacheinander auf die Trennungsfläche FF in den resp. Punkten $A_0A_1A_2A_3$. Zuerst kommt S_0 in A_0 an, nach einer gewissen Zeit τ trifft S_1 in A_1 ein; nach wieder derselben Zeit S_2 in A_2, endlich S_3 in A_3 usw. In dem Moment, wo A_0 getroffen wird, wird es ein selbständiges Erregungszentrum und sendet daher in das erste Medium Kugelwellen mit der Geschwindigkeit v_1 aus; bis zum Eintreffen von S_3 in A_3 vergeht nach dem obigen die Zeit 3τ; also haben die von A sich ins erste Medium ausbreitenden Kugelwellen gerade eine Kugel von dem Radius $v_1 . 3\tau$ erfüllt. Diese Größe ist gleich dem Stück A_3B_0, da in dieser Zeit 3τ eben die Welle von B_0 nach A_3 gelangt. Auch von A_1 und A_2 breiten sich Kugelwellen aus, doch fangen diese Punkte später an zu schwingen, da sie erst zu einer um τ resp. 2τ späteren Zeit getroffen werden. Die Kugelwellen um A_1 erfüllen eine Kugel mit dem Radius $2v_1\tau = A_3B_1$, diejenigen um A eine Kugel mit dem Radius $v_1\tau = A_3B_2$ in dem Momente, wenn S_1 in A_3 ankommt. In Figur 17 sind diese drei Kugelwellen gezeichnet. Jetzt konstruieren wir die äußere Enveloppe, die durch den Punkt A_3 gehen muß, der ja ebenfalls zur Wellenfläche gehört; diese Enveloppe stellt die Wellen-

fläche dar, und wenn man auf diese von den sekundären Erregungspunkten $A_0A_1A_2A_3$ die Normalen fällt, so erhält man die Punkte $A_0'A_1'A_2'A_3'$. Die Geraden A_0A_0', A_1A_1', A_2A_2' stellen dann die reflektierten Strahlen dar. Diese bilden mit dem Einfallslote ebenfalls den Winkel φ und liegen in derselben Ebene, wie die einfallenden Strahlen. Dies folgt sofort aus der Betrachtung der kongruenten Dreiecke $A_0A_3A_1'$ und $A_0A_3B_0$. Daher das Reflexionsgesetz: Die reflektierten Strahlen bilden mit dem Einfallslote denselben Winkel wie die einfallenden und liegen in der durch das Lot und die einfallenden Strahlen gebildeten Ebene (Einfallsebene).

Die Punkte $A_0A_1A_2A_3$ senden aber auch in das zweite Medium Kugelwellen, jedoch mit der Geschwindigkeit v_2 aus. Wir wollen etwa, um die Ideen zu fixieren, annehmen, daß v_2 kleiner als v_1 sei. Die Kugelwellen um $A_0A_1A_2$ sind resp. mit den Radien $3v_2\tau$, $2v_2\tau$, $v_2\tau$ geschlagen und jeder Radius ist im selben Verhältnis kleiner, wie der entsprechende im ersten Medium (Fig. 18).

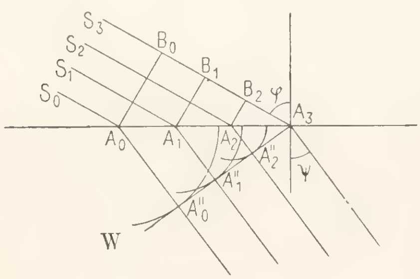


Fig. 18.

Konstruiert man die Enveloppe, so erhält man im zweiten Medium die Wellenfläche A_3W, deren Normalen, die von den Punkten A_0, A_1, A_2 auf sie gefällt sind, die Richtung der Strahlen im zweiten Medium angeben. Sie bilden mit dem Einfallslot einen anderen Winkel ψ, als die einfallenden Strahlen, liegen aber auch in der Einfallsebene.

Betrachten wir die Dreiecke $A_3A_0B_0$ und $A_3A_0A_0''$, so erhalten wir für den Sinus des Einfallswinkels:

$$54)\qquad \sin\varphi = \frac{A_3\ B_0}{A_0\ A_3},$$

und für den Sinus des „Brechungswinkels" ψ:

$$55)\qquad \sin\psi = \frac{A_0A_0''}{A_0\ A_3};$$

also:

$$56)\qquad \frac{\sin\varphi}{\sin\psi} = \frac{A_3\ B_0}{A_0''A_0}.$$

Nun ist aber A_3B_0 nach der obigen Darlegung gleich $3v_1\tau$, während A_0A_0'' gleich $3v_2\tau$ ist, also ist endgültig:

$$57)\qquad \frac{\sin\varphi}{\sin\psi} = \frac{v_1}{v_2} = \text{const.}$$

Das ist das Snelliussche Brechungsgesetz: das Verhältnis zwischen dem Sinus des Einfallswinkels und dem Sinus des Brechungswinkels ist konstant, nämlich gleich dem Verhältnis der Fortpflanzungsgeschwindigkeiten; dieses letztere Verhältnis wird als Brechungsquotient bezeichnet.

Ist der Brechungsquotient, d. h. die Fortpflanzungsgeschwindigkeit von der Wellenlänge abhängig, so haben wir nach Abschnitt 5 die Erscheinung der „Dispersion" vor uns. Dieser Name wird jetzt erklärlich, indem dann zu gleichen Einfallswinkeln φ für verschiedene Wellenlängen verschiedene Brechungswinkel ψ gehören. Die vor der Brechung aus einer Richtung ankommenden Strahlen werden nach derselben nach verschiedenen Richtungen gebrochen, d. h. „zerstreut" oder „dispergiert". Beim Lichte tritt diese Erscheinung bekanntlich z. B. beim Durchgange der Lichtwellen durch ein Prisma auf.

10. Polarisation von Wellen. Die Transversalwellen unterscheiden sich noch in einem sehr wichtigen Punkte von den Longitudinalwellen. Bei den letzteren ist nämlich durch die Angabe, daß die Verschiebung jedes Teilchens parallel der Fortpflanzungsrichtung erfolgen soll, die Richtung der Verschiebung vollkommen bestimmt; nicht dagegen bei Transversalwellen durch die Forderung der Transversalität. Pflanzen sich z. B. Transversalwellen parallel der x-Richtung fort, so ist durch die Forderung der Transversalität nur gesagt, daß die Verschiebung der schwingenden Teilchen in Parallelebenen zu yz-Ebene vor sich gehen soll. Ueber die Schwingung der Teilchen in dieser Ebene ist aber weiter nichts ausgesagt. Dieser Frage wollen wir nun jetzt näher treten, sie hat besonders für die Lichtwellen eine große Bedeutung.

Die Schwingungen der das Licht aussendenden Teilchen sind außerordentlich unregelmäßig, was verständlich wird, wenn man bedenkt, ein wie komplizierter Prozeß das Leuchten einer Flamme ist. Man kann daher nicht voraussetzen, daß diese Teilchen in der zur Fortpflanzungsrichtung senkrechten Ebene einfache sinusförmige Schwingungen ausführen, sondern man muß annehmen, daß die Bewegungen komplizierte Funktionen der Zeit sind, namentlich da

die Teilchen in jeder Sekunde viele Male durch Zusammenstöße mit anderen Teilchen gestört werden. Während wir einen Lichteindruck empfangen, sind viele Millionen Schwingungen ganz unregelmäßiger Art schon abgelaufen. Man kann, wenn wir die x-Achse als Fortpflanzungsrichtung nehmen, für die Bewegung z. B. in der yz-Ebene nicht einfach ansetzen:

$$58)\quad \begin{cases} \eta = A\cos\dfrac{2\pi t}{T}, \\ \zeta = B\cos\left(\dfrac{2\pi t}{T} + \delta\right); \end{cases}$$

sondern hat ganz allgemein anzusetzen:

$$\eta = F_1(t)\,;\; \zeta = F_2(t).$$

Nach dem Fourierschen Theorem können wir diese beiden Funktionen in folgender Weise darstellen:

$$59)\quad \begin{aligned} \eta &= \sum_{\nu}^{1,\infty} A_\nu \cos\left(\frac{2\pi t}{T_\nu} + \delta_\nu'\right) + \sum_{\nu}^{1,\infty} B_\nu \sin\left(\frac{2\pi t}{T_\nu} + \delta_\nu''\right), \\ \zeta &= \sum_{\nu} C_\nu \cos\left(\frac{2\pi t}{T_\nu} + \delta_\nu'''\right) + \sum_{\nu} D_\nu \sin\left(\frac{2\pi t}{T_\nu} + \delta_\nu''''\right). \end{aligned}$$

Wenn ein Teilchen ruhig ausschwingen könnte, so würden die Größen $A_\nu B_\nu C_\nu D_\nu$ δ_ν konstant sein; da aber nach einigen Schwingungen wieder ein Zusammenstoß mit anderen Teilchen erfolgt, so beginnt nach dem Zusammenstoß eine andere Art der Schwingungen, d. h. die obigen Größen ändern sich sprungweise, bleiben konstant bis zum nächsten Zusammenstoß, ändern sich wieder sprungweise und so fort. Während der Zeitdauer, die notwendig ist, um unserem Auge den Lichteindruck zu verschaffen, passiert das viele Male. Wenn man nun die Bahnkurve des Teilchens gemäß (59) darstellen will, so würde man ein sehr unregelmäßiges Gebilde erhalten, das man vielleicht annähernd so beschreiben kann: Die Bahn ist eine Ellipse, deren Achsen fortwährend ihre Größen und Richtungen in unregelmäßiger Weise verändern. Eine solche Bahn ist in Figur 19 zu zeichnen versucht.

Durch den Punkt M hat man sich senkrecht zur Zeichenebene die Fortpflanzungsrichtung zu denken; man sieht, daß bei dieser Schwingungsart im Mittel um den Strahl herum alles symmetrisch ist — nur das Mittel gelangt wegen der Länge der Beobachtungszeit zur Perzeption — keine der unendlich vielen durch den Strahl zu legenden Ebenen ist hinsichtlich der Schwingungsrichtung des Lichtes vor den anderen bevorzugt. Der Strahl hat rings um die Fortpflanzungsrichtung herum keinerlei „seitliche" Eigenschaften, keinerlei „Seitlichkeit". Derartige Schwingungen, ohne Vorzugsrichtung um den Strahl herum, nennt man „unpolarisierte" oder „natür-

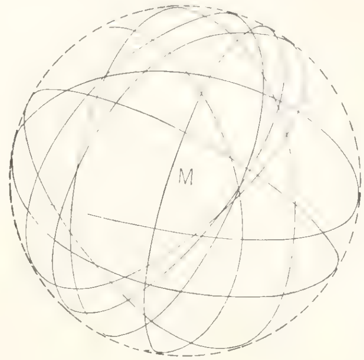


Fig. 19.

liche" Schwingungen. Diese Ausdrücke werden insbesondere auf das Licht angewendet, so wie es unsere Lichtquellen aussenden.

Longitudinalwellen können selbstverständlich eine Seitlichkeit überhaupt nicht zeigen, weil die Schwingungen in Richtung des Strahles vor sich gehen; da auch das natürliche Licht gemäß der Beobachtung keinerlei Seitlichkeit aufweist, so konnte man zunächst nicht entscheiden, ob das Licht aus Transversal- oder Longitudinalwellen besteht. Tatsächlich hat man bis zu Fresnel angenommen — was nach der akustischen Analogie nahe lag — das Licht bestehe aus Longitudinalwellen. Erst im Jahre 1808 entdeckte der französische Oberst Malus, daß unter bestimmten Umständen an Glasflächen reflektiertes Licht eine Seitlichkeit zeigte, und er nannte dieses Licht „polarisiert". Diese Beobachtung entschied mit einem Schlage, daß die Lichtwellen als Transversalwellen zu betrachten sind.

Polarisierte Schwingungen sind also im Gegensatz zu den bisher betrachteten, die ganz unregelmäßig um den Strahl herum verteilt sind, so daß keine Vorzugsrichtung zustande kommt, solche Schwingungen, bei denen die Schwingungsform zeitlich konstant ist. Eine derartige Schwingung haben wir in (58) bereits angesetzt: Die Amplituden A und B sowie die Phasendifferenz δ sind dann konstant. Derartige Verhältnisse können beim Lichte erzwungen werden durch Reflexion unter geeignetem Winkel an bestimmten Metall- oder Glasflächen (vgl. den Artikel „Lichtpolarisation"). Eliminieren wir aus (58) die Zeit, so finden

wir als Bahnkurve in jeder senkrecht zum Strahl liegenden Ebene:

$$60)\quad \frac{\eta^2}{A^2} + \frac{\zeta^2}{B^2} - \frac{2\cos\delta}{A\,B}\,\eta\,\zeta = \sin^2\delta,$$

d. h. die Bahn ist eine Ellipse. Durch eine derartige Schwingungsform sind in der Tat um den Strahl herum zwei Richtungen ausgezeichnet in der yz-Ebene: Die Richtungen der kleinen und großen Ellipsenachse. Wegen des Auftretens dieser Seitlichkeit heißen diese Wellen, eben nicht sehr glücklich, polarisiert, und zwar speziell in dem Falle der Gleichung (60) elliptisch polarisiert. Elliptisch polarisiertes Licht tritt also auf, wenn die beiden Komponenten η und ζ ungleiche Amplituden und eine Phasendifferenz δ haben, die von 0 verschieden ist. Man kann dies erzielen, wenn man natürliches Licht an einer Metallfläche reflektieren läßt. Dann lehrt die Metalloptik, daß die Schwingungen parallel der Einfallsebene gegenüber denen senkrecht der Einfallsebene eine Phasendifferenz erleiden. Speziell kann man es auch erzielen, daß gleichzeitig die Amplituden der beiden Komponenten gleich werden (B = A) und die Phasendifferenz $\delta = \pi/_2$ wird, dann geht Gleichung (60) über in den Spezialfall:

$$61)\quad \eta^2 + \zeta^2 = A^2,$$

d. h. die Schwingung ist kreisförmig und die daraus sich fortpflanzende Welle heißt „zirkular polarisiert".

Ist endlich die Phasendifferenz $\delta = 0$ oder π, so läßt sich (60) schreiben:

$$\left(\frac{\eta}{A} \pm \frac{\zeta}{B}\right)^2 = 0,$$

und das ist die Gleichung einer Geraden durch den Koordinatenanfangspunkt; das Teilchen schwingt dann geradlinig; die entsandte Welle heißt „geradlinig" oder „linear polarisiert". Beim Lichte erzielt man diesen einfachsten Zustand durch Reflexion an durchsichtigen Substanzen unter dem sogenannten Polarisationswinkel. Für diesen gilt das Brewstersche Gesetz, daß die trigonometrische Tangente des Polarisationswinkels gleich dem Brechungsexponenten ist.

Bisher betrachteten wir nur die Schwingungen eines Teilchens, d. h. den Vorgang in einer Ebene senkrecht zum Strahl. Nun pflanzen sich aber die elliptischen, zirkularen, linearen Schwingungen eines Teilchens wegen der endlichen Fortpflanzungsgeschwindigkeit in Wellen fort, d. h. die benachbarten Teilchen sind in ihrer Schwingung mehr und mehr verspätet, je weiter sie vom Ausgangspunkte entfernt sind. Bei elliptischen Schwingungen beschreiben alle Teilchen kongruente Ellipsen, nur befindet sich jedes Teilchen in einem bestimmten Momente an einer anderen Stelle. Bedeutet daher in Figur 20 EE die perspektivisch zu sehende Ellipse, die das erste erregende Teilchen P in der yz-Ebene

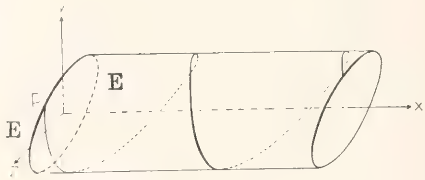


Fig. 20.

beschreibt, ist ferner x die Fortpflanzungsrichtung, so haben wir einen elliptischen Zylinder parallel der x-Achse zu konstruieren, der die Ellipse EE als Grund- und Gegenfläche hat. Verbinden wir jetzt in einem bestimmten Augenblicke alle schwingenden Teilchen miteinander, ähnlich wie es in Figur 3 geschehen ist, so bilden sie auf dem Zylinder eine Schraubenlinie, da die in gleichen Abständen aufeinander folgenden schwingenden Punkte um das gleiche Stück in ihrer Phase verspätet sind.

Genau so ist es natürlich mit dem zirkularpolarisierten Lichte, nur ist der Zylinder, auf dem die Schraubenlinie zu konstruieren ist, ein Kreiszylinder. Beim linearpolarisierten Lichte endlich haben wir eine bestimmte Ebene durch den Strahl, in der die lineare Schwingung liegt (Fig. 21).

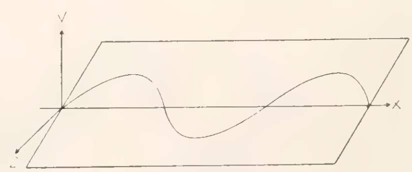


Fig. 21.

Wegen der Details sei nochmals auf den Artikel „Lichtpolarisation" verwiesen.

11. Energetik der Wellenbewegung. Eine Welle entsteht durch das Zusammenwirken einer großen Zahl von Teilchen, deren jedes um eine bestimmte Ruhelage Schwingungen ausführt, die in der Phase gleichmäßig gegeneinander verschoben sind. Im Mittel bleibt jedes Teilchen an seinem Orte; es findet also kein Massentransport statt. Was dagegen durch die Wellenbewegung transportiert wird, ist die Energie. Betrachten wir etwa Figur 3. Dort wird das erste Teilchen durch einen äußeren Eingriff zum Schwingen gebracht und darin erhalten. Aber wie wir gesehen haben, geraten allmählich alle Teilchen in Schwingungen, so

daß nunmehr die vorher ruhenden Teilchen jetzt gleichfalls Energie besitzen.

Betrachten wir nun eine ebene Welle, die sich parallel der x-Achse fortpflanzt; an der Stelle x = 0 sei das Erregungszentrum; nach (7) können wir dann schreiben:

62) $$\xi = A \cos 2\pi \left(\frac{t}{T} - \frac{x}{\lambda}\right).$$

Darin möge ξ die Verschiebung eines Teilchens aus der Ruhelage bedeuten. Die Geschwindigkeit dieses Teilchens ist demnach:

63) $$\frac{d\xi}{dt} = -\frac{2\pi}{T} A \sin 2\pi \left(\frac{t}{T} - \frac{x}{\lambda}\right);$$

wird die Dichte des Mediums durch ϱ, ein Volumelement durch $dxdydz = d\tau$ bezeichnet, so ist die kinetische Energie eines Volumelementes:

64) $$\varrho d\tau \left(\frac{d\xi}{dt}\right)^2 = \varrho d\tau \cdot \frac{4\pi^2}{T^2} A^2 \sin^2 2\pi \left(\frac{t}{T} - \frac{x}{\lambda}\right),$$

und die kinetische Energie der Volumeinheit L:

65) $$L = \varrho \left(\frac{d\xi}{dt}\right)^2 = \varrho \frac{4\pi^2}{T^2} A^2 \sin 2\pi \left(\frac{t}{T} - \frac{x}{\lambda}\right).$$

In den meisten Fällen kommt es nur auf den Mittelwert der Energie während einer ganzen Periode T an. Diesen Mittelwert erhält man durch Integration der letzten Gleichung nach t von 0 bis T, und durch Division des Resultates mit T. Nennt man den Mittelwert der kinetischen Energie $\bar{L}$, so ist also:

$$\bar{L} = \frac{1}{T}\int_0^T L dt = \varrho \frac{4\pi^2}{T^2} A^2 \int_0^T \sin^2 2\pi \left(\frac{t}{T} - \frac{x}{\lambda}\right) dt.$$

Nach elementarer Rechnung ergibt sich daraus:

66) $$\bar{L} = \frac{1}{2} \varrho \frac{4\pi^2}{T^2} A^2.$$

Die gesamte Energie ist nun gleich Summe der kinetischen und potentiellen Energie, die beide im Mittel gleiche Werte haben. Also ist die mittlere Energie der Volumeinheit $\bar{E}$:

67) $$\bar{E} = \varrho \frac{4\pi^2}{T^2} A^2 = \varrho A^2 4\pi^2 n^2 = \varrho A^2 \nu^2,$$

wo ν die Frequenz $= 2\pi n$ ist.

Die mittlere Energie einer Welle ist also proportional der Dichte, dem Quadrate der Amplitude, und dem Quadrate der Schwingungszahl.

In engstem Zusammenhange mit der Energie steht die Intensität eines Tones oder einer Lichtquelle, wie sie Ohr und Auge wahrnehmen. Die Schallstärke sowie die Lichtstärke sind proportional der Energie der Schall- resp. Lichtwelle. Physikalisch wird daher z. B. die Lichtstärke gemessen, in dem die (in Wärme umgesetzte) Energie der Lichtwelle gemessen wird. Dieser physikalischen Energie ist auch die mit dem Auge wahrgenommene Helligkeit proportional, doch hängt dieselbe auch noch von den Eigenschaften des Auges ab; es ist dies sofort einleuchtend, wenn man an die total veränderte Beurteilung der Helligkeit durch einen Farbenblinden denkt. Zum Unterschiede von der physikalischen nennt man die mit dem Auge empfundene Helligkeit die „psychologische" Intensität. Genau ebenso ist es auch mit der Schallempfindung. Wir haben es hier nur mit der physikalischen Intensität zu tun; die vorhergehenden Bemerkungen sind nur zur Vermeidung von Mißverständnissen hinzugefügt worden.

Etwas anders als bei den soeben betrachteten elastischen Wellen liegen die Verhältnisse bei den elektrischen Wellen. Dort haben wir es ja nicht mit einer Verschiebung materieller Teilchen zu tun, sondern die elektrischen und magnetischen Kräfte breiten sich wellenförmig aus. Die Energie der Volumeinheit ist nach der Maxwellschen Theorie (vgl. den Artikel „Elektrodynamik"):

$$E = \frac{\varepsilon}{8\pi}\mathfrak{E}^2 + \frac{\mu}{8\pi}\mathfrak{H}^2.$$

Aendern sich $\mathfrak{E}$ und $\mathfrak{H}$ periodisch und bezeichnen wir ihre Mittelwerte durch übergesetzte Striche, so erhält man als mittlere Energie:

$$\bar{E} = \frac{1}{2}\left(\frac{\varepsilon}{8\pi}\bar{\mathfrak{E}}^2 + \frac{\mu}{8\pi}\bar{\mathfrak{H}}^2\right),$$

oder da die mittlere elektrische Energie gleich der mittleren magnetischen Energie ist (ebenso wie die mittlere kinetische und potentielle Energie gleich sind), so ist für elektrische Wellen:

68) $$\bar{E} = \frac{\varepsilon}{8\pi}\bar{\mathfrak{E}}^2.$$

Es ist also nach der elektrischen Auffassung die mittlere Energie proportional der Dielektrizitätskonstante des Mediums und dem Quadrate der elektrischen Kraft. Dies ist jedoch kein Widerspruch gegen die Gleichung (67). Denn man überzeugt sich leicht, daß beide Ausdrücke für die Energie dimensionsgleich sind.

Aus diesen Resultaten ergibt sich sofort folgendes:

Da für Kugelwellen die Amplitude $\frac{A}{r}$ ist, so ist die Intensität ceteris paribus proportional A^2/r^2, d. h. die Intensität, die von einer punktförmigen Er-

regungsstelle ausgeht, nimmt ab im Quadrate der Entfernung; entsprechend haben wir für Zylinderwellen wegen der Amplitude $A/\sqrt{r}$ eine Abnahme der Intensität umgekehrt wie die Entfernung. Dies gilt sowohl vom elastischen wie vom elektrischen Standpunkte aus. Diese Sätze gehören in der Lehre vom Lichte zu den elementarsten Erfahrungen; auf ihnen beruht z. B. die Möglichkeit einer Photometrie.

In der elektrischen Auffassung führt das Energieprinzip zu einer interessanten Deutung der Lichtstrahlen; diesen Begriff haben wir ja im Vorhergehenden vom Standpunkte der Wellenlehre einer Kritik unterzogen. Für elektrische Vorgänge ganz allgemein kann man das Energieprinzip folgendermaßen formulieren: Die in einem geschlossenen Raume befindliche elektromagnetische Energie kann sich nur dadurch ändern, daß durch die Oberfläche dieses Raumes ein Energiestrom eintritt. Dieser Energiestrom hat bei elektrischen Wellen nun die Richtung der Wellenfortpflanzung, d. h. des Strahles. Man bezeichnet daher den Vektor der Energieströmung direkt als den „Strahlvektor" und kann die Lichtstrahlen als die Bahnen der Energieströmung auffassen.

12. Signalgeschwindigkeit; Phasengeschwindigkeit; Gruppengeschwindigkeit. Zum Schlusse dieser kurzen Darlegung wollen wir den Begriff der Fortpflanzungsgeschwindigkeit v noch etwas näher gegenüber verwandten Begriffen abgrenzen.

Wir wollen die Figur 5 ins Auge fassen, an der wir die Fortpflanzung einer Störung erläutert haben. Wir griffen irgendeine Phase der Störung $f(t/T - x/\lambda)$ heraus, z. B. die zur Zeit 0 im Punkte $x = 0$ befindliche, und fragten, wann diese Phase sich an einer anderen Stelle x des Raumes wiederfindet. Daß wir dabei von der Phase 0 ausgingen, ist ganz nebensächlich; die Betrachtung hätte ebenso gut an eine andere Phase anknüpfen können. Das Wesentliche ist nur, daß die Fortpflanzungsgeschwindigkeit durch die Phase definiert ist. Deshalb nennt man korrekter die bisher als Fortpflanzungsgeschwindigkeit schlechthin bezeichnete Größe v die „Phasengeschwindigkeit".

Davon zu unterscheiden ist die sogenannte „Signalgeschwindigkeit". Man denke sich eine Schwingung gerade zur Zeit 0 beginnend und Wellen aussendend. Dann ist nach endlicher Zeit die Welle erst um ein endliches Stück vorgeschritten; die Stellen des Raumes, die weiter vom Erregungszentrum entfernt sind, sind noch in Ruhe (Fig. 22). Man kann also eine Stelle im Raume bezeichnen, die den ruhenden Teil vom bewegten Raumteil scheidet. Diese Stelle nennt man die „Wellenfront". In Figur 22 ist die Lage der Wellenfront zu zwei verschiedenen Zeiten gezeichnet, die durch die Benennung I und II charakterisiert sind. Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Wellenfront ist es, die als Signalgeschwindigkeit bezeichnet wird. Es ist dies die in Figur 22 zwischen

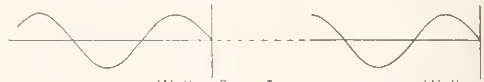


Fig. 22.

den beiden Lagen der Wellenfront befindliche Strecke, dividiert durch die zu dieser Verschiebung notwendige Zeit. Der Name Signalgeschwindigkeit ist leicht erklärlich; denn man kann nur mit einer Wellenfront z. B. Lichtsignale geben; mit einem kontinuierlichen Wellenzuge ist dies offenbar nicht möglich. Diese Unterscheidung ist für die Optik von fundamentaler Bedeutung, denn wie Sommerfeld zuerst gezeigt hat, ist die Signalgeschwindigkeit elektromagnetischer Störungen stets genau gleich der Lichtgeschwindigkeit im Vakuum, mag die Phasengeschwindigkeit einen Wert haben, welchen sie will.

Man könnte danach denken, daß man bei der Bestimmung der Lichtgeschwindigkeit (nach Fizeau, Foucault, Olaf Römer), wobei man Lichtsignale beobachtet, die Signalgeschwindigkeit erhalten müßte. Dies ist jedoch nicht der Fall, und zwar deshalb nicht, weil man es beim Lichte nie mit einer einzigen Wellenlänge, sondern stets mit einem Wellenbezirk von λ' bis λ'' zu tun hat. Diese beiden verschiedenen Wellenlängen haben nämlich verschiedene Phasengeschwindigkeiten, die wir mit v' und v'' bezeichnen wollen. Auf dieser Verschiedenheit der Geschwindigkeit beruht ja die Dispersion des Lichtes in den ponderablen Körpern.

Wir wollen nun einmal den Lauf einer solchen „Wellengruppe" durch das Medium verfolgen. Zur Zeit $t = 0$ an einer bestimmten Stelle ins Auge gefaßt, hat die Wellengruppe eine bestimmte Form, die durch die Superposition der beiden Schwingungen an dieser Stelle bedingt ist. Jede Einzelwelle wird nun starr nach rechts verschoben, aber die eine Welle mit der Geschwindigkeit v', die andere mit der Geschwindigkeit v''. Also muß sich die Form der Gruppe bei der Fortpflanzung ändern, da die Wellen sich ja gegeneinander verschieben.

Wir wollen diesen Sachverhalt jetzt analytisch ausdrücken. Die beiden Wellen mögen der Einfachheit halber die Amplitude 1 haben. Wir können dann ansetzen:

$$70)\quad \begin{cases} \xi_1 = \cos 2\pi\left(\frac{t}{T'} - \frac{x}{\lambda'}\right) \\ \xi_2 = \cos 2\pi\left(\frac{t}{T''} - \frac{x}{\lambda''}\right). \end{cases}$$

Wir wollen ferner annehmen, daß die Differenzen $\lambda'-\lambda''$, sowie $T'-T''$ sehr klein seien. Zunächst kann man (70) schreiben:

$$71)\quad \begin{cases} \xi_1 = \cos\frac{2\pi}{\lambda'}\left(\frac{\lambda' t}{T'} - x\right) = \cos\frac{2\pi}{\lambda'}(v't - x); \\ \xi_2 = \cos\frac{2\pi}{\lambda''}\left(\frac{\lambda'' t}{T''} - x\right) = \cos\frac{2\pi}{\lambda''}(v''t - x) \end{cases}$$

da $\frac{\lambda'}{T'} = v'$, $\frac{\lambda''}{T''} = v''$ nach Gleichung (9) sind. Setzen wir noch zur Abkürzung:

$$2\pi/\lambda' = l';\ 2\pi/\lambda'' = l'',$$

so haben wir endlich:

$$72)\quad \xi_1 = \cos l'(v't - x);\ \xi_2 = \cos l''(v''t - x).$$

Das Resultat der Superposition ist:

$$73)\quad \xi = \xi_1 + \xi_2 = 2\cos\left\{\frac{l'v' - l''v''}{2}t - \frac{l' - l''}{2}x\right\}.$$
$$\cos\left\{\frac{l'v' + l''v''}{2}t - \frac{l' + l''}{2}x\right\}.$$

Nach Voraussetzung sind l', l'' sehr nahe gleich, also auch v' und v''; der erste Faktor ist daher mit der Zeit langsam, der zweite rasch veränderlich. $\frac{l'v' + l''v''}{2}$ ist angenähert $l'v'$, $l' + l''$ angenähert $= l'$, also kann man schreiben:

$$75)\quad \xi = 2\cos\left\{\frac{l'v' - l''v''}{2}t - \frac{l' - l''}{2}x\right\}$$
$$.\cos l'(v't - x).$$

Der letzte Faktor stellt eine der ursprünglichen Wellen dar; aber die Amplitude

$$2\cos\left\{\frac{l'v' - l''v''}{2}t - \frac{l' - l''}{2}x\right\}$$

ist jetzt zeitlich langsam variabel, d. h. die Gestalt der Wellengruppe ändert sich. Fassen wir nun irgendein Merkmal der Gruppe ins Auge, so bietet sich dafür zwanglos das Maximum der Amplitude dar, das z. B. für $x = 0$ und $t = 0$ eintritt, d. h. das für $t = 0$ im Anfangspunkte liegt. Dasselbe ist an eine Stelle x fortgerückt zu einer späteren Zeit, t, so daß:

$$76)\quad \frac{l'v' - l''v''}{2}t = \frac{l' - l''}{2}x \text{ ist;}$$

also ist x/t die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der maximalen Amplitude; diese Größe nennt man „Gruppengeschwindigkeit“. Wir wollen sie durch v_g bezeichnen. Wir haben dafür aus (76):

$$77)\quad v_g = \frac{x}{t} = \frac{l'v' - l''v''}{l' - l''},$$

und, wenn man die Differenz zwischen l' und l'' unbegrenzt abnehmen läßt:

$$v_g = \frac{d(lv)}{dl};$$

setzen wir für l noch seinen Wert $2\pi/\lambda$ ein, so ist endgültig:

$$78)\quad v_g = \frac{d(v/\lambda)}{d(1/\lambda)} = v - \lambda\frac{\partial v}{\partial\lambda}.$$

Diese Formel rührt von Lord Rayleigh her; sie zeigt deutlich, daß die Gruppengeschwindigkeit stets dann verschieden von der Phasengeschwindigkeit ist, wenn letztere eine Funktion der Wellenlänge ist, d. h. wenn Dispersion vorhanden ist. Die Nichtbeachtung dieses Umstandes hat manchmal zu falschen Interpretationen der Beobachtung geführt.

Für die Biegungswellen eines Stabes ist z. B. nach Gleichung (28) die Phasengeschwindigkeit in folgender Weise von der Wellenlänge abhängig:

$$v = \frac{2\pi}{\lambda}\sqrt{\frac{E\Theta}{\varrho q}};$$

also ist

$$\frac{dv}{d\lambda} = -\frac{2\pi}{\lambda^2}\sqrt{\frac{E\Theta}{\varrho q}} = -v/\lambda.$$

Also ist die Gruppengeschwindigkeit in diesem Falle:

$$v_g = v - \lambda\frac{dv}{d\lambda} = 2v,$$

d. h. doppelt so groß, wie die Phasengeschwindigkeit. Es gibt übrigens auch Fälle, in denen die Gruppengeschwindigkeit negativ werden kann.

13. Dopplersches Prinzip. Im Jahre 1842 hat der Physiker Doppler ein Prinzip ausgesprochen, das für die ganze Physik von großer Bedeutung geworden ist. Dieses Prinzip, dessen genauere Formulierung wir weiter unten geben werden, sagt im wesentlichen aus, wenn wir es einmal für Schallwellen spezialisieren, daß die Tonhöhe einer Schallquelle sich ändert, wenn der Beobachter und die Schallquelle gegeneinander bewegt sind. Der exakte Beweis dieses Gesetzes würde viel zu umfangreiche Rechnungen erfordern, weshalb wir uns hier damit begnügen werden, es plausibel zu machen.

In der Figur 23 sind eine Schallquelle und ein Beobachter in fester Entfernung angenommen. Der ganze Abstand ist mit

Wellen angefüllt, von denen in der Sekunde n am Beobachter vorbeiziehen, wenn n die Schwingungszahl der Welle ist. Denken wir die in der Figur gezeichnete Wellenreihe

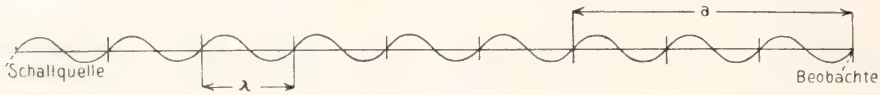


Fig. 23.

erstarrt, so wird natürlich auch das Ohr des Beobachters nicht mehr von Wellen getroffen. Dies ist aber sofort wieder der Fall, wenn der Beobachter sich in der Richtung des Pfeiles mit der Geschwindigkeit a auf die Schallquelle zu bewegt. Wieviel Wellen treffen dann in der Sekunde sein Ohr? Offenbar soviel, als auf dem Wege von der Länge a liegen. Da auf eine Strecke von der Größe v gemäß Gleichung (9) n Wellenlängen kommen, so entfallen auf die Längeneinheit n/v Wellen, also auf eine Strecke von der Größe a offenbar an/v Wellen. Heben wir jetzt die gedachte Erstarrung des Wellenzuges auf, so treten zu diesen Wellen noch n in der Sekunde hinzu, so daß die Gesamtzahl der sekundlich von dem Beobachter wahrgenommenen Schwingungen $(n + na/v)$ ist. Wir haben also, wenn wir diese Gesamtzahl durch N bezeichnen:

$$79)\qquad N = n(1 + a/v)$$

D. h. also: der Ton erscheint dem Beobachter erhöht. Entfernt sich umgekehrt der Beobachter von der Schallquelle, so ist in der Formel a einfach negativ zu nehmen; der wahrgenommene Ton erniedrigt sich.

Eine ähnliche Ueberlegung kann man anstellen, wenn der Beobachter in Ruhe bleibt und die Schallquelle sich mit der Geschwindigkeit a′ auf ihn zu bewegt. Wir lassen hier nur das Ergebnis folgen. Die Anzahl N von Schwingungen, die jetzt pro Sekunde sein Ohr treffen, ist:

$$80)\qquad N = \frac{n}{1 - a'/v}.$$

Ist a′ positiv, d. h. nähert sich die Schallquelle dem Beobachter, so erhöht sich der Ton, entfernt sich die Quelle vom Beobachter, so erniedrigt er sich. Wirken endlich beide Umstände zusammen, d. h. haben Beobachter und Schallquelle resp. die Geschwindigkeiten a und a′, so erhalten wir die kombinierte Gleichung:

$$81)\qquad N = n\frac{1 + a/v}{1 - a'/v}.$$

Es mag hier noch einmal betont werden, daß diese Darlegung kein Beweis ist; ein exakter Beweis des Dopplerschen Prinzips ist von Voigt entwickelt worden. Ferner sei betont, daß diese Darlegungen sich natürlich keineswegs auf Schallwellen beschränken, sondern für alle Wellenbewegungen gelten. Nur ganz kurz können wir hier die Bedeutung des Dopplerschen Prinzips für die ganze Physik streifen.

Von seiner Gültigkeit in der Akustik hat man im täglichen Leben Gelegenheit sich zu überzeugen; der Ton einer am Beobachter vorbeifahrenden pfeifenden Lokomotive schlägt plötzlich um, wenn sie gerade am Beobachter vorbeipassiert. Denn unmittelbar vorher nähert sich die Schallquelle dem Ohre, unmittelbar nachher entfernt sie sich davon, so daß der Kontrast selbst ungeübten Ohren auffällig ist. In dieser Weise ist in der Tat auch zuerst die Gültigkeit des Dopplerschen Prinzips von Buys-Ballot bestätigt worden. Doch ist seine Bedeutung für die Akustik geringfügig verglichen mit derjenigen, die das Prinzip in der Optik, speziell für die Astrophysik erlangt hat. Betrachten wir einen Stern, der ein diskontinuierliches Spektrum hat, dessen Linien also an ganz bestimmten Stellen des Spektrums liegen. Wenn dieser Stern seine Entfernung relativ zur Erde nicht ändert, so müssen seine Spektrallinien an denselben Stellen liegen, wie die Linien desselben irdischen Stoffes. Ist dagegen der Stern relativ zur Erde bewegt, so muß nach dem Dopplerschen Prinzip eine Verschiebung der Linien eintreten, da die ins Auge des Beobachters pro Sekunde gelangende Schwingungszahl verändert wird. Nähert sich der Stern, so tritt eine Erhöhung der Schwingungszahl, also eine Verschiebung der Spektrallinie nach dem violetten Ende des Spektrums auf. Umgekehrt läßt eine Verschiebung der Linien nach dem roten Ende zu auf eine Entfernung der Lichtquelle schließen. Man hat in der geschilderten Weise in der Tat Sterngeschwindigkeiten zu bestimmen vermocht. Bei manchen Sternen zeigte sich merkwürdigerweise, daß die beobachteten Linien manchmal nach dem roten, manchmal nach dem blauen Ende des Spektrums verschoben waren; dies Verhalten zeigten vor allem die Sterne, die veränderliche Helligkeit besitzen, und die von den Astronomen unter dem Namen „Veränderliche“ zusammengefaßt werden. Diese Sterne zeigen einen Helligkeitswechsel, der sich in regelmäßigen Zeitabschnitten wiederholt. In Verbindung mit dem eben beschriebenen Verhalten der Linienverschie-

bung läßt sich dies Verhalten dadurch erklären, daß dieser Stern einen unsichtbaren Begleiter hat, der um ihn gravitiert und ihn periodisch mehr oder weniger verdunkelt. Mit anderen Worten: derartige Sterne erweisen sich mit Hilfe des Dopplerschen Prinzips als Doppelsterne. Zu dieser Klasse von Sternen gehört z. B. der früher für einfach gehaltene Fixstern α Virginis. Auch für die Physik der Moleküle ist das Dopplersche Prinzip von großer Bedeutung geworden, seit es Stark gelungen ist, zu zeigen, daß die leuchtenden Kanalstrahlen in Vakuumröhren den Dopplereffekt zeigen. Es lassen sich daraus tiefgehende Schlüsse über die Natur der leuchtenden Teilchen ziehen, wofür der Leser auf die Artikel „Kanalstrahlen" und „Anodenstrahlen" verwiesen sei.

Endlich hat das Dopplersche Prinzip noch in manchen Fällen Aufklärung gebracht über die Breite und Intensitätsverteilung einer einzelnen Spektrallinie. Diese sind ja nie unendlich schmal, sondern besitzen selbst in sehr verdünnten Gasen eine endliche Breite. Dies wird nach dem Dopplerschen Prinzip verständlich, wenn man bedenkt, daß die leuchtenden Teilchen in einem Gase ja nicht in Ruhe sind, sondern nach den Anschauungen der kinetischen Gastheorie in lebhafter Bewegung mit erheblicher Geschwindigkeit begriffen sind. Es muß also zu jeder Geschwindigkeitskomponente im Visionsradius eine andere Wellenlänge gehören, und diese alle zusammen bilden erst die wirkliche Spektrallinie. Auch die Intensitätsverteilung in der Linie muß nach dieser Auffassung eine ganz bestimmte sein. Es scheint nach neueren Untersuchungen von Koch, daß wirklich eine Anzahl von Linien existiert, die genau die dem Dopplereffekt entsprechende Intensitätsverteilung haben. Doch stehen die betreffenden Versuche noch im Anfangsstadium, so daß noch kein großes Material vorliegt, dessen Beschaffung aber nur eine Frage der Zeit ist.

Literatur. *Von zusammenfassenden Werken, in denen die Wellenlehre behandelt ist, seien folgende genannt:* ***Chwolson,*** *Lehrbuch der Physik, Bd. II.* — ***Müller-Pouillet,*** *Lehrbuch der Physik, Bd. I, 2. Teil.* — ***Lord Rayleigh,*** *Theorie des Schalles.* — ***H. Starke,*** *Allgemeine Wellenlehre.* — ***J. Zenneck,*** *Elektrische Wellen und drahtlose Telegraphie (Speziell für elektrische Wellen).* — ***C. Schaefer,*** *Einführung in die Maxwellsche Theorie, V. Kap. (Ebenfalls für elektrische Wellen).*

Die Theorie der Lichtwellen ist behandelt, besonders auch Beugung und Huygenssches Prinzip in folgenden Werken: Handbuch der Physik Herausgegeben von Winkelmann, VI. Band. — ***G. Kirchhoff,*** *Vorlesungen über math. Optik.* — ***P. Drude,*** *Lehrbuch der Optik.* — ***Ch. E. Curry,*** *Electromagnetic Theory of Light, I. Bd.*

C. Schaefer.

Wellenfurchen.

Durch Wind oder bewegtes Wasser auf dem Untergrunde hervorgebrachte wellenartige Unebenheiten. So redet man von Wellenkalk, -dolomit, -sandstein (vgl. die Artikel „Schichtung", „Meer", „Atmosphäre. Geologische Bedeutung").

Weltäther.

1. Begriff des Weltäthers. 2. Der Weltäther ist kein materieller Stoff. 3. Der elektrische und der magnetische Zustand des Weltäthers. 4. Elektromagnetische Wellen. 5. Die Trägheit der Materie als Wirkung des Aethers. 6. Die Gravitation. 7. Das Prinzip der Relativität.

1. Begriff des Weltäthers. Der leere Raum, der die Atome und Moleküle der greifbaren Materie umgibt, tritt selber bei allen physikalischen Vorgängen mit in Aktion. Er ist also ebensogut, wie die Materie selbst, ein Objekt der physikalischen Forschung und Träger bestimmter Zustände und Eigenschaften, kurz er ist eine „Substanz" im philosophischen Sinne des Worts. Um dies deutlich zum Ausdruck zu bringen und den leeren Raum oder das Vakuum als ein physikalisches Objekt zu bezeichnen, nennen wir ihn „Weltäther".

Der Vorgang, von dem man am längsten weiß, daß er sich wirklich im leeren Raum abspielt, ist die Lichtstrahlung. So kommt die Energie, die der Erde von der Sonne geliefert wird, die Erhalterin alles Lebens und aller Bewegung, durch den leeren Weltraum zu uns, sie wird uns also durch Vorgänge im Weltäther übermittelt. Daß die Energie des Lichtes nicht etwa, wie es Newton für wahrscheinlich hielt, durch kleine Korpuskeln übertragen wird, die die Lichtquelle ausschleudert und die das Vakuum mit kolossaler Geschwindigkeit durcheilen, bis sie auf einen bestrahlten Körper treffen und ihm ihre Bewegungsenergie abgeben, sondern daß vielmehr das Vakuum selber bei der Lichtübertragung in Tätigkeit tritt, geht aus mehreren Tatsachen auf das deutlichste hervor. Erstens folgt es schon daraus, daß die Geschwindigkeit des Lichts im Vakuum absolut konstant ist, nämlich 300 000 km/sec. Es wäre undenkbar, daß

ausgeschleuderte Partikelchen immer genau dieselbe Geschwindigkeit hätten. Zweitens beweisen die Erscheinungen der Interferenz und der Beugung des Lichtes ganz direkt, daß das Licht nicht aus einzelnen unzusammenhängenden Projektilen besteht, sondern daß es ein wellenartiger Vorgang in einem kontinuierlichen Medium, nämlich im Weltäther, ist.

Damit ist die wissenschaftliche Forschung vor ein Problem gestellt, dessen Lösung beim ersten Anblick kaum möglich zu sein scheint, nämlich vor das Problem, die Natur der Aetherzustände für sich zu erforschen, in deren periodischem Wechsel das Licht besteht, mit anderen Worten: das Licht in ähnlicher Weise auf elementare Aethervorgänge zurückzuführen, wie man den Schall auf elementare mechanische Vorgänge in der Luft, nämlich auf periodische Bewegungen und Druckschwankungen zurückführt. Ebenso, wie man über den Luftdruck für sich und über Luftströmungen für sich Experimente anstellen kann, um die Gesetze ihrer Abhängigkeit voneinander ganz unabhängig von den Schallwellen zu erforschen, ebenso muß verlangt werden, daß wir auch mit den elementaren Aetherzuständen für sich ohne Zusammenhang mit dem Licht experimentieren und die allgemeinen Gesetze der Physik der Aethervorgänge erforschen können. Und weiter: ebenso, wie man aus den genau bekannten allgemeinen Gesetzen der Physik der Luft die speziellen Gesetze der periodischen Vorgänge, also des Schalls, auf rein mathematischem Wege ableiten kann, ebenso müssen wir verlangen, daß sich die Gesetze der Optik aus den allgemeinen Gesetzen der Aetherphysik als Spezialfall herleiten lassen.

2. Der Weltäther ist kein materieller Stoff. Die sehr weitgehende Analogie zwischen den Gesetzen der Lichtwellen und den Gesetzen der Schallwellen, führte zuerst, als man sich das eben genannte Problem stellte, zu der Vermutung, daß der Aether die gleichen Zustände annehmen könne, wie irgendein materieller Stoff, nämlich den Zustand elastischer Spannung und den Zustand der Bewegung. In Ermangelung einer direkten Kenntnis der elementaren Aethervorgänge stellte deswegen Fresnel die Hypothese auf, daß die Lichtwellen aus schwingenden Bewegungen eines elastischen Weltäthers bestünden, so wie die Schallwellen Schwingungen der elastischen Luft sind.

Gegen diese Hypothese eines elastischen Weltäthers ließen sich aber schon von Anfang an manche sehr schwerwiegenden Bedenken geltend machen, deren Berechtigung im Lauf der Zeit durch Experimente immer sicherer nachgewiesen worden ist. Wenn der Weltäther nichts anderes ist, als das Vakuum, das übrig bleibt, wenn wir alle Moleküle der greifbaren Materie aus einem Raumgebiet entfernen, so muß es in seiner Natur liegen, daß man ihn selber nicht aus diesem Raum entfernen kann, daß man also auch nicht Stücke von ihm abtrennen kann, um sie in besondere Gefäße zu tun, sie abzuwägen und sonst nach den Methoden der Chemie zu untersuchen. Es ist demnach von vornherein klar, daß der Weltäther im wahrsten Sinne des Wortes unwägbar ist und daß er nicht zu den Stoffen gehört, mit denen sich die Chemie beschäftigt. Es ist nun aber weiterhin durch viele Experimente sicher gestellt, daß es überhaupt nicht möglich ist, durch bewegte materielle Körper Aether mitzunehmen, ihn von einer Stelle des Raumes nach einer anderen zu überführen, mit anderen Worten: ihn in Bewegung zu bringen. Man müßte nämlich eine Bewegung des Aethers sehr wohl nachweisen können, wenn man ein Lichtstrahlenbündel beobachtet, das die Stelle der Bewegung passiert. Das Strahlenbündel müßte durch die Bewegung etwas aus seiner Bahn abgelenkt werden. Aber man hat mit den subtilsten Messungen in der Nähe äußerst schnell bewegter materieller Körper niemals auch nur eine Spur einer solchen Wirkung wahrnehmen können. Abgesehen hiervon beweist die Bewegung der Erde und der Planeten, die sicher schon seit Jahrtausenden ungeändert geblieben ist, daß diese Körper bei ihrer Bewegung durch den Weltäther hindurch keinen Widerstand erfahren, was unbedingt der Fall sein müßte, wenn der Aether mitgerissen würde. Hieraus geht hervor, daß Weltäther und Atome gegeneinander nicht undurchdringlich sein können. Auf den Weltäther sind also die beiden fundamentalen Begriffe der Physik der Materie, Undurchdringbarkeit und Beweglichkeit, nicht anwendbar, er ist absolut ungreifbar und unbeweglich. Daß man danach auch von einer Elastizität des Weltäthers nicht reden kann ist klar; denn da sich seine Teile nicht gegeneinander verschieben lassen, kann er auch nicht deformiert werden, wie ein greifbarer elastischer Körper. Der Weltäther ist kein materieller Stoff.

Es sei hier hervorgehoben, daß diese Aussagen über die Natur des Weltäthers nicht etwa durch spekulative Betrachtungen gewonnen sind, sondern daß eine ganze Anzahl experimenteller Erfahrungen zu ihnen geführt haben. Sie sind auf diese Weise genügend sicher gestellt, und H. A. Lorentz konnte auf ihnen seine berühmte Theorie der optischen und elektrischen Erscheinungen in bewegten Körpern aufbauen (Literatur 1), die dann die Grundlage für alle weiteren Forschungen geworden ist.

Es ist allerdings nicht leicht, den Begriff einer im Raum existierenden Substanz zu bilden, die gleichwohl keine Materie ist, und es gibt manche Theoretiker, die es für richtiger halten, zu sagen: Es gibt keinen Weltäther. Indessen hat noch keiner von ihnen darüber eine Aufklärung gegeben, was für eine Theorie dann an die Stelle der Wellentheorie des Lichtes zu treten habe. Erkennen wir aber diese Theorie an, so ist es eine Forderung der einfachsten Logik, daß wir uns den Begriff eines Trägers der periodisch veränderlichen Zustände im Lichtstrahl bilden (Literatur 2). Ob wir diesen Träger nun Vakuum oder Weltäther oder noch irgendwie anders benennen wollen, ist gleichgültig; wir werden wohl gut tun, den Namen Weltäther, der sich seit langem eingebürgert hat, beizubehalten.

3. Der elektrische und der magnetische Zustand des Weltäthers. Der erste Forscher der gezeigt hat, daß es noch außer unseren Kenntnissen von der Natur des Lichtes experimentelle Erfahrungen gibt, die uns zu bestimmten Aussagen über die physikalische Beschaffenheit des Vakuums führen können, war J. Cl. Maxwell. Er baute seine Theorie auf den grundlegenden Experimentaluntersuchungen Faradays auf, des Begründers der modernen Elektrizitätslehre. Schon Faraday selber wurde bei seinen Experimenten von ähnlichen Vorstellungen geleitet, wie die, deren vollkommener Ausdruck die Maxwellsche Theorie ist.

In der Elektrizitätslehre tritt das Vakuum auf als Vermittler von Kraftwirkungen zwischen geladenen Körpern. Wir beobachten beispielsweise, daß ein positiv und ein negativ elektrisch geladener Körper, beide eine Zugkraft erfahren in der Richtung ihrer Verbindungslinie, gleich als ob sie durch eine unsichtbare gespannte Gummischnur miteinander verbunden wären, und zwar wirkt die Kraft sicher auch dann, wenn sich die Körper in einem vollkommenen Vakuum befinden. Die Rolle der eben fingierten, an beiden Körpern ziehenden Gummischnur, spielt also in Wirklichkeit das Vakuum, der Weltäther. Ist das aber so, dann muß der Weltäther, der an den beiden Körpern zieht, selber einen besonderen Zustand haben, der sich in der beobachteten Kraftwirkung äußert. Wir nennen diesen Zustand, indem wir leise die Analogie zu der vorhin fingierten elastisch gespannten Gummischnur andeuten, die elektrische Spannung im Weltäther. Natürlich ist die Analogie unvollständig, da ja der Weltäther keine Materie ist. Man kann beispielsweise den Zustand der elektrischen Spannung nicht am Aether selber wahrnehmen, so wie man die elastische Spannung der Gummischnur schon an den Veränderungen erkennen kann, die sie selbst durch die Deformation erfährt. Um den elektrischen Zustand des Weltäthers nachzuweisen und zu messen, müssen wir an die zu untersuchende Stelle ein kleines elektrisch geladenes Prüfkörperchen einführen und die Kraft beobachten, die es erfährt.

Außer dem elektrischen Zustand gibt es noch einen zweiten, davon ganz verschiedenen Zustand, den der Aether annehmen kann, nämlich den magnetischen. Er ist ebenso präzise definiert und ebenso genau meßbar, wie der elektrische. Man hat zu seiner Untersuchung als Prüfkörperchen entweder einen kleinen Magneten oder eine kleine von einem elektrischen Strom durchflossene Spule zu nehmen. Der magnetische Zustand des Aethers wird immer da beobachtet, wo elektrische Ströme in der Nähe sind, d. h. bewegte elektrische Ladungen. Auch die Wirkung der Magnete erklärt man sich seit Ampère dadurch, daß man annimmt, die Moleküle des Magneten enthielten kleine Kreisströme, es rotierten z. B. in ihnen kleine elektrische geladene Partikelchen mit großer Geschwindigkeit.

Nach der Auffassung der Maxwellschen Theorie ist der tiefere Grund für das Auftreten des magnetischen Zustandes im Aether darin zu suchen, daß der elektrische Zustand nur dann von einer Stelle im Raum zu einer anderen übergehen kann, wenn ein besonderer Vorgang im Aether auftritt, der die Aenderungen der elektrischen Spannungen hervorruft. Das läßt sich leicht an einem Analogon aus der Mechanik verständlich machen. Wenn in einem materiellen Medium irgendwelche elastische Spannungen von einer Stelle auf eine andere übergehen, beispielsweise die mit einer Schallwelle verbundenen Ueberdrucke, so kann das nur in der Weise geschehen, daß ein besonderer Vorgang eintritt, der die Spannungsveränderungen besorgt, nämlich eine kleine Bewegung der Teilchen des materiellen Körpers, welche die mit der elastischen Spannung notwendig verbundene Deformation an der einen Stelle rückgängig macht und an der andern Stelle hervorruft. Nach der Maxwellschen Denkungsweise muß das in der Aetherphysik ähnlich so sein und wir haben uns zu denken, daß der Aethervorgang, der die Aenderungen der elektrischen Spannungen besorgt, sich durch die magnetischen Wirkungen zu erkennen gibt. Wir müssen uns danach vorstellen, daß in dem Leiter eines elektrischen Stromes jedes der zahllosen kleinen elektrisch geladenen Partikelchen, die in ihm wandern, von einem magnetischen Feld umgeben ist, das die mit dem Partikelchen verbundenen elektrischen Spannungszustände im umgebenden Aether gerade mit der richtigen Geschwindigkeit in der Richtung der Bewegung über-

trägt. Ohne dieses magnetische Feld wäre die Bewegung des Partikelchens unmöglich, denn es kann, während es selber vorwärts geht, nicht sein elektrisches Feld zurücklassen. Ehe das Partikelchen zu wandern beginnt, muß demnach irgendwie der notwendige magnetische Zustand des Aethers in Gang gebracht werden und er muß dann das Partikelchen auch fernerhin auf seiner Wanderung begleiten. Der magnetische Vorgang muß sich aber auch weit hinein in den Aether fortsetzen und nach ganz bestimmten Gesetzen in ihm geregelt sein, damit gerade nur die Uebertragung der wandernden kleinen elektrischen Felder das Resultat seiner Wirkung ist und nicht etwa noch andere elektrische Spannungsänderungen durch ihn hervorgerufen werden. Auch das kann man sich an einer mechanischen Analogie klar machen. Man denke sich an Stelle des Aethers ein Räderwerk, das aus einer ungeheuren Zahl ineinander greifender winziger Zahnräder zusammengesetzt ist. Wenn in irgendeinem kleinen Bereich ein Vorgang stattfindet, der die Rädchen dort in Bewegung bringt, so breitet sich die Rotation auf das ganze Räderwerk aus, denn sonst müßten an einer Stelle, wo rotierende und nicht rotierende Rädchen ineinander greifen, die Zähne schnell anwachsende Deformationen und Spannungen bekommen. Eine ganz bestimmte Gesetzmäßigkeit wird die Rotationsgeschwindigkeit der Rädchen so regulieren, daß in ihren Zähnen keine wachsenden Spannungen eintreten. Den durch solche Gesetze beherrschten Bewegungszustand des ganzen Räderwerkes könnten wir passend als eine stationäre Rotationsbewegung bezeichnen. In ähnlicher Weise verbreitet sich der magnetische Zustand von dem kleinen Bereich des wandernden elektrischen Feldes aus, das ihn veranlaßt, über sehr weite Gebiete im Aether und ganz bestimmte, uns genau bekannte Gesetze, regeln ihn in der Weise, daß er stationär verläuft. Da das weit ausgebreitete magnetische Feld mit der Wanderung der elektrischen Partikelchen somit in einem ursächlichen Zusammenhang steht, so gibt seine Stärke ein Maß an für den elektrischen Strom, den es umgibt. Die Meßinstrumente für den elektrischen Strom, die Ampèremeter, beruhen darauf, daß das den Strom umgebende magnetische Feld an einer bestimmten Stelle gemessen wird.

Die eben geschilderte Auffassung führt uns sofort zu der weiteren Frage: Auf welche Weise werden die magnetischen Zustände des Aethers in Gang gebracht? Auch hierauf geben die experimentellen Tatsachen uns die Antwort, wenn wir sie richtig zu deuten verstehen. Ich erinnere an den allgemein bekannten Induktionsapparat, der in der Weise arbeitet, daß in seinem Eisenkern ein starkes magnetisches Feld abwechselnd entsteht und aufhört. Wir müssen erwarten, daß sich an diesem Apparat feststellen läßt, wodurch das magnetische Feld in Gang gebracht wird und wodurch es wieder zum Verschwinden gebracht wird. Die Veränderungen des magnetischen Feldes im Induktionsapparat sind begleitet von eigentümlichen elektrischen Spannungen, die man die induzierten Spannungen nennt. Sie stehen offenbar mit den Aenderungen des magnetischen Feldes in einem ursächlichen Zusammenhang, in ihnen haben wir das zu sehen, was diese Aenderung hervorbringt. Es ist also ein gewisses elektrisches Feld, welches das Magnetfeld in Gang setzt, und ein anderes, dem ersten gerade entgegengesetzt gerichtetes elektrisches Feld, das es wieder aufhören macht. Wenn wir die beiden Pole der Sekundärspule des Induktionsapparates miteinander leitend verbinden, so rufen die mit den Aenderungen des magnetischen Feldes verbundenen Spannungen in der Spule einen elektrischen Strom hervor. Dasselbe wäre unmöglich zu erreichen durch die elektrischen Spannungen, die einen elektrisch geladenen Körper umgeben. Würden wir die Spule in die Nähe eines elektrisch geladenen Körpers bringen, so würde eine Influenzladung auftreten, aber unter keinen Umständen ein elektrischer Strom. Wir sehen daraus, daß die elektrischen Spannungen, die in der Umgebung des Eisenkerns im Induktionsapparat vorübergehend auftreten, wenn sich das magnetische Feld ändert, nach ganz anderen Gesetzen im Raum angeordnet sind, als die stationären elektrischen Spannungen, die die Umgebung eines geladenen Körpers erfüllen. In dem letzteren Fall sind die Spannungen des Aethers überall mit sich im Gleichgewicht, denn sonst könnte das Feld nicht konstant bleiben. Die Bedingung für das Gleichgewicht läßt sich streng mathematisch formulieren und kommt eben darauf hinaus, daß sie in einem in sich geschlossenen Leiter, der in das Feld hineingehalten wird, niemals einen Strom hervorrufen können. Wir sehen also, daß sich die im Induktionsapparat beobachteten elektrischen Felder von den stationären Feldern dadurch unterscheiden, daß ihre Spannungen nicht mit sich im Gleichgewicht sind. Ein solches Feld sucht ins Gleichgewicht zu kommen und bringt deswegen ein magnetisches Feld in Gang, welches gerade so verläuft, daß es eine Umänderung der elektrischen Spannungen herbeiführt, in dem Sinne, daß das elektrische Feld dem Gleichgewichtszustand näher kommt.

Es ist sehr leicht, sich das an einer einfachen mechanischen Analogie klar zu

machen. Die elastischen Spannungen in einem greifbaren Medium sind nur dann unveränderlich, stationär, wenn sie in sich im Gleichgewicht sind. Sonst rufen sie einen neuen Zustand des Körpers hervor, nämlich eine Bewegung. So ist beispielsweise ein Gas nur dann in Ruhe, wenn sein Druck überall konstant ist, das ist hier die Gleichgewichtsbedingung. Sind Druckunterschiede vorhanden, so bringen die nicht im Gleichgewicht befindlichen inneren Spannungen des Gases eine Bewegung, eine Strömung des Gases in Gang, und zwar geht diese Strömung so, daß sie die Druckunterschiede auszugleichen sucht.

Wir wollen uns die Vorgänge im Induktionsapparat noch etwas genauer vergegenwärtigen. Wird der Stromkreis der primären Spule geschlossen, so laden sich die beiden Enden der Spule im ersten Moment auf die Spannung der benutzten Batterie, ohne daß der Strom schon begonnen hat. Der Spannung an den Enden der Spule wird also im ersten Moment noch nicht das Gleichgewicht gehalten durch Spannungen, wie sie später beim stationären Strom infolge des sogenannten Leitungswiderstandes auftreten. Im ersten Moment haben wir demnach in der Umgebung der primären Spule ein elektrisches Feld, dessen Spannungen nicht in sich im Gleichgewicht sind. Man merkt das daran, daß sie in der sekundären Spule einen Strom hervorrufen, wenn man die Sekundärklemmen leitend verbindet. Diese elektrischen Spannungen bringen erst nach und nach das magnetische Feld und damit den elektrischen Strom, der nach dem oben gesagten erst durch die Existenz des magnetischen Feldes ermöglicht wird, in Gang. Und zwar wachsen Magnetfeld und elektrischer Strom so lange an, bis die durch den Leitungswiderstand des Drahtes hervorgerufenen Gegenspannungen gerade der Spannung der angelegten Batterie das Gleichgewicht halten, Von da an ist der Strom stationär, die Spannungen des Aethers sind im Gleichgewicht und man bekommt daher in der geschlossenen Sekundärspule keinen Strom mehr. Wenn darauf aber der Primärstrom unterbrochen wird, so geht in kurzer Zeit das magnetische Feld bis auf Null herunter, es entstehen dabei sehr hohe elektrische Spannungen, die nicht im Gleichgewicht sind, und die nun in dem Sinn verlaufen, daß sie das magnetische Feld zum Aufhören bringen. Man kann sich das an einer einfachen mechanischen Analogie klar machen. Man denke sich ein schweres Schwungrad, welches man dadurch in Bewegung bringt, daß man an einer Kurbel dreht, die mit dem Schwungrad durch Zahnräder gekoppelt ist. Beim Andrehen bringt die an der Kurbel angreifende Kraft in den Zähnen der Koppelung elastische Spannungen hervor, denen keine Gegenkraft das Gleichgewicht hält. Die Kraft bewirkt daher durch die Vermittelung dieser elastischen Spannungen eine allmählich beschleunigte Rotationsbewegung des Schwungrades, und zwar wächst die Rotationsgeschwindigkeit so lange an, bis die in den Achsenlagern auftretenden Reibungskräfte, die mit der Geschwindigkeit zunehmen, so groß geworden sind, daß sie gerade der an der Kurbel angreifenden Kraft das Gleichgewicht halten. Von da an ist die Bewegung stationär. Vergleichen wir die Kraft an der Kurbel mit der elektromotorischen Kraft der an den Induktionsapparat angelegten Batterie und die elastischen Spannungen der Zahnräder mit den elektrischen Spannungen in der Umgebung der Primärspule, so ist der Rotationszustand des Rades das Analogon zu dem magnetischen Zustand des Eisenkerns im Induktionsapparat, und der Reibungswiderstand der Achsenlager das Analogon zum Leitungswiderstand des Drahtes der Primärspule. Wird die Kurbel, nachdem eine recht schnelle Rotation in Gang gekommen ist, plötzlich durch eine eingeschobene Hemmung zum Stillstand gebracht, so entstehen in den Zahnrädern der Koppelung infolge des Trägheitswiderstandes des Schwungrades ganz gewaltige kurzandauernde Spannkräfte, die nötig sind, um auch das Schwungrad zum Stehen zu bringen. Diese Spannkräfte sind das Analogon der hohen elektrischen Spannungen, die im Induktionsapparat beim plötzlichen Unterbrechen des Stromes eintreten.

Man wird aus der obenstehenden Schilderung der Gesetze der elektromagnetischen Felder wohl erkennen, wie es uns möglich geworden ist, die an und für sich nicht wahrnehmbaren Vorgänge im Vakuum durch die Wirkungen, die sie auf die greifbare Materie ausüben, zu beobachten und in allen Einzelheiten zu untersuchen. In der Tat sind wir seit Maxwell über das gesetzmäßige Ineinandergreifen der elektrischen und magnetischen Zustände des Weltäthers ebenso genau unterrichtet, wie über die Gesetze der Materie, ja man kann sogar sagen: besser. Die Vorgänge im reinen Weltäther, im Vakuum, lassen sich durch sehr einfache mathematische Formeln wahrscheinlich absolut genau beschreiben, während die an der greifbaren Materie beobachteten einfachen Gesetzmäßigkeiten nur immer mehr oder weniger näherungsweise gelten.

Für viele wird das Verständnis der Aetherphysik allerdings dadurch sehr erschwert, daß sie nicht auf die Begriffe der gewöhnlichen Mechanik der Materie: nämlich elastische Spannung, Deformationen, Bewegungen, Trägheit aufgebaut wird. Die mechanischen

Vorgänge und Gesetze sind uns durch die alltägliche Erfahrung ebenso vertraut, wie die elektromagnetischen jedem Nichtphysiker fremdartig sind. Außerdem ist es in der theoretischen Physik durch Jahrhunderte hindurch Tradition gewesen, daß man als letztes Ziel der Wissenschaft betrachten müsse: alle Erscheinungen auf mechanische Vorgänge in elastischen und trägen Stoffen zurückzuführen. Es ist nicht leicht gewesen, dieses alte Vorurteil zu überwinden. Wahrscheinlich hat Maxwell noch das Ziel vorgeschwebt, eine „Mechanik des Aethers" im eigentlichen Sinn des Wortes zu begründen, H. Hertz hat versucht, in die analytische Mechanik Methoden einzuführen, die speziell für diese Mechanik des Aethers geeignet sein sollten, Lord Kelvin (William Thomson) hat es als seine wichtigste Lebensaufgabe angesehen, die „mechanische Erklärung" der Aethervorgänge zu finden. Die heutige Wissenschaft betrachtet diese Versuche als definitiv erledigt. Wir dürfen nicht danach fragen, welche Theorie für unser Fassungsvermögen bequemer ist, sondern unter allen logisch möglichen Theorien hat man einzig und allein nach dem Tatsachenbefund der experimentellen Forschung zu entscheiden. Die Tatsachen aber beweisen unwidersprechlich, daß eine Deutung der Aethervorgänge im Sinne der alten Mechanik nicht durchführbar ist. Trotz der weitgehenden Analogie zwischen Aethervorgängen und mechanischen Vorgängen, auf die wir im vorhergehenden wiederholt hinweisen konnten, kommt man schließlich bei genauerem Zusehen stets zu einem Punkt, wo auch das schönste Gleichnis hinkend wird, und es läßt sich sogar aus der Form der Gesetze der Aetherphysik allgemein nachweisen, daß das immer so sein muß (Literatur 3), daß es also kein elastisch-träges Medium im Sinne der alten Mechanik gibt, dessen Gesetze vollkommen mit denen des Aethers übereinstimmen. Durch diese Betrachtungen werden die im Abschnitt 2 dieses Artikels angeführten Beweise dafür, daß sich die Grundbegriffe der Mechanik, nämlich Bewegung und Undurchdringlichkeit auf den Aether nicht anwenden lassen, bestätigt und ergänzt.

4. Elektromagnetische Wellen. Wenn man in einem greifbaren Medium an einer begrenzten Stelle plötzlich eine Aenderung des Spannungszustandes hervorruft, so eilt von dem Störungszentrum aus eine elastische Stoßwelle mit einer ganz bestimmten, theoretisch zu berechnenden Geschwindigkeit durch das Medium. Komprimiert man beispielsweise plötzlich die Luft zwischen den Handflächen, indem man die Hände schnell zusammenklatscht, so bildet sich eine Kompressionswelle, die das Störungszentrum in Form einer Kugelschale einschließt, und diese Kugelschale eilt, sich radial erweiternd, nach allen Seiten mit der Geschwindigkeit 340 m/sec. vor. Kommt die Kompressionswelle an unser Ohr, so nehmen wir sie wahr als einen Knall. Bei diesem Vorgang treten plötzlich Druckunterschiede in der freien Luft auf, das ist sehr bemerkenswert, weil man stationäre Druckänderungen, bei denen also Gleichgewicht herrscht, nur in rings geschlossenen Gefäßen bekommen kann, so daß die Gefäßwände die Grenzen des Bereichs sind, in welchem die Luft entweder komprimiert oder ausgedehnt ist.

Ganz ähnliche Vorgänge sind im Vakuum möglich. Wenn man einen elektrisch geladenen Körper mit einem plötzlichen Ruck ein wenig verschiebt, so geht das elektrische Feld nicht im ganzen Raum momentan mit ihm, sondern es entsteht zunächst in der unmittelbaren Umgebung des Körpers durch seine Verschiebung eine Verzerrung des elektrischen Feldes, wodurch die elektrischen Spannungen außer Gleichgewicht gebracht werden. Infolgedessen müssen nun die Spannungen, wie wir gesehen haben, ein magnetisches Feld hervorbringen, und zwar verläuft dieses Feld so, daß es die elektrischen Spannungen in der unmittelbaren Nähe des geladenen Körpers verlegt, bis hier Gleichgewicht eintritt. Das elektrische Feld unmittelbar an dem geladenen Körper hat dann dieselbe Verschiebung bekommen wie der Körper selbst. Da nun aber in größerer Entfernung das elektrische Feld noch nicht vorgerückt ist, so hat das Auftreten des magnetischen Feldes zunächst nur den Erfolg gehabt, daß die Verzerrung der elektrischen Spannungen aus der unmittelbaren Nachbarschaft des verschobenen Körpers etwas weiter nach außen verlegt ist. Zugleich mit der Verzerrung rückt auch das magnetische Feld nach außen vor, und indem das nun immer weiter so geht, haben wir schließlich folgendes: Um den verschobenen elektrisch geladenen Körper herum gibt es eine Kugelschale, durch die das innere mit dem Körper verschobene Feld gegen das äußere unveränderte Feld abgegrenzt wird. Die Kugelschale selbst enthält verzerrte elektrische Spannungen, die mit einem magnetischen Feld verbunden sind. Diese Kugelschale eilt, sich ständig radial erweiternd, mit einer kolossalen Geschwindigkeit nach allen Seiten nach außen vor, und bildet so eine regelrechte elektromagnetische Stoßwelle. Da man die Gesetze der elektromagnetischen Vorgänge im Aether genau kennt, so ist es nicht schwer die eben geschilderte Erscheinung in allen Einzelheiten rechnerisch zu verfolgen. Als die Geschwindigkeit, mit der die elektrische Stoßwelle vorschreitet, ergibt sich der kolossale Wert von 300 000 km/sec., dieser

Wert ist schon von Maxwell berechnet worden.

Wenn wir den elektrisch geladenen Körper nicht nur einmal ruckweise verschieben, sondern wenn wir ihn regelmäßig periodisch hin und her bewegen würden, so würde nicht eine einzelne Stoßwelle, sondern ein regelmäßig periodischer Wellenzug von ihm in den Weltäther ausstrahlen. Allerdings müßten wir, um wirklich Wellen beobachten zu können, die Hin- und Herbewegung in äußerst kurzen Intervallen, wenigstens viele millionenmal in der Sekunde ausführen, weil sonst wegen der enorm hohen Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Wellen ihre Länge gegen die Dimensionen der Beobachtungsinstrumente unendlich groß und somit unmeßbar wäre. Es ist bekannt, daß es Heinrich Hertz gelungen ist, wirklich derartige Experimente zu machen. Er ließ in einem Metallstab, dem Oszillator, elektrische Ladungen in Form eines hochfrequenten Wechselstroms hin- und hergehen, und es zeigte sich, daß der Oszillator nun in der Tat elektromagnetische Wellen aussandte, die mit der theoretisch berechneten Geschwindigkeit den Raum durcheilten. Das Eigentümliche dieser periodischen Aetherwellen ist, wie schon Hertz gezeigt hat, daß ihre elektrischen Spannungen sich sozusagen von dem Metallstab des Oszillators ganz ablösen und dann frei durch den Raum eilen, ohne noch irgendwie an elektrische Ladungen gebunden zu sein. Diese elektrischen Spannungen, die nicht von Ladungen begrenzt sind, bilden das Analogon zu den Druckspannungen in einer Schallwelle, die nicht von Gefäßwänden begrenzt sind.

Es ist sehr bemerkenswert, daß die Zahl 300 000 km/sec auf das genaueste mit der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Lichtwellen übereinstimmt. Auch im übrigen haben Theorie und Experiment gelehrt, daß die durch hochfrequente Wechselströme hervorgerufenen Aetherwellen sich vollkommen so verhalten, wie sich eine Lichtstrahlung von sehr großer Wellenlänge verhalten müßte. Das Auge spricht also auf sehr schnelle elektromagnetische Wellen an, ähnlich wie das Ohr auf mechanische Wellen. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß so die Maxwellsche Theorie, indem sie Klarheit über die elektromagnetischen Vorgänge gebracht hat, zugleich auch zu der Aufdeckung jener vorher so außerordentlich rätselhaften Aetherzustände geführt hat, deren regelmäßig periodischer Wechsel die Lichtwellen bildet. Sie sind nichts anderes als die uns wohlbekannten elektrischen und magnetischen Zustände des Aethers, und so, wie die Akustik ein Spezialgebiet der Mechanik, ist die Optik nunmehr ein Spezialgebiet der Elektrizitätslehre, nämlich das, in welchem man sich mit elektromagnetischen Schwingungen von einer kolossalen Frequenz, vielen Billionen in der Sekunde, beschäftigt.

Was die Lichtwellen erregt, müssen natürlich Schwingungen der Atome selber sein. Das nahm auch die elastische Lichttheorie Fresnels an. Aber so lange man das Licht als eine Wellenbewegung des Aethers auffaßte, war nicht zu verstehen, wie es durch Atomschwingungen erregt werden könnte. Denn wir wissen ja, daß der Aether bei Bewegungen materieller Teilchen nicht mit bewegt wird. Wie durch einen Zauberspruch löst die elektromagnetische Theorie diese Schwierigkeit. Der wirksame Zusammenhang zwischen Aether und Materie ist überhaupt kein mechanischer, sondern das, was beide so verknüpft, daß Materie auf Aether, Aether auf Materie physikalisch einwirkt, ist nur die elektrische Ladung. Jedes Atom ist nach der heutigen Auffassung aus kleineren Elementarteilchen aufgebaut, die elektrische Ladungen haben, die einen positive, die andern negative, so daß das Atom als Ganzes ungeladen erscheint. Von seinen elektrisch geladenen Elementarteilchen sind einige, nämlich die sogenannten Elektronen (vgl. den Artikel „Elektronen") frei beweglich, sie können oszillieren, und zwar mit Schwingungszahlen von vielen Billionen in der Sekunde. Durch diese periodischen Bewegungen der Elektronen im Atom entsteht die Lichtstrahlung, die es aussendet.

5. Die Trägheit der Materie als Wirkung des Aethers. Wenn sich ein elektrisch geladenes Teilchen, sagen wir ein Elektron, in Bewegung setzt, so tritt, wie wir soeben gesehen haben, in seiner unmittelbaren Nachbarschaft eine Verzerrung des elektrischen Feldes ein, durch die das Spannungsgleichgewicht gestört wird. Diese Verzerrung des elektrischen Feldes ist die Ursache für die Bildung des magnetischen Feldes, ohne welches die Bewegung des Elektrons, wie wir wissen, unmöglich wäre. Beharrt das Elektron in seiner Bewegung, so bleibt das magnetische Feld, das sich zunächst in seiner unmittelbaren Umgebung ausgebildet hat, bestehen, und außerdem breitet es sich in den umgebenden Raum hinein mit Lichtgeschwindigkeit aus, bis der ganze Raum um das Elektron herum den magnetischen Zustand hat, der für die fortwährende Uebertragung der elektrischen Spannungen, die das bewegte Elektron begleiten, notwendig ist. Während sich dieses magnetische Feld ausbildet, sind die elektrischen Spannungen am Elektron in einer unsymmetrischen Weise verzerrt und zwar so, daß das Feld auf der Rückseite des Elektrons stärker ist, als auf der Vorderseite. Infolgedessen tritt eine Kraft ein, die das Elektron zurückzuhalten sucht, die also

seiner Beschleunigung entgegenwirkt. Eine derartige Kraft, die eigentlich eine Reaktion des Aethers gegen die beschleunigte Bewegung des Teilchens ist, bezeichnen wir gewöhnlich als „Trägheitswiderstand des materiellen Teilchens gegen die Beschleunigung". Wenn das magnetische Feld in Gang gebracht ist, was wegen der sehr großen Ausbreitungsgeschwindigkeit elektromagnetischer Störungen (300 000 km/sec) fast momentan eintritt, sobald die Geschwindigkeit des Elektrons konstant geworden ist, wird das elektrische Feld wieder symmetrisch und bleibt es, solange die Geschwindigkeit des Elektrons konstant bleibt. Die Reaktionskräfte des Aethers treten also nur ein, solange die Bewegungen der elektrisch geladenen Teilchen entweder beschleunigt oder verzögert werden. Darauf beruht der Trägheitssatz, der die Grundlage der Mechanik ist.

Es ist freilich keineswegs wahrscheinlich, daß es allein elektromagnetische Wirkungen sind, die die Erscheinung der Trägheit hervorrufen. Auf die elektrischen Ladungen der Elementarteilchen müssen außer den Kräften des elektromagnetischen Feldes sicher auch noch andere Kräfte wirken. Denn nach den Gesetzen der Elektrostatik hat das elektrische Feld für sich allein das Bestreben, die Ladung eines Elektrons auseinanderzuziehen und über einen größeren Raum auszubreiten. Es muß eine gegenwirkende Kraft vorhanden sein, die dies verhindert, eine Kohäsionskraft, die die Ladungen in dem Elektron zusammenhält. Auch diese Kohäsionskraft werden wir uns als eine Kraftäußerung des Aethers zu denken haben. Wir müssen uns etwa denken, daß das Vorhandensein elektrischer Ladungen im Aether einen Druckzustand hervorruft, der die Ladungen zusammenzuballen sucht und so den elektrischen Expansionskräften am Elektron das Gleichgewicht hält. Auch dieser Druckzustand muß mit dem bewegten Teilchen im Aether vorgeschoben werden und veranlaßt so in ähnlicher Weise, wie der elektrische Zustand eine Trägheitswirkung. Da jedoch die Kohäsionsdrucke der elektrischen Ladungen noch ganz unerforscht sind, so können wir über die Größe der ihnen entsprechenden Trägheitswirkung nichts Näheres angeben.

Wie wir gesehen haben, ist das elektrische Feld, das ein mit konstanter Geschwindigkeit bewegtes Elektron umgibt, zentrisch symmetrisch. Es ist aber keineswegs genau ebenso beschaffen, wie das Feld eines ruhenden Elektrons, denn seine Spannungen müssen für die Mitführung des begleitenden magnetischen Feldes sorgen, sie müssen das nagnetische Feld auf der Vorderseite in Gang setzen und es auf der Rückseite zum Aufhören bringen, sie sind also nicht im Gleichgewicht, wie die Spannungen um ein ruhendes Elektron herum. Eine genauere mathematische Untersuchung ergibt, daß der elektrische Zustand in der Nähe der beiden Pole, die die Bewegungsrichtung aus dem Elektron aussticht, bei der Bewegung etwas geschwächt wird und daß er in der Gegend der zur Bewegungsrichtung senkrechten Aequatorialebene verstärkt wird. Je größer die Geschwindigkeit des Elektrons, desto stärker ist das magnetische Feld, desto stärker also auch die eben beschriebene eigentümliche Störung des elektrischen Feldes. Da nun das magnetische Feld dem elektrischen angepaßt sein muß, so hat es bei größeren Geschwindigkeiten ebenfalls eine andere Verteilung als bei kleineren, und daraus folgt dann, daß die von ihm hervorgerufene Trägheitswirkung, die einer bestimmten Beschleunigung entspricht, bei größeren Geschwindigkeiten eine andere ist, als bei kleineren.

Die träge Masse der Elementarpartikelchen der Materie ändert sich mit der Geschwindigkeit.

Diese Folgerung der Aetherphysik, die jedenfalls auch für den Teil der gesamten Trägheitswirkung gilt, der den Kohäsionsdrucken entspricht, steht in auffallendem Gegensatz zu dem Gesetz von der absoluten Konstanz der trägen Masse, welches früher der Mechanik fast wie ein Axiom zugrunde gelegt wurde. Daß man ein derartiges Gesetz auf Grund unzähliger zum Teil außerordentlich genauer Beobachtungen annehmen konnte, liegt daran, daß die oben beschriebenen eigentümlichen Störungen der Aetherzustände infolge der Bewegungen der Elementarteilchen bei den gewöhnlich auftretenden Werten der Geschwindigkeit noch keine irgendwie bemerkbaren Beträge annehmen und erst bei kolossalen Geschwindigkeiten, die nicht mehr viel unter der Lichtgeschwindigkeit (300 000 km/sec) liegen, so stark werden, daß man die Veränderung wirklich beobachten kann. In neuerer Zeit ist die Veränderung der trägen Masse mit der Geschwindigkeit an sehr schnell bewegten materiellen Teilchen, nämlich an den sogenannten β-Strahlen der radioaktiven Körper, von mehreren Beobachtern, zuerst von W. Kaufmann, nicht nur festgestellt, sondern auch genau gemessen worden, und es hat sich eine vorzügliche Bestätigung der Theorie ergeben.

6. Die Gravitation. Daß der leere Raum Schauplatz auch noch anderer Vorgänge, als der elektromagnetischen ist, erkennt man vor allem an der Existenz der Gravitationswirkungen. Jeder materielle Körper ruft in dem ihn umgebenden Weltäther einen Zustand hervor, der andere mate-

rielle Körper in der Richtung zu dem ersten Körper hintreibt. Dieser Aetherzustand, welchen wir als den der Gravitation oder der Schwerewirkung bezeichnen, sucht also alle Materie zu möglichst großen Konglomeraten zusammenzuballen. Er ist es, der die großen Massen der Himmelskörper zusammenhält, der uns an die Erde fesselt, der das ganze Planetensystem in der Umgebung der Sonne, den Mond in der Nähe der Erde festhält. Diese gewaltige und überaus wichtige Naturkraft ist bisher noch sehr wenig erforscht, weil es kaum möglich ist, mit ihr zu experimentieren. Wir können daher nur so viel sagen, daß sich in ihr ein besonderer Zustand des Weltäthers manifestiert, der wahrscheinlich mit den schon im vorigen Abschnitt besprochenen ebenfalls noch unerforschten Kohäsionsdrucken in irgendeinem Zusammenhang steht.

7. Das Prinzip der Relativität. Da die Trägheit der Materie, wie wir gesehen haben, auf gewissen Reaktionswirkungen des Aethers beruht, so ist der Aether zugleich auch das, was man in der alten Mechanik den absoluten Raum nannte.

In der reinen Geometrie pflegt man zu sagen, daß jede Bewegung nur relativ sei. In der Tat, wenn man den Ort eines Gegenstandes nur durch Messung seines Abstandes von anderen materiellen Gegenständen bestimmen kann, dann kann man auch die Ortsveränderungen oder Bewegungen nur relativ zu gewissen, willkürlich als fest angenommenen Gegenständen bestimmen. Im allgemeinen betrachten wir bei physikalischen Untersuchungen beispielsweise den Erdboden als feststehend und beschreiben alle Bewegungen in unseren Apparaten und Maschinen relativ zu ihm. Im Altertum behielt man auch bei astronomischen Beobachtungen die Erde als den Bezugskörper bei und behauptete, daß alle Fixsterne eine einheitliche und gleichmäßige Rotationsbewegung mit der Periode 24 Stunden um die Erde herum ausführten. Kopernikus schlug vor, die Rollen zu vertauschen, und seitdem haben wir uns gewöhnt, die Annahme bequemer zu finden, daß der Fixsternhimmel in Ruhe ist und daß sich die Erde in 24 Stunden einmal um ihre Achse dreht. Durch rein geometrische Messungen ist es unmöglich zwischen der Annahme des Ptolomäus und der Annahme des Kopernikus zu unterscheiden, und vielfach besteht deswegen die Ansicht, daß die Entscheidung zwischen beiden Annahmen im Grunde genommen unserer Willkür überlassen sei.

Diese Ansicht ist jedoch grundfalsch, denn wir haben zur Beurteilung von Bewegungen nicht nur geometrische Methoden heranzuziehen, sondern auch mechanische Methoden, die auf der Beobachtung der Trägheitswiderstände beruhen, welche bei den Bewegungen materieller Körper auftreten. Ziehen wir diese Methoden heran, so finden wir, daß die Erde im absoluten Raum, d. h. im Weltäther, eine Rotation mit der Periode 24 Stunden ausführt. Ein bekanntes Experiment, durch welches dies bewiesen wird, ist z. B. der Foucaultsche Pendelversuch. Die zweite Behauptung der kopernikanischen Theorie, nämlich, daß sich die Erde im Laufe eines Jahres einmal um die Sonne herumbewege, ist bisher noch nicht direkt durch mechanische Messungen bewiesen. Indessen sind keine prinzipiellen Gründe vorhanden, nach denen derartige Messungen nicht möglich sein sollten. Sie sind nur zu diffizil, und deswegen hat man sie noch nicht gemacht.

Jedenfalls kennt die Mechanik absolute Bewegungen eines materiellen Körpers im Weltäther, die man nachweisen kann, ohne die Lage des Körpers relativ zu anderen Körpern zu bestimmen. Dieser Satz muß aber sofort eine Einschränkung erfahren. Trägheitswirkungen treten nur dann auf, wenn sich der Bewegungszustand eines Körpers ändert. Eine geradlinige Bewegung mit konstanter Geschwindigkeit durch den Weltäther können wir demnach nicht beobachten. So beobachtet man mit dem Foucaultschen Pendel nicht etwa die gewaltige Geschwindigkeit, mit der die Erdoberfläche mit allem, was auf ihr ist, infolge der Rotation um die Erdachse durch den Weltäther geschleudert wird, sondern nur die Drehung, d. h. die Abweichung der Bewegung von der geraden Linie. Da die Winkelgeschwindigkeit der Drehung nur gering ist, so bemerkt man für gewöhnlich die Rotation der Erde nicht und man darf deswegen tatsächlich bei den meisten physikalischen Beobachtungen unbedenklich so rechnen, wie wenn der Erdboden ruhte. Noch auffälliger ist dies, wenn wir an die jährliche Bewegung der Erde um die Sonne herum denken. Für die Geschwindigkeit der Erde auf ihrer Bahn berechnet sich aus der Länge der Bahn und aus der Zeit, in der sie durchlaufen wird, der kolossale Wert von ungefähr 30 km/sec. Diese enorme Geschwindigkeit ist direkt an Trägheitswirkungen nicht zu beobachten, weil sie fast konstant ist und weil die Krümmung der Erdbahn äußerst schwach ist. Durch mechanische Messungen kann man also absolut immer nur die Aenderungen der Geschwindigkeit beobachten. Will man über die Geschwindigkeit selber etwas wissen, so muß man über den Bewegungszustand des materiellen Körpers im Aether zu einer Anfangszeit irgendeine willkürliche Annahme machen, in den folgenden Zeiten ist dann durch Beobachtung der Trägheitswirkungen der Bewegungszustand eindeutig gegeben, weil

sich ja jede Veränderung des Bewegungszustandes sofort bemerkbar macht. Durch mechanische Beobachtungen läßt sich also die Bewegung nur bis auf eine willkürliche Konstante bestimmen. Diese konstante Bewegung bleibt relativ. Das ist der Inhalt des alten Relativitätstheorems der Mechanik.

In neuerer Zeit sind Versuche gemacht worden, auch eine konstante geradlinige Geschwindigkeit im Aether absolut zu beobachten, indem man optische und elektromagnetische Methoden hinzuzog. Am bekanntesten ist der Versuch von Michelson, durch den die Bewegung der Erde auf ihrer Bahn im Weltraum absolut nachgewiesen werden sollte. Dieser Versuch bestand darin, daß man die Zeit, welche ein Lichtstrahl braucht, um einen Weg von einigen Metern in einer bestimmten Richtung hin und dann nach Reflexion an einem Spiegel zurück zu durcheilen, mit der Zeit verglich, welche der Lichtstrahl für genau denselben Weg hin und zurück gebraucht, wenn seine Richtung auf der ersten senkrecht steht. Man kann diese Vergleichung mit Hilfe von Interferenzbeobachtungen ganz außerordentlich genau ausführen. Nun legte Michelson den Weg des Lichtstrahls in die Richtung, die die Bewegung der Erde auf ihrer Bahn um die Sonne hat, respektive senkrecht dazu. Eine einfache Berechnung zeigt, daß dann die beiden verglichenen Zeiten verschieden sein müssen. Bewegt sich nämlich der Spiegel mit dem Apparat in der Richtung des Lichtstrahls fort, so muß der Lichtstrahl, indem er dem Spiegel nacheilt, einen etwas längeren Weg zurücklegen, als wenn der Apparat in Ruhe wäre. Dieser Einfluß der Bewegung auf den Lichtweg wird nun allerdings zum größten Teil dadurch kompensiert, daß das Beobachtungsfernrohr, welches ja mit dem Spiegel starr verbunden ist, dem zurückkehrenden Lichtstrahl entgegeneilt, wodurch der Lichtweg verkürzt wird. Da aber der Lichtstrahl auf dem Hinwege, indem er dem Spiegel nacheilt, bis zum Auftreffen eine längere Zeit gebraucht, dagegen auf dem Rückwege, wo ihm das Fernrohr entgegenkommt, eine kürzere, so ist der Weg, den der Spiegel während des Herannahens des Lichtstrahls macht, ein klein wenig größer, als der, den das Fernrohr macht, während der Lichtstrahl nach dem Verlassen des Spiegels zu ihm kommt. Die Verlängerung des Hinweges überwiegt also die Verkürzung des Rückweges etwas und der Lichtweg im ganzen hin und zurück, erfährt somit infolge der Bewegung eine ganz kleine Verlängerung, die Zeit, die der Lichtstrahl in dem bewegten Apparat gebraucht, um in das Beobachtungsfernrohr zu gelangen, ist demnach ein klein wenig größer, als die Zeit, die er gebrauchen würde, wenn der Apparat stillstände. Richtet man den Apparat dann so, daß die Fortpflanzungsrichtung des Lichtstrahls senkrecht zu der Bewegung des Apparates steht, so sind die Verhältnisse ganz anders. Die nähere Ueberlegung zeigt, daß allerdings auch in diesem Fall die Zeit, die der Lichtstrahl braucht, etwas größer ist, wenn sich der Apparat bewegt, als wenn er in Ruhe ist. Aber die Vergrößerung der Zeit durch die Bewegung ist jetzt geringer, als wenn sich der Apparat in der Richtung des Lichtstrahls bewegt. Vergleicht man demnach die Zeiten, die der Lichtstrahl in den beiden Stellungen des Apparates für den Weg hin und zurück gebraucht, so ist zu erwarten, daß sich ein Unterschied ergibt, wenn der Apparat sich durch den Weltäther hindurch bewegt, während im Fall der Ruhe beide Zeiten selbstverständlich gleich wären Man muß also erwarten, daß sich auf diese Weise auch konstante geradlinige Bewegungen der Körper im Weltäther nachweisen lassen, vorausgesetzt, daß die Bewegungen schnell genug sind. Michelson gelang es, die Methode zur Messung der Zeitdifferenz so außerordentlich genau zu machen, daß man mit seinem Apparat nicht nur eine Geschwindigkeit der Erde von 30 km/sec, sondern sogar noch den hundertsten Teil dieser Geschwindigkeit hätte bemerken müssen.

Als er nun aber den Versuch wirklich ausführte, zeigte sich nicht die geringste Spur von dem erwarteten Effekt.

Dieses negative Resultat des Versuches von Michelson könnte man auf zweierlei Weisen zu erklären versuchen. Erstens könnte man vermuten, daß die Erde sich überhaupt nicht im Weltäther bewegt, zweitens, daß der Apparat in den beiden verschiedenen Lagen nicht genau identisch war, sondern einen Unterschied hatte, der den Unterschied der Lichtzeiten gerade kompensierte. Die erste Annahme läßt sich sicher nicht halten, denn die kopernikanische Auffassung, daß die Erde um die Sonne kreist, ist durch so viele Gründe gestützt, daß man sie nicht aufgeben kann. Ich nenne nur einen dieser Gründe, nämlich die Aberration der Fixsterne, ein optisches Phänomen, das uns direkt darauf hinweist, daß die Erde im Weltäther im Laufe eines Jahres eine Kreisbewegung ausführt. Es bleibt also nur die zweite Annahme übrig. In der Tat haben unabhängig voneinander H. A. Lorentz und Fitz Gerald gezeigt, daß man den negativen Ausfall des Michelsonschen Experiments völlig erklären kann durch die Annahme, daß alle Materie, wenn sie sich durch den Weltäther bewegt, eine Kontraktion in der Richtung der Bewegung erfährt, die in bestimmter Weise von der

Größe der Geschwindigkeit abhängt und gerade so groß ist, daß die ihr entsprechende Verkürzung des Lichtweges in der Richtung der Bewegung, die oben besprochene Verlängerung genau kompensiert.

H. A. Lorentz hat ferner bewiesen, daß man eine derartige Kontraktion erklären kann, wenn man annimmt, daß erstens alle Kräfte, die die Elementarteilchen der Materie zusammenhalten, in ähnlicher Weise durch die Bewegung im Weltäther beeinflußt werden wie nach den in Abschnitt 5 dargestellten Ueberlegungen die Kräfte des elektromagnetischen Feldes um ein Elektron, und daß zweitens alle Elementarteilchen einzeln die gleiche Kontraktion erfahren, die nach der Annahme von Lorentz und Fitzgerald die Materie als ganzes erfährt.

Daraus geht denn weiter hervor, daß nicht nur die Dimensionen der materiellen Körper, sondern auch ihre inneren Kräfte und demnach ihr elastisches Verhalten sowie überhaupt alle ihre physikalischen Eigenschaften in einer gesetzmäßigen Weise von der Bewegung im Weltäther beeinflußt werden, speziell für die Trägheit der Materie haben wir dies schon in 5. erkannt. Nach der Annahme von Lorentz und Fitz Gerald hat ein und derselbe Maßstab eine andere Länge, wenn man ihn in der Richtung der Bewegung hält, als wenn man ihn senkrecht dazu hält oder wenn er ruht. Man muß danach bei Längenmessungen den Bewegungszustand des Maßstabes beachten. Dasselbe gilt für Zeitmessungen. Denn da alle Kräfte und alle trägen Massen von der Bewegung im Weltäther beeinflußt werden, so geht ein und dieselbe Uhr unter im übrigen gleichen Umständen anders, wenn sie sich durch den Weltäther hindurch bewegt, als wenn sie ruht. Um die Zeit mit der Uhr zu bestimmen, muß man also ihren Bewegungszustand im Raum berücksichtigen.

Es sind außer dem Michelsonschen Versuch noch mehrere andere Versuche angestellt worden, die Bewegung der Erde im Weltraum absolut nachzuweisen, Versuche, die auf ganz anderen Prinzipien beruhen. Aber alle haben trotz der angewandten Genauigkeit negative Resultate ergeben. Man muß daraus schließen, daß die Aenderungen, welche die Eigenschaften der Materie infolge der Bewegung durch den Weltäther erfahren, auch in diesen Fällen in ähnlicher Weise wie im Michelsonschen Versuch stets die Effekte, an denen man sonst die Bewegung durch den Weltäther erkennen könnte, kompensieren. Durch den stets gleichen Ausgang einer Reihe ganz verschiedenartiger Versuche wird es sehr wahrscheinlich gemacht, daß durch sie eine ganz allgemein geltende Gesetzmäßigkeit der Aetherphysik bewiesen wird. Dieses Gesetz, das heutzutage von den meisten Physikern als gültig angenommen wird, heißt: Das allgemeine Prinzip der Relativität. Es sagt aus: Bei einer konstanten Bewegung von Materie durch den Weltäther werden die Dimensionen ihrer Elementarteilchen und alle mit ihnen verbundenen Kraftwirkungen in der Weise verändert, das jeder Effekt, durch den man sonst die Bewegung absolut nachweisen könnte, dadurch gerade genau kompensiert wird. Nach diesem Satz gibt es also überhaupt keine Methode, um eine konstante Bewegung der Materie im Weltäther nachzuweisen, man kann nur die Veränderungen der Bewegung absolut beobachten, bei der Bestimmung der Bewegungen bleibt eine Konstante immer willkürlich.

Das allgemeine Prinzip der Relativität ist zuerst von Einstein zur Grundlage einer ganzen Theorie der sogenannten Relativitätstheorie gemacht worden. Für die mathematische Darstellung dieser Theorie hat Minkowski eine außerordentlich elegante und übersichtliche Form gefunden, indem er Raum und Zeit zusammen als ein vierdimensionales mathematisches Gebilde behandelt (Literatur 4 und 5).

Das Relativitätsprinzip sagt aus, daß in der Beschreibung, die wir von den physikalischen Erscheinungen machen, immer eine Unbestimmtheit bleibt, eine Größe, über die wir willkürlich verfügen können, die sich auf die Bewegung der Materie im Weltäther bezieht. Es hat das die Folge gehabt, daß manche Theoretiker zu der Ansicht gekommen sind, es wäre besser den Begriff des Weltäthers fallen zu lassen, weil er erstens kein materielles Medium im Sinne der alten Mechanik ist und weil er zweitens die Unbestimmtheit enthält, daß man nicht eindeutig angeben kann, ob sich ein Körper in ihm bewegt oder nicht. Diese Ansicht ist die Folge von vorgefaßten Meinungen über Forderungen, die der Begriff des Weltäthers zu erfüllen haben sollte. In Wirklichkeit dürfte wohl gerade umgekehrt (Literatur 6) der universelle Charakter des Relativitätsprinzips uns deutlicher als irgend etwas anderes darauf hinweisen, daß die physikalische Welt nicht aus getrennten, unabhängigen Atomen besteht, sondern daß es eine Weltsubstanz gibt, die den ganzen Raum erfüllt, von der die greifbare Materie gewissermaßen nur eine besondere Erscheinungsform ist. Diese Weltsubstanz ist der Aether.

Literatur. *1) **H. A. Lorentz,** Versuch einer Theorie der elektrischen und optischen Erscheinungen in bewegten Körpern. Leiden 1895. Neudruck erschienen in Leipzig 1906. — 2) **P. Ehrenfest,** Zur Krise der Lichtäther-Hypothese. Antrittsrede an der Universität Leiden,*

4./XII. 1912. Leiden. — *3)* ***H. Witte,*** *Ueber den gegenwärtigen Stand der Frage nach einer mechanischen Erklärung der elektrischen Erscheinungen. Berlin 1906.* — ***Derselbe,*** *Ann. d. Physik, Bd.* **26**, *S. 235, 1908.* — *4)* ***Lorentz-Einstein-Minkowski,*** *Das Relativitätsprinzip. Eine Sammlung von Abhandlungen mit Anmerkungen von* ***A. Sommerfeld*** *und Vorwort von* ***O. Blumenthal.*** *Fortschritte der mathematischen Wissenschaften, Heft 2. Leipzig und Berlin 1913.* — *5)* ***M. Laue,*** *Das Relativitätsprinzip. Die Wissenschaft, Heft 38, 2. Aufl. Braunschweig 1913.* — *6)* ***E. Wiechert,*** *Relativitätsprinzip und Aether, Phys. Zeitschr.* **12**, *S. 688 u. 737, 1911. Diskussion dazu:* ***N. Campbell,*** *Phys. Zeitschr.,* **13**, *S. 120, 1912.*

G. Mie.

Wenzel

Karl Friedrich.

Nach einer sehr unsteten Entwickelungszeit hat dieser 1740 zu Dresden geborene Forscher in Leipzig studiert, war schon zuvor Schiffsarzt, dann Chemiker und Hüttenassessor in Freiberg, vorübergehend auch Chemiker an der Porzellanmanufaktur Meißen. Er ist 1793 in Freiburg gestorben. Abgesehen von seinen praktischen chemisch-hüttenmännischen Arbeiten ist sein Werk „Lehre von der Verwandtschaft der Körper" (1777, 2. Auflage 1782) von Bedeutung gewesen, da Berzelius durch dasselbe wesentlich beeinflußt wurde. In der Tat hat Wenzel zahlreiche annähernd genaue Analysen von Salzen ausgeführt und ist dadurch Vorläufer von J. B. Richter gewesen, dessen Verdienste als Begründer der Stöchiometrie trotzdem außer Zweifel stehen.

Ueber Wenzels Untersuchungen vgl. Biogr. literar. Handwörterbuch Poggendorffs, Bd. **2**; 1297.

E. v. Meyer.

Werner

Abraham Gottlob.

Geboren am 25. September 1750 zu Thomendorf-Wehrau, Oberlausitz; gestorben am 30. Juni 1817 zu Dresden. Nachdem er zunächst als Hüttenschreiber bei seinem Vater, einem Inspektor der gräflich Solmsschen Eisenhütten, den Bergwerksbetrieb kennen gelernt hatte, studierte er zuerst in Freiberg (1769) Bergbaukunde und dann in Leipzig (1771) Rechtswissenschaften und Naturkunde. 1775 wurde er Inspektor der Mineraliensammlung und Lehrer der Mineralogie und Bergbaukunde an der Bergakademie in Freiberg; seit 1800 war er auch sächsischer Bergrat.

Werner ist weniger durch seine spärlichen Publikationen, von denen „Von den äußerlichen Kennzeichen der Fossilien" (1774) und eine Uebersetzung von Cronstedts Mineralogie (1780) besonders zu erwähnen sind, als durch seine Lehrtätigkeit weit über die Grenzen seines Vaterlandes hinaus berühmt geworden. Sein begeisterter und Begeisterung erweckender Vortrag zog Schüler aus allen Gauen Deutschlands und aus dem Ausland nach Freiberg, so daß seine Lehren eine rasche Verbreitung fanden. In der Bereinigung der damals sehr verworrenen mineralogischen Nomenklatur und besonders in der bestimmteren Abgrenzung der Mineralogie von der zu seiner Zeit mit ihr vermischten Bergbaukunde und „Gebirgslehre oder Geognosie", über die er zuerst seit 1779 gesonderte Vorlesungen hielt, sind dauernde Verdienste zu erblicken. Er ist außerdem der Begründer des durch seine Schüler weit verbreiteten und lange Zeit verfochtenen Neptunismus gewesen. Zu dieser Anschauung über die Entstehung aller Gesteine auf wässerigem Wege mag er wohl deshalb gekommen sein, weil er nie über die Grenzen Sachsens und des Erzgebirges hinausgekommen war. Wie er sich mit der plutonistischen Auffassung auseinanderzusetzen suchte, zeigen einzelne seiner Schriften, wie z. B. „Ueber das Vorkommen des Basalts" (1789) oder „Versuch einer Erklärung der Entstehung der Vulkane durch Entzündung mächtiger Steinkohlenschichten" (Höpfners Mag. 1789, IV.). Sein letztes Mineralsystem wurde von J. R. Freiesleben herausgegeben (Freiberg 1818).

Literatur. ***Chr. S. Weiss,*** *2 Abhandl. über Werners Verdienste um Oryktognosie und Geognosie. Leipzig 1825.* — ***S. G. Frisch,*** *Lebensbeschr. A. G. Werners, Leipzig 1825.* — ***Blöde,*** *Nekrolog, Schriften d. min. Ges. in Dresden 1819.* — *Allg. Deutsche Biogr. 42, 33.*

K. Spangenberg.

Westwood

John Obadiah.

Geboren am 22. Dezember 1805 in Sheffield, gestorben am 2. Januar 1893 in Oxford. Er war ursprünglich Rechtsanwalt, ohne aber je Praxis auszuüben. Er beschäftigte sich sehr früh mit Entomologie und Archäologie, und gründete 1833 die englische Entomological Society, deren Sekretär und späterer Ehrenpräsident er wurde. Durch die Vermittlung von W. Hope wurde er 1861 Professor der Zoologie (wirbellose Tiere) in Oxford, wo er bis zu seinem Tode verblieb. Er blieb bis an sein Ende ein erklärter Gegner der Deszendenztheorie. Seine Werke über die Insekten sind überaus zahlreich; hier seien nur erwähnt: The Entomologist's, Textbook. London 1838. An Introduction to the modern Classification of Insects. London 1839 bis 1840. 2 vols. Arcana entomologica. 2 vols. London 1842 bis 1845. The Cabinet of Oriental Entomology. London 1848. British moths and their transformations. 2 vols mit 214 kolor. Tafeln. 1843 bis 1845. The Butterflies of Great Britain (1841, 2. Aufl. 1859).

Literatur. *Dictionary of National Biography. Vol. LX. London 1899.*

W. Harms.

Wheatstone
Charles.

Geboren im Februar 1802 in Gloucester, gestorben am 19. Oktober 1875 in Paris. Ursprünglich Verfertiger musikalischer Instrumente, wurde Wheatstone 1834 auf Grund akustischer Arbeiten zum Professor am Kings College in London ernannt, trat aber bald in den Ruhestand und lebte als Privatmann seinen physikalischen Interessen. 1837 konstruierte er den Nadeltelegraphen, der alsbald in die Praxis eingeführt wurde. Er gab Methoden zur Messung des Widerstandes von Leitern an, darunter die als Wheatstonesche Brücke bekannte Stromverzweigungsanordnung.

E. Drude.

Wiedemann
Gustav Heinrich.

Geboren am 2. Oktober 1826 in Berlin, gestorben am 23. März 1899 in Leipzig. Er studierte in Berlin, promovierte 1847, habilitierte sich dort 1851, ging 1854 als ordentlicher Professor der Physik nach Basel, 1863 nach Braunschweig, 1866 nach Karlsruhe; 1871 folgte er einem Ruf auf den Lehrstuhl der physikalischen Chemie nach Leipzig, kehrte aber 1877 als Hankels Nachfolger in Leipzig zur reinen Physik zurück, deren Lehrstuhl er bis zuletzt inne hatte. Er starb wenige Tage, bevor die aus Gesundheitsrücksichten nachgesuchte Entlassung in Kraft trat. Seine ersten Arbeiten beschäftigen sich mit der Drehung der Polarisationsebene, mit der Endosmose; die späteren liegen vorwiegend auf dem Gebiet der Elektrizität und des Magnetismus, so seine Untersuchungen über den Parallelismus von Wärme- und Elektrizitätsleitung, die Ohmbestimmung, die er mit Hilfe des großen von Weber zurückgelassenen Apparates unternahm, seine Untersuchungen magnetischer Nachwirkungen, der Einflüsse der Temperatur auf den permanenten Magnetismus. 1861 erschien sein großes Sammelwerk, „Die Lehre vom Galvanismus und Elektromagnetismus", das seit der dritten Auflage den Titel „Die Lehre von der Elektrizität" trägt, dessen 4. Auflage er noch herausgegeben hat. 1877 übernahm er nach Poggendorfs Tod die Redaktion der Annalen der Physik und Chemie, und der Beiblätter, die er bis zu seinem Tode, später mit seinem Sohn Eilhard, geleitet hat.

Literatur. *Nekrologe von* ***E. Hagenbach,*** *Naturw. Rundschau* 14, *1899.* — ***F. Kohlrausch,*** *Verh. d. d. phys. Ges.* 1, *1899.* — ***W. Ostwald,*** *Leipz. Ges. d. W.-Ber.* 51. — ***C. Voit,*** *Münch. Akad. Sitz.-Ber.* 30.

E. Drude.

Wilcke
Johann Karl.

Geboren am 6. September 1732 in Wismar, gestorben am 18. April 1796 in Stockholm. Sein Vater, Diakonus in Wismar, ging 1739 als Prediger der deutschen Gemeinde nach Stockholm. Wilcke studierte in Upsala, lebte dann im Ausland, promovierte 1757 in Rostock. Von 1759 an hielt er physikalische Vorlesungen im Ritterhause in Stockholm. Er war Mitglied der Akademie der Wissenschaften in Stockholm, seit 1784 Sekretär derselben. Seine Arbeiten sind zumeist in schwedischer Sprache geschrieben, sie beschäftigen sich vorwiegend mit der Elektrizitätslehre. Er führte den Begriff des elektrischen Widerstandes ein und gab die erste Idee des Elektrophors.

E. Drude.

Wilhelmy
Ludwig Ferdinand.

Geboren am 25. Dezember 1812 zu Stargard, hat sich Wilhelmy besonders durch Erforschung von Beziehungen zwischen Physik und Chemie verdient gemacht. Nachdem er kurze Zeit, 1849 bis 1854, als Privatdozent in Heidelberg gewirkt hatte, lebte er später ohne besondere berufliche Beschäftigung der reinen Wissenschaft bis zu seinem Tode am 18. Februar 1864. Abgesehen von physikalischen Untersuchungen aus dem Gebiete der Wärmelehre ist seine Hauptarbeit „Ueber die Gesetze, nach welchen die Einwirkung der Säuren auf Rohrzucker stattfindet" (Pogg. Ann. 81, 1850) bahnbrechend gewesen, da durch sie die Gültigkeit des Massenwirkungsgesetzes, dessen Grundzüge schon Berthollet entwickelt hatte, wahrscheinlich gemacht, auch der Begriff der Reaktionsgeschwindigkeit scharf erfaßt wurde. Währen diese grundlegenden Beobachtungen und Ergebnisse genügend beachtet worden, dann würde das Aufblühen der physikalischen Chemie um zwei Jahrzehnte früher eingetreten sein.

Literatur. *S. Biogr. literar. Handwörterbuch Poggendorffs,* 2 *1328 und* 3 *1446.*

E. v. Meyer.

Wille.

1. Ueber den Begriff des Willens. 2. Die Methoden und Ergebnisse der Untersuchung der äußeren Willenshandlung. 3. Die Methoden zur Untersuchung der inneren Willensbetätigung. a) Die Reaktionsversuche. b) Das kombinierte Verfahren. c) Die kontinuierliche Methode oder Serienmethode. 4. Resultate der Untersuchung der inneren Willensbetätigung. a) Resultate der Reaktionsversuche. b) Resultate des kombinierten Verfahrens. c) Resultate der kontinuierlichen Methode (Motivation). 5. Theorie des Willens.

1. Ueber den Begriff des Willens. Die Lehre vom Willen gehört unstreitig zu den schwierigsten und am wenigsten geklärten Gebieten der Psychologie. Zwar

hat die exakte Untersuchung, insbesondere an der Hand einer experimentellen Variierung von Versuchsbedingungen, die jederzeit der Nachprüfung unterzogen werden können, sich auf diese Erscheinungen mit Erfolg ausgedehnt und zur Klärung der Begriffe bereits wesentlich beigetragen. Doch zeigte sich, daß noch ein weiter und mühsamer Weg zurückzulegen ist, bevor wir den Begriff des Willens in einer völlig eindeutigen und zugleich umfassenden Weise definieren können. Die Sachlage ist gerade hier durch eine Reihe von Umständen besonders ungünstig. Zunächst wird die Bedeutung des Wortes „Wille" nicht selten ganz allgemein gefaßt und zwar entweder metaphysisch, wie z. B. von Schopenhauer, der in dem Willen das Substrat des Seins überhaupt sieht, oder psychologisch, z. B. wenn Höffding überall dort von einem Willen redet, wo wir uns einer Tätigkeit bewußt werden. Daß wir die metaphysische Auffassung des Willens nicht in den Rahmen unserer Betrachtungen ziehen, ist selbstverständlich, ebensowenig werden wir aber auch die Darstellung auf den weiteren Begriff einer psychologischen Auffassung des Willens ausdehnen. Die Tatbestände der Triebe, des Begehrens und Strebens, des Hoffens und Wünschens mögen zu dem Willen in einer mehr oder weniger nahen Beziehung stehen. Diese Beziehungen sind jedoch erst dann näher zu fassen, wenn wir den engen Begriff des Willens als eines eigenartigen realen psychischen Erlebnisses eindeutig bestimmen können.

Da jeder Einzelne nicht selten Gelegenheit hat, Willensvorgänge zu erleben und infolgedessen auch zu beobachten, so sollte man meinen, daß bei einer derartigen leichten Zugänglichkeit des Gegenstandes auch seine Untersuchung verhältnismäßig einfach wäre. Aber gerade das Gegenteil ist der Fall. Eben diese leichte Zugänglichkeit der inneren Erlebnisse ist für die exakte Untersuchung außerordentlich ungünstig gewesen. Sie führt sehr leicht dazu, daß der Einzelne ein eben gelebtes Erlebnis als einen Willensvorgang bezeichnet, während ein anderer Beobachter des gleichen Erlebnisses dies bestreiten würde. Sie führt besonders leicht zu einer Fälschung des Tatbestandes dann, wenn das betreffende Erlebnis aus der Erinnerung rekonstruiert wird. Die Regel ist demnach die, daß die verschiedenen Psychologen, die sich auf diese Methode der inneren Erfahrung stützen, bei ihren voneinander abweichenden Beschreibungen eines angeblich gleichartigen psychischen Erlebnisses ganz verschiedenartige Gegenstände meinen. Die Methode der inneren Erfahrung kann deshalb in ihren Ergebnissen bestenfalls nur zur Ergänzung herangezogen werden, da sie der ersten Forderung der logischen Darstellung, nämlich einer Gewährleistung der Voraussetzungen der Identität und der Einheit des Gegenstandes überhaupt nicht gerecht wird. Nur dort, wo unter Angabe der Bedingungen des Zustandekommens des in Rede stehenden Willenserlebnisses die Möglichkeit besteht, dieses subjektive Geschehen auch zu einem inneren Erlebnis anderer Beobachter zu machen, hat dieser Gelegenheit, ein gleichartiges Erlebnis zu beschreiben und die gemachten Angaben einer Kontrolle zu unterziehen. So führen uns die logischen Voraussetzungen einer wissenschaftlichen Psychologie mit Notwendigkeit zu einer Vernachlässigung von Angaben, die sich auf die Methode der inneren Erfahrung stützen, überall dort, wo wir bereits in der Lage sind, auch die inneren Erlebnisse an der Hand von experimentellen Bedingungen künstlich hervorrufen zu können.

Derartige experimentell fundierte Untersuchungen zeigen nun, daß ein Erlebnis von uns stets dann als ein Willensvorgang angesprochen wird, wenn es bei der Selbstbeobachtung zwei wesentliche Momente aufweist, nämlich erstens die Antizipation eines kommenden seelischen Erlebnisses im gegenwärtigen Zeitpunkte und zweitens einen Teilinhalt des Erlebnisses derart, daß das kommende Verhalten im gegenwärtigen Zeitpunkte durch das „Ich" gesetzt wird, d. h. als in Abhängigkeit vom „Ich" stehend erlebt wird. Der erste Teilinhalt ist das gegenständliche Moment. Es schließt in sich die sogenannte Zielvorstellung, d. h. das was gewollt wird und die Bezugsvorstellung, d. h. die Vorstellung, der dieses Ziel zugeordnet ist und von den der gewollte Zweck bei seiner Verwirklichung als einem Mittel abhängig ist. Der zweite Teilinhalt heißt das aktuelle Moment. Dieses wird als der Akt „ich will" erlebt. Gegenständliches und aktuelles Moment bilden demnach die wesentlichen Bestandteile dessen, was man Willensakt (Absicht, Vorsatz) nennt. Die Willenstätigkeit überhaupt umfaßt abgesehen von dem Willensakt noch die Willenshandlung. Diese stellt die Verwirklichung des antizipierten gegenständlichen Inhaltes des Willensaktes dar. Sie wird in der Regel eingeleitet durch das Gegenwärtigsein der konkreten Bezugsvorstellung. Ich habe z. B. die Absicht, auf eine in einer geeigneten Vorzeigeeinrichtung in einem späteren Zeitpunkt erscheinende sinnlose Silbe (Bezugsvorstellung) einen Reimen zu bilden (Zielvorstellung). An diesen Willensakt schließt sich die Handlung dann an, wenn die betreffende Silbe aufgefaßt wird. Die Absicht (Vorsatz) führt zu einer Verwirklichung im Sinne der Zielvorstellung. Die Besonderheit

dieser Wirkung, die von derjenigen der assoziativen Reproduktion wesentlich verschieden ist, zeigt sich vor allem dann, wenn sich der Verwirklichung äußere oder innere Widerstände entgegenstellen. Diese eigenartige Nachwirkung, welche insbesondere von dem Willensakt ausgeht und den Ablauf des Geschehens im Sinne der Zielvorstellung eindeutig bestimmt, bezeichnen wir als Determination (determinierende Tendenz). Die Art und Weise des Zustandekommens des antizipierenden Willensaktes, die in verschiedener Weise erfolgen kann, heißt die Motivation. Demgemäß umfaßt die Gesamtheit der vollständigen Willensbetätigung drei Phasen, nämlich die Motivation, den Willensakt und die Willenshandlung (Determination). Diese drei Phasen treten in ihrer vollen Ausbildung nur bei den sogenannten inneren oder intellektuellen Willensbetätigungen hervor, die in irgendeiner Form an das Gegebensein von Vorstellungen (Erinnerungsbildern) gebunden sind.

2. Die Methoden und Ergebnisse der Untersuchung der äußeren Willenshandlung. Unter einer äußeren Willenshandlung verstehen wir die bewußte Ausführung einer Muskelbewegung und zwar ohne Beteiligung von Vorstellungen, d. h. selbständigen Erinnerungselementen. Von der Reflexbewegung unterscheidet sich eine derartige willkürliche Muskelbewegung dadurch, daß sie durch Bewußtseinsvorgänge (Wahrnehmungsinhalte) geleitet wird, was bei der Reflexbewegung, die ja auch im Schlafe oder in der Narkose ausgelöst werden kann, nicht notwendig ist. Von der inneren Willensbetätigung unterscheidet sie sich dadurch, daß sie ohne jede Beteiligung selbständiger Vorstellungsinhalte (Erinnerungsbilder) verläuft. Es lassen sich zwei Arten von äußeren Willenshandlungen feststellen: 1. die einfache willkürliche Bewegung, die in der Ausführung reiner Muskelbewegungen, z. B. in dem Heben des rechten Armes besteht und 2. die zweckmäßige äußere Willenshandlung, deren Ausführung sich auf einen in der Wahrnehmung unmittelbar vorliegenden Gegenstand bezieht (z. B. Ergreifen eines Objekts). Die Untersuchung der ersteren Art gehört hauptsächlich in das Gebiet der Physiologie. Die Resultate derartiger Untersuchungen zeigen, daß zur Ausführung jeder äußeren Willenshandlung, also auch der zweckmäßigen, drei Faktoren notwendig sind: 1. eine von der Peripherie nach dem Zentralnervensystem geleitete sensible Erregung [Erscheinung der Sensomobilität nach Exner, deren Nachweis gestützt ist durch das Tierexperiment (Durchschneidung der sensiblen Nerven, Ch. Bell), durch pathologische Befunde (Ataxie bei Tabes, hysterische Lähmungen bei Anästhesie), durch hypnotische Versuche (Suggestion von Anästhesie mit Realisierung von Bewegungsunfähigkeit nach Ach. 2. Ein zentraler Erregungsvorgang in der Hirnrinde (Lähmungserscheinungen insbesondere nach Apoplexie, ferner der Tierversuch durch elektrische oder chemische Reizung der Hirnrinde, sowie Exstirpation gewisser Partien des Zentralorgans). 3. Eine zu den Muskelorganen durch die motorischen Nerven geleitete Erregung. Bei den Reflexbewegungen fällt die bewußte Begleiterscheinung weg, da der unter 2. angegebene Erregungsvorgang nur bis zu den subkortikalen Teilen des Zentralnervensystems (Basalganglien, Rückenmark) fortschreitet. Die Abhängigkeit der Ausführung willkürlicher Bewegungen von der Funktion der Großhirnrinde zeigt vor allem die von Liepmann festgestellte Erscheinung der Apraxie und zwar in dem Sinne, daß die aus der Erinnerung auszuführenden Bewegungen der linken Hand nicht bloß an eine intakte rechte Großhirnhemisphäre, sondern auch an die Verbindung dieser Hemisphäre mit dem Sensomotorium der linken Hemisphäre gebunden sind. Die Prävalenz dieser Hemisphäre gegenüber der rechten erstreckt sich demnach nicht bloß auf das willkürliche Sprechen (Brocasches motorisches Sprachzentrum), sondern auf alle Körperbewegungen, deren Ausführung einer Zielvorstellung entspricht. Die Hervorbringung von Bewegungen, die in irgendeiner Form an Erinnerungselemente gebunden sind, also nach unserer Terminologie zu den inneren Willensbetätigungen gehören, ist ein Vorrecht der linken Hemisphäre, während willkürliche Bewegungen, welche sich auf unmittelbar in der Wahrnehmung gegebene Objekte beziehen, von den Muskelorganen der linken Körperhälfte auch ohne Beteiligung der linken Hemisphäre ausgeführt werden können. Die Unterscheidung zwischen der äußeren und inneren Willensbetätigung hat demnach ein physiologisches Korrelat dann, wenn sie sich nicht auf den Abschluß der Willensleistung durch eine Körperbewegung schlechthin bezieht, sondern darauf ob die Ausführung dieser Bewegung an Erinnerungsbilder gebunden ist oder nicht. Unter diesem Gesichtspunkte betrachtet gehören die Sprachbewegungen als symbolische Ausdrucksformen intellektueller Vorgänge zu den inneren Willensbetätigungen.

Der bisherigen experimentellen Untersuchung der äußeren Willenshandlung hat die erwähnte Trennung in der Regel nicht zugrunde gelegen. Sie ist vielmehr davon ausgegangen, die motorische Leistung unter verschiedenen Bedingungen zu untersuchen. Insbesondere suchte Mosso mit

Hilfe des Ergographen die Arbeitskurve, das Ansteigen und Abfallen der Leistung (Ermüdung) festzustellen. Für die Lehre vom Willen sind die Feststellungen von Kraepelin wichtig, nämlich daß insbesondere kurzdauerndes Ansteigen der Arbeitsleistung im Ergogramm auf Willenseinflüsse (Antriebe) zurückzuführen ist, sowie daß sich die Erleichterung der Auslösung von Willenshandlungen vor allem in einer Vermehrung der Hubzahl nachweisen läßt, während Veränderungen der Hubhöhe ihren inneren Grund vornehmlich in der Beschaffenheit des peripheren Muskelorgans besitzen. Die äußere Form der Willenshandlung und zwar als Ausdruck eines inneren willkürlichen Geschehens wurde neuerdings in eingehender Weise von Isserlin untersucht. Die Erscheinung des Rückstoßes, die sich an jede schnelle Bewegung anschließt und die eine dieser Bewegung entgegengesetzte Richtung besitzt, ist nicht auf eine Wirkung der Muskelelastizität (Rieger), sondern auf eine unwillkürliche Kontraktion der antagonistischen Muskeln (sekundäre Induktion nach Sherrington) zurückzuführen. Sie ist von Bedeutung für unsere fortlaufenden Willkürbewegungen, da diese den Rückstoß dauernd entweder benützen oder vermeiden. Ferner ist hervorzuheben, daß mit wachsendem Wege die Geschwindigkeit der Erregung wächst, so daß z. B. die Schreibgeschwindigkeit mit der Größe der Buchstaben zu- und abnimmt (Binet und Courtier, Groß, Isserlin). Dementsprechend steht auch die Geschwindigkeit des Bewegungsbeginns in gesetzmäßiger Beziehung zu der erreichten höchsten Geschwindigkeit. Die Beziehungen zwischen Weg, Geschwindigkeit und Gesamtdauer der Bewegung, welche diese als ein einheitliches Ganzes kennzeichnen, werden durch den Willensakt der Entschließung und die von ihm ausgehende motorische Einstellung determiniert (Isserlin). So erfährt die Lehre von der willkürlichen Determination (Ach) eine Bestätigung auch auf dem Gebiete der Muskelbewegung. Der Ablauf von wiederholt und fortlaufend ausgeführten Bewegungen steht unter dem Einflusse der Rhythmisierung, die zu einer Herabsetzung der Aufwendung von motorischer Energie führt.

3. Die Methoden zur Untersuchung der inneren Willensbetätigung. 3a) Die Reaktionsversuche. Astronomie und Physiologie — erstere durch die Untersuchung der persönlichen Gleichung, letztere durch Versuche zur Bestimmung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Nervenerregung — haben in methodologischer Beziehung den ersten Anstoß zur Entwickelung des heute sehr erweiterten psychologischen Arbeitsgebietes der Reaktionsversuche gegeben. Unter einem Reaktionsversuch versteht die Psychologie einen Vorgang, bei dem auf einen vorher bekannten oder nichtbekannten Reiz in einer irgendwie vereinbarten Weise mit einer Bewegung geantwortet wird. Da die auszuführende Bewegung auch eine Sprechbewegung sein und ihre Ausführung an innere Bedingungen geknüpft werden kann, welche ausgedehnte intellektuelle Prozesse voraussetzen, ist es ersichtlich, daß diese Reaktionsversuche zur Untersuchung der mannigfachsten geistigen Prozesse herangezogen werden können. Technisch sind zur Ausführung der Versuche im wesentlichen drei Einrichtungen nötig: 1. ein Apparat zur Applikation des Reizes. Seine Konstruktion ist abhängig von der sinnlichen Qualität des Reizes (Vorzeigeeinrichtung, Schallhammer u. dgl.). 2. Ein Apparat zur Ausführung der Bewegung, welche den Vorgang abschließt (Morsetaster, Schallschlüssel) und 3. geeignete Einrichtungen zur Messung der Dauer der Reaktionszeiten (Hippsches Chronoskop, $^1/_5$ Sek.-Uhr, Chronograph). Weiterhin ist die Methodik abhängig von der besonderen Art des einzelnen Reaktionsversuches. Die Reaktionsversuche lassen sich einteilen: I. in Reaktionen mit eindeutiger Zuordnung und II. in Reaktionen ohne eindeutige Zuordnung zwischen Reiz und Bewegung. Innerhalb dieser Gruppen sind wieder mehrere Unterarten zu unterscheiden. So innerhalb der ersten Gruppe die Reaktionen mit einfacher Zuordnung wie die sogenannten einfachen Reaktionen, bei denen in einander folgenden Versuchen stets auf den gleichen Reiz die gleiche Bewegung erfolgt (a-Methode von Donders) und die Erkennungsreaktionen, wo verschiedene Reize, z. B. Buchstaben, nach ihrer Auffassung mit der gleichen Bewegung, z. B. dem Loslassen des rechten Zeigefingers beantwortet werden. Ferner die Reaktionen mit mehrfacher Zuordnung, wo sukzessiv ein Reiz aus einer Mehrheit von zwei, drei oder vier usw. Reizen appliziert wird und auf jeden dieser Reize nur eine bestimmte, ihm allein zugeordnete Bewegung zu erfolgen hat. Hierher gehören z. B. die früher fälschlich als Wahlreaktionen bezeichneten Vorgänge. Weitere Unterarten der Reaktionen mit eindeutiger Zuordnung sind ferner die sogenannten bedingten Reaktionen, bei denen nur bedingungsweise reagiert wird, z. B. ausschließlich auf Reize einer bestimmten, der Versuchsperson (Vp) bekannten Qualität, während auf andere Reize (Nebenreize oder Vexierreize) keine Bewegung zu erfolgen hat (c-Methode von Donders), sowie endlich die Assoziationsreaktionen, die wieder in verschiedene Arten zerfallen.

Wenn wir hinzufügen, daß auch für die Reaktionen ohne eindeutige Zuordnung mehrere Unterarten aufgestellt sind und die verschiedenen Versuche noch nach der Qualität der Reize variiert werden können, dann ergibt sich, daß die Methodik der Reaktionsversuche im einzelnen außerordentlich vielseitig ist, und daß sie wie keine andere geeignet erscheint, die Erlebnisse systematisch der Selbstbeobachtung zu unterziehen. Die Selbstbeobachtung geschieht in der Nachperiode, d. h. in der sich unmittelbar an den Versuch anschließenden Zeit, stört also den Versuch selbst nicht. Als Vorperiode wird die zwischen dem vorbereitenden Signal und dem Eintritt des Reizes liegende Zeit (ca. 1 bis 3 Sekunden) bezeichnet, während die Hauptperiode das eigentliche Erlebnis von der Einwirkung des Reizes bis zur Ausführung der Bewegung in sich schließt. Besonderes Verdienst um die Ausbildung der Reaktionsmethoden hat sich Wundt und seine Schule erworben.

Eine zweckentsprechende Erweiterung hat die Methode der Reaktionsversuche neuerdings durch Isserlin erfahren, der mit Hilfe einer geeigneten Einrichtung auch die Form der die Reaktion abschließenden Bewegung (Zeigefinger) graphisch registriert (vgl. oben).

3b) Das kombinierte Verfahren. Während sich die Reaktionsversuche vor allem auf die Untersuchung der Willensvorgänge in ihrer Abhängigkeit von den Reizen erstrecken, sucht das kombinierte Verfahren (Ach) die Stärke des Willens selbst einer quantitativen Untersuchung zu unterziehen. Das Verfahren geht von der Ueberlegung aus, daß der Wirkungsgrad des Wollens einerseits von der Determination, d. h. der Willensnachwirkung, andererseits von den Widerständen abhängt, welche sich der Determination entgegenstellen. Sind diese Widerstände zu stark, so versagt die Macht des Wollens. Wenn wir demnach der Verwirklichung einer Absicht oder eines Vorsatzes künstlich innere Widerstände, z. B. durch andersartige Gewohnheiten im Vorstellungsablauf entgegenstellen, sind wir in der Lage, die Stärke des Willens oder die dynamische Seite des Wollens bestimmen zu können. Als Widerstände dienen bei dieser Willensmethode in der Regel vorher künstlich gestiftete Assoziationen und zwar zwischen sinnlosen drei- oder fünfbuchstabigen Silben. Die Stärke solcher Assoziationen hängt von der Zahl der Wiederholungen ab. Da diese beliebig variiert werden kann, sind wir in der Lage, beliebig starke Widerstände zu setzen. Je stärker die Widerstände sind, desto stärker muß auch die Willenskonzentration zur Ueberwindung dieser Widerstände sein. So kann auf indirekte Weise der Willensakt in jeder beliebigen Abstufung seiner Stärke hervorgerufen werden. In einem ersten Abschnitt des kombinierten Verfahrens werden demnach zunächst Reihen von sinnlosen Silben wiederholt geboten und gelernt. In einem zweiten Abschnitt sind sodann von der Versuchsperson gegen die reproduzierende Wirkung dieser Assoziationen, d. h. gegen diese assoziativen Widerstände gewisse Tätigkeiten auszuführen und zwar im Anschluß an das Erscheinen und Auffassen einer der gelernten Silben. Dem sinnlosen Material entsprechend sind diese Tätigkeiten rein formal, wie Umstellen des ersten und dritten Buchstaben der Reizsilbe, Bilden eines Reimes u. dgl. Die Zeitdauer der Reaktionen wird ähnlich wie bei den Reaktionsversuchen gemessen. Das Verfahren selbst muß völlig unwissentlich sein. Abgesehen von der quantitativen Bestimmung, die u. a. mit Hilfe der eintretenden falschen Reaktionen die Festlegung des assoziativen Aequivalents der Determination erlaubt, d. h. derjenigen Zahl von Wiederholungen einer Silbenreihe, welche eben überschritten werden muß, damit die gestiftete Assoziation und nicht die Determination den Ablauf des Geschehens bestimmt, gelingt es mit Hilfe des kombinierten Verfahrens auch den Willensakt in der stärksten Form seiner Ausprägung der psychologischen Beobachtung zugänglich zu machen und zwar in einer jederzeit der Nachprüfung unterwerfbaren Weise. Durch eine Reihe von Verfeinerungen (Ach, Gläßner, Rux), die einerseits die Art des verwendeten Silbenmaterials, andererseits die Hervorrufung des die Verwirklichung setzenden Willensaktes, d. h. die Ausschaltung der Prädetermination dieses Aktes betrafen, hat sich das kombinierte Verfahren als eine zur Untersuchung des Willens besonders geeignete Methode entwickelt.

3c) Die kontinuierliche Methode oder Serienmethode. Sie ist dadurch gekennzeichnet, daß die Versuchsperson gezwungen wird, in einer bestimmten Zeit eine bestimmte Arbeitsleistung zu vollziehen. Dementsprechend werden der Versuchsperson ununterbrochen Reize dargeboten und die Versuchsperson hat auf diese Reize gewisse Aufgabestellungen in kontinuierlicher Folge zu lösen. Zur quantitativen Bestimmung der Arbeitsleistung unter verschiedenen Bedingungen wird auch hier die Zeitdauer für die Lösung der einzelnen Aufgaben gemessen (Ach). Es handelt sich also um ununterbrochen einander folgende Reaktionsversuche, wobei die Geschwindigkeit der Aufeinanderfolge der einzelnen Reaktionen beliebig geändert werden kann. Bei großer Geschwindigkeit dieser Aufein-

anderfolge wird die Versuchsperson zu starker Willensanspannung und Aufmerksamkeitskonzentration gezwungen, da sie nur hierdurch die geforderte Arbeitsleistung bewältigen kann. Hierin beruht ein Vorteil dieser Methode gegenüber dem kombinierten Verfahren, nämlich insofern, als bei ihr eine vorherige Stiftung von Assoziationen zur Setzung von Widerständen nicht nötig ist. Ist in gewissen krankhaften Zuständen z. B. bei der traumatischen Neurose die Assoziierbarkeit der Vorstellungen stark herabgesetzt, dann versagt das kombinierte Verfahren zur Untersuchung des Willens, da assoziative Widerstände nicht gesetzt werden können. Die Serienmethode kann jedoch auch in diesen Fällen zur Untersuchung des Willens verwendet werden. Der Nachteil der Serienmethode ist der, daß eine Ausführung genauer Selbstbeobachtungen über den Ablauf der einzelnen Willensleistungen ausgeschlossen ist. Ein qualitativer Einblick in die verschiedenen Phasen des Willensprozesses kann demnach mit ihrer Hilfe nicht gewonnen werden. Dagegen ist sie zur Untersuchung einer fortlaufenden Willensanspannung und der Art und Weise, wie die Versuchsperson unter dem Motiv des Zwanges ihren Willen anspannt, besonders geeignet. Was die technische Seite der Methode betrifft, so ist nötig: 1. ein geeigneter Serienapparat zur ununterbrochenen Darbietung der Reize mit Einrichtungen zur Aenderung der Geschwindigkeit dieser Darbietung, 2. ein Reaktionsapparat zur Fixierung der Reaktionsbewegungen derart, daß die Lösung der gestellten Aufgaben ununterbrochen registriert wird. Bei sprachlichen Reaktionen eignet sich hierzu der Kontrolle wegen am besten die unmittelbare Verbindung einer Kontaktmembran mit einem Phonographen, 3. eine zeitmessende Einrichtung zur fortlaufenden Bestimmung der Reaktionszeiten, die eine der kurzen Dauer der Reaktionszeiten entsprechende Genauigkeit der Ablesung z. B. in $^1/_{1000}$ Sekunden gestattet (Chronoskop-Chronograph). Mit Hilfe eines derartigen Apparatkomplexes lassen sich z. B. ununterbrochene Leseversuche ausführen oder Additionen und Multiplikationen von Zahlen oder formale Tätigkeiten an sinnlosen Wörtern. Auch Assoziationsreaktionen, einfach oder mehrfach zugeordnete Reaktionen können als Unterlage der Serienmethode dienen. Endlich kann diese Methode auch in geeigneter Weise mit dem kombinierten Verfahren verbunden werden z. B. in dem Sinne, daß die gesamten Tätigkeiten oder einzelne derselben gegen vorher gestiftete Widerstände auszuführen sind.

4. Resultate der Untersuchung der inneren Willensbetätigung. 4a) Resultate der Reaktionsversuche. Für die Lehre vom Willen kommen hauptsächlich folgende Ergebnisse in Betracht. 1. Bereits die einfachsten experimentell hervorzurufenden Reaktionen, bei denen auf einen gleichbleibenden Reiz stets mit der gleichen Bewegung geantwortet wird, z. B. auf eine weiße Karte mit dem Loslassen des rechten Zeigefingers, zeigen, daß die Ausführung der Bewegung und infolgedessen die Qualität und Dauer des Erlebnisses abhängig ist von der vorbereitenden bewußten Einstellung, der Absicht der Versuchsperson, und der von dieser Absicht ausgehenden determinierenden Wirkung. Die Unterscheidung der einfachen Reaktionen in die sensorielle und die muskuläre Form (L. Lange) und die genauere Analyse derartiger Vorgänge zeigt dies in der klarsten Weise. Bei der ersteren Form besteht im allgemeinen die Einstellung, erst nach der vollständigen Erfassung des Reizes zu reagieren, bei der zweiten dagegen die Einstellung, möglichst rasch zu reagieren. Dementsprechend ist auch die Zeitdauer dieser Vorgänge in beiden Fällen wesentlich verschieden. Bei einfachen visuellen Reaktionen ist die mittlere Dauer der sensoriellen Form 150 bis 200 σ ($\sigma = {}^1/_{1000}$ Sek.), die der muskulären nur 100 bis 150 σ. Die ersteren werden deshalb auch von Wundt zweckmäßigerweise die verlängerten, die letzteren die verkürzten Reaktionen genannt. Die Dauer und die Vorliebe für die eine oder andere Form sind weiterhin abhängig von der individuellen Veranlagung. Auch der qualitative Ablauf ist von der Art der Einstellung in der Vorperiode abhängig. Nach einer extrem muskulären Einstellung, die in der Regel mit starken, intentionalen Spannungsempfindungen in dem Muskelorgan, in dem die Bewegung erfolgen soll, einhergeht, erfolgt bei visuellen Reaktionen die Bewegung unmittelbar nach der Auffassung einer „Veränderung“, ohne daß über die Qualität des aufgefaßten Reizes überhaupt etwas angegeben werden kann. Hier kommt es infolgedessen nicht selten zu falschen (vorzeitigen) Reaktionen. Bei der extremen sensoriellen Form dagegen wird erst nach der hinreichend klaren Auffassung des Reizeindruckes reagiert. Mit fortschreitender Uebung geht diese Reaktionsweise in der Regel in die verkürzte Form über. Hierbei zeigt sich die Erscheinung der sukzessiven determinierten Abstraktion, indem infolge der Determination möglichst rasch zu reagieren, bei dem wiederholten Ablauf des Prozesses mehr und mehr von der Qualität des Sinneseindruckes abstrahiert wird.

Dieser Vorgang der sukzessiv determinierten Abstraktion, der dazu führt, die Zielvorstellung (hier die Ausführung der Bewegung) auf dem kürzesten Wege zu verwirklichen, ist für die Oekonomie des

Handelns wichtig. Er zeigt sich insbesondere bei den mehrfach zugeordneten Reaktionen. Hier schließt sich an die Auffassung des Reizeindruckes bei ungeübten Personen zunächst die Reproduktion eines Mittelgliedes an, das seinerseits die Bewegung auslöst. Mit zunehmender Uebung verschwindet nach einer individuell verschieden langen Zeit dieses Mittelglied und zwar auch bei vierfach zugeordneten Reaktionen. Die Zeitdauer von zweifach zugeordneten visuellen Reaktionen beträgt etwa 400 σ, diejenige von akustischen Reaktionen ist etwas kürzer, am schnellsten verlaufen gewöhnlich (ähnlich wie bei den einfachen Reaktionen) die Reaktionen auf elektrische Reize. Mit der Zahl der Zuordnungen wächst die Dauer und die Streuung der Einzelwerte. Auch sind die individuellen Unterschiede bei mehrfach zugeordneten Reaktionen erheblich größer.

Mit der Uebung verkürzen sich im allgemeinen die Reaktionszeiten, nur die bedingten Reaktionen machen eine Ausnahme. Die Vexierreize führen nicht selten zu falschen Handlungen, so daß die Versuchsperson vorsichtiger wird und die konkrete Bezugsvorstellung (Reizeindruck), von der die Art der Reaktion abhängt, mit der fortschreitenden Wiederholung mehr beachtet. Dieses Verhalten, das für die richtige Ausführung von Handlungen wichtig ist, nennt man die sukzessive Attention. Auf die Vielgestaltigkeit des qualitativen (phänomenologischen) Verhaltens dieser Versuche kann nicht eingegangen werden.

Die Tatsache der eigenartigen Nachwirkung, welche von der Willenseinstellung ausgeht, läßt sich vor allem mit Hilfe von determinierten Assoziationsreaktionen und von Reaktionen ohne Zuordnung der Tätigkeit nachweisen. Unter den ersteren seien die Assoziationsreaktionen mit logischer Zuordnung (Watt) erwähnt, bei denen z. B. zu einem erscheinenden Wort ein untergeordneter Begriff ausgesprochen werden soll. Derartige Anordnungen zeigen, daß auf Grund der determinierenden Einstellung unter den assoziativen Reproduktionstendenzen jene verstärkt wird, welche dem Inhalte der Absicht entspricht. Dasselbe läßt sich bei Reaktionen nach der zuzweit erwähnten Art dann nachweisen, wenn bei zwei verschiedenen Versuchen der gleiche Reiz geboten wird, aber verschiedene Tätigkeiten ausgeführt werden, wenn also z. B. die beiden Ziffern 5 und 2 erscheinen und das erste Mal die Absicht zu addieren, das zweitemal die Absicht zu subtrahieren besteht. Die selektive Wirkung der Determination zeigt sich darin, daß bei guter Einstellung im ersteren Falle unmittelbar „7“, im zweiten Falle unmittelbar „3“ im Bewußtsein auftritt.

Den bisherigen Ergebnissen hat als quantitativer Maßstab die Reaktionszeit gedient. Von Isserlin wurde, wie schon oben erwähnt, ein anderer objektiver Maßstab zur Beurteilung des Verhaltens herangezogen, nämlich die Untersuchung der Form der die Reaktion abschließenden Bewegung. Diese Versuche bestätigen unsere Ausführungen und erweitern sie zugleich, da die vorherige Einstellung die Reaktion nicht nur im Sinne der abgekürzten oder verlängerten Reaktion determiniert, sondern auch die Form der Reaktionsbewegung in eindeutiger Weise bestimmt. Dabei drückt sich die Art der Einstellung in der Bewegungskurve wesentlich eindeutiger aus als in der Reaktionszeit. Die motorische Einstellung ist durch eine sich schnell entwickelnde und schnell verlaufende Bewegung, gewöhnlich mit Rückstoß gekennzeichnet, bei der sensoriellen Reaktion dagegen verläuft die Bewegung erheblich langsamer und weniger energisch. Insbesondere zur Feststellung individueller Unterschiede scheint die Bewegungskurve den Vorzug zu verdienen gegenüber der Reaktionszeit. So können Personen die gleiche Reaktionszeit haben, aber sehr verschiedene Bewegungskurven aufweisen.

Hervorgehoben sei endlich noch, daß die Reaktionszeiten vielfach auch als Mittel zur Untersuchung abnormer geistiger Leistungsfähigkeit z. B. im Zustande der Erschöpfung, oder unter der Wirkung von Arzneimitteln wie Alkohol, Brom, Koffein usw., ferner zur differentiellen Untersuchung von Geisteskranken herangezogen wurden (Kraepelin, Aschaffenburg, Ach usw.).

4b) Resultate des kombinierten Verfahrens. Hier kann nur auf jene Resultate hingewiesen werden, welche die Eigenart des Willens besonders hervortreten lassen. Die Willenshandlung erfährt durch entgegenstehende assoziative Widerstände in ihrer Dauer eine starke Hemmung (reproduktiv-determinierende Hemmung), so daß die Reaktionszeit nicht selten auf den dreifachen Betrag ihrer normalen Dauer ansteigt. Dabei erfolgt jedoch die Verwirklichung der Absicht bereits nach einer nur einmaligen Willenskonzentration gegen die Wirkung von Assoziationen, die zu ihrer Stiftung eine sehr große Zahl von Wiederholungen (100 und mehr) nötig hatten. Die Eigenart des Wollens zeigt sich demnach hier einerseits in ihrer dynamischen Ueberwertigkeit gegenüber den mechanisch erworbenen Assoziationen und andererseits in der eben betonten Eigenschaft der Determination als eines den Ablauf des geistigen Geschehens regulierenden Faktors. Wird ein Willensakt in energischster Form erlebt, so ist dieses Erlebnis ebenfalls in eigen-

tümlicher Weise gekennzeichnet und zwar durch 1. das anschauliche Moment (Spannungsempfindungen), 2. das gegenständliche Moment (Ziel- und Bezugsvorstellung, Zweck und Mittel), 3. das aktuelle Moment (die Betätigung „ich will wirklich"), 4. das zuständliche Moment (Bewußtseinslage der Anstrengung). Dementsprechend muß der Willensakt als ein spezifisches psychisches Erlebnis angesprochen werden. Er läßt sich nicht einfach in Empfindungen, Vorstellungen und Gefühle auflösen.

Der Verlauf der Willenshandlung, welche die Verwirklichung der im Willensakt antizipierten Stellungnahme des „Ich" darstellt, geschieht im Gegensatz zu den sogenannten unwillkürlichen Handlungen stets intentional, d. h. er wird mit der „Bewußtheit des Einverständnisses" erlebt. Mit der Verwirklichung, dem Eintreten des Erfolges (der determinierten Vorstellung) ist die Bewußtheit der Richtigkeit gegeben, d. h. ein Wissen, daß das Handeln bzw. der Vorstellungsablauf dem Inhalte des Vorsatzes entspricht. Das Ich erscheint so im Erlebnis als Ursache der Handlung. Hierdurch entsteht insbesondere nach dem wiederholten Erleben erfolgreicher Willenshandlungen die „Bewußtheit des Könnens". Der Erfolg selbst geht in der Regel mit einem starken Lustgefühle einher, sowie mit lebhaften Ausdrucksbewegungen. Der Mißerfolg dagegen ist von einem Unlustaffekt (Aerger) begleitet. Diese determinierten Gefühle (Lust, Unlust) sind Funktionen der Stärke der Willenskonzentration und zugleich abhängig von dem Temperament des Individuums. Die Ergebnisse des kombinierten Verfahrens haben zugleich interessante Aufschlüsse über die Lehre vom Temperament gegeben, nämlich in der Richtung, daß die Eigenart des Temperaments vor allem durch die individuelle determinierende Veranlagung bedingt ist. So ist z. B. das sanguinische Temperament mit seinem sorglosen, optimistischen, zur Selbstüberschätzung neigenden Verhalten in gesetzmäßiger Weise durch eine ursprünglich starke, aber mit der Zeit in ihrer Stärke sehr rasch nachlassende determinierende Nachwirkung der Willensanspannung gekennzeichnet.

Die Untersuchung des geübten Wollens hat die für die Pädagogik und Charakterbildung wichtige Tatsache ergeben, daß auch der Wille übungsfähig ist, d. h. daß die Determination unter dem Einflusse der Uebung eine Verstärkung und Erleichterung erfährt. Phänomenologisch nähert sich infolgedessen das innere Erleben eines sehr geübten Willensvorganges dem des schwachen Wollens, d. h. eines Wollens, bei dem es sich nicht um die Ueberwindung besonderer Widerstände handelt.

4c) Resultate der kontinuierlichen Methode. Während beim kombinierten Verfahren vor allem die dynamische Wirkung des Wollens hervortritt und der einzelne Willensakt als solcher den Gegenstand der Untersuchung bildet, läßt sich mit Hilfe der kontinuierlichen Methode die Art und Weise des unmittelbaren Zustandekommens einer Willenskonzentration, d. h. die unmittelbare Motivation der Willenshandlung untersuchen. Hier zeigt sich zunächst eine interessante Anpassungserscheinung des Willens, die in dem Schwierigkeitsgesetz der Motivation (Ach, Hillgruber, Wiedenberg) ihren Ausdruck findet. Dieses sagt: Die Schwierigkeit einer Tätigkeit ist das Motiv für eine stärkere Willensanspannung bzw. Aufmerksamkeitskonzentration in dem Sinne, daß mit der Schwierigkeitssteigerung triebartig die Willensanspannung zunimmt. Hierdurch kann unter Umständen der Charakter einer Arbeitsleistung für längere Zeit eine völlig veränderte Form annehmen. Auch gewisse kurz dauernde Besserleistungen bei kontinuierlicher Arbeit, die Kraepelin als Antriebe bezeichnet hat, so z. B. die Ermüdungsantriebe sind auf das Schwierigkeitsgesetz der Motivation zurückzuführen. Von besonders günstiger Wirkung ist ein derartiger zwangsmäßiger Antrieb bei dem Sanguiniker, bei dem Choleriker dagegen, dessen Motivierbarkeit an sich gesteigert ist, wirkt er weniger günstig. Da der Wille in ausgedehntem Maße der Uebung fähig ist und eine dauernde höhere Inanspruchnahme der Leistungsfähigkeit unmittelbar auch eine dauernde Erhöhung der Willensanspannung nach sich zieht, haben wir in der systematischen Verwendung dieser Tatsache ein wichtiges Mittel zur Erziehung des Willens und zwar im Sinne einer Erziehung zu konzentrierter Arbeit, die dem Einzelnen infolge der hohen Leistung auch Zeit zu hinreichender Erholung läßt.

Als unmittelbare Motive kommen abgesehen von den Reizeindrücken und der Geschwindigkeit ihrer Aufeinanderfolge für das Wollen vor allem auch die Gefühle in Betracht und zwar die Gefühle der Lust im Sinne der Beförderung des Wollens, die der Unlust im Sinne der Hemmung. Doch haben die Untersuchungen gezeigt, daß die Bedeutung dieser Motive geringer ist als vielfach aus theoretischen Ueberlegungen bzw. individuellen Erfahrungen angenommen wurde.

Abgesehen von der unmittelbaren Motivation der Willenshandlung unterscheiden wir mit Külpe noch eine Motivation des Willensentschlusses. Es ist dies jener Vorgang, den man gewöhnlich als Motivation

bezeichnet. Ebenso wie die Willenshandlung in der Regel durch Determination veranlaßt ist, kann auch der Entschluß durch die Nachwirkung eines anderen, früheren Willensaktes motiviert sein. In diesem Falle spricht man von einer Prädermination des Wollens. Ferner kann auch ein Willensakt ebenso wie die Willenshandlung assoziativ hervorgerufen sein, insbesondere wenn ein gleichartiges Geschehen wiederholt erlebt und infolgedessen relativ angenehm wurde. Da weiterhin eines der Hauptmotive unseres Wollens in der Erregung von Lust und in der Beseitigung von Unlust zu suchen ist, kommt es, daß die geübten und lustbetonten oder zu einer Lustbetonung führenden Handlungen eine so große Rolle im Leben der Gewohnheitsmenschen spielen. Jenen Motiven, die aus einer intellektuellen Ueberlegung resultieren, kommt im allgemeinen eine verhältnismäßig untergeordnete Bedeutung zu. Derartige Motivationsprozesse gehören zu jenem Gebiete, das man als willkürliche oder Wahlentscheidung bezeichnet. Hier findet zwischen einer Reihe von Möglichkeiten (Alternativen) eine Entscheidung statt, wobei diese Entscheidung als in Abhängigkeit von dem „Ich" stehend erlebt wird. Eine derartige Entscheidung trägt demnach, wie neuerdings auch Michotte und Prüm auf Grund experimenteller Untersuchungen betonten, das Kennzeichen der aktiven Betätigung oder des Bewußtseins des Handelns. Unter den der Wahlentscheidung unmittelbar vorhergehenden Vorgängen scheinen die intellektuellen Prozesse (Beurteilung der Alternativen) gegenüber den emotionalen Erlebnissen zu überwiegen. Die sogenannte freie Wahlentscheidung ist an den Zustand der vernünftigen Ueberlegung gebunden. Sie ist frei nur in dem Sinne, daß sich das „Ich" für einen simultan gegebenen Inhalt entscheidet, ohne hierzu notwendigerweise determiniert zu sein; der in der Sukzession gegebene Kausalzusammenhang erfährt infolgedessen keine Unterbrechung.

5. Theorien des Willens. Unter der großen Zahl der Willenstheorien seien folgende hervorgehoben:

1. Die Assoziationstheorie. Sie leugnet die Eigenart eines unter der Willensnachwirkung stehenden Ablauf des geistigen Geschehens und sucht diesen Ablauf ausschließlich auf Assoziation und Reproduktion zurückzuführen. Auch phänomenologisch wird die Eigenart der Willenserlebnisse geleugnet, diese stellen nur Komplikationen von Empfindungen, Vorstellungen und Gefühlen dar. So ist für Ebbinghaus der Wille der „vorausschauend gewordene Trieb". Aehnlich G. E. Müller, H. Münsterberg.

2. Die intellektualistische Theorie. Sie sieht die Eigenart des Wollens in einem Akte der Zustimmung oder Billigung, zeigt aber abgesehen von diesem Kriterium eines Werturteils erhebliche Differenzen (E. Meumann, E. Wentscher).

3. Die emotionale Theorie. Nach ihr wird das Wesen des Willens als ein Affekt- oder Gefühlsprozeß mit eigenartigem Verlaufe und Abschluß bezeichnet. So sieht Wundt die Willenshandlungen als Affekte an, die durch ihren Verlauf ihre eigene Lösung herbeiführen. Nach Pfänder ist das Charakteristische das Strebungsgefühl. Besonderes Gewicht auf die Gefühle (Wertgefühle) legt auch E. Wentscher.

4. Die voluntaristische Theorie. Nach ihr ist das Wollen als etwas Eigenartiges, als ein spezifisches seelisches Erlebnis aufzufassen, das sich nicht restlos in Empfindungen, Vorstellungen, Gefühle oder Verbindungen dieser Elemente auflösen läßt (N. Ach, H. Maier, Michotte).

Die kritische Stellungnahme gegenüber den drei ersten Theorien ergibt sich aus der Darstellung. Sie stehen mit den Ergebnissen der experimentellen Untersuchungen nicht im Einklang und sind zudem nicht in der Lage, zur Erklärung der Eigenart des willkürlichen Denkens, der Lehre vom Temperament, der Besonderheit der ästhetischen Kontemplation, die durch das Fehlen eines willkürlichen Verhaltens gekennzeichnet ist, und sonstiger seelischer Prozesse etwas beizutragen.

Literatur. ***H. Höffding,*** *Psychol., 4. Deutsche Ausgabe, 1908.* — ***S. Exner,*** *Pflüg. Arch. f. d. ges. Physiol.,* **48**, *1891.* — ***Ch. Bell,*** *The nervous system of the human body, 1830.* — ***H. Liepmann,*** *Drei Aufsätze aus dem Apraxiegebiet, 1908.* — ***N. Ach,*** *Ueber die Willenstätigkeit und das Denken, 1905.* — ***A. Mosso,*** *Die Ermüdung, Deutsch, 1892.* — ***E. Kraepelin,*** *Psychol. Arbeiten, Bd. I, 1896, Bd. III, 1901.* — ***M. Isserlin,*** *Ueber den Ablauf einfacher willkürlicher Bewegungen, Psychol. Arb., Bd. V, 1910.* — ***Rieger,*** *Untersuchungen über Muskelzustände, 1906.* — ***Sherrington,*** *The integrative Action of the nervous System, 1908.* — ***Binet et Courtier,*** *Revue philos.,* **35**, *1893.* — ***A. Gross,*** *Psychol. Arb., Bd. II, 1899.* — ***F. C. Donders,*** *Die Schnelligkeit psychischer Prozesse, Arch. f. Anatomie u. Physiol., 1868.* — ***W. Wundt,*** *Grundzüge der Physiolog. Psychologie, Bd. III, 6. Aufl., 1911.* — ***N. Ach,*** *Ueber den Willensakt und das Temperament, 1910.* — ***Derselbe,*** *Ueber den Willen, Unters. zur Psychol. u. Philos., Bd. I, Heft 1, 1910.* — ***Derselbe,*** *Eine Serienmethode f. Reaktionsversuche, ebenda, Heft 5, 1912.* — ***G. Glässner,*** *Ueber Willenshemmung und Willensbahnung, ebenda, Heft 7, 1912.* — ***C. Rux,*** *Ueber das assoziative Aequivalent der Determination, ebenda, Bd. II, Heft 1, 1913.* — ***L. Lange,*** *Neue Experimente über den Verlauf der einfachen Reaktion auf Sinneseindrücke, Wundts Philos.*

Stud., Bd. IV, 1887. — **H. J. Watt**, *Experim. Beiträge zu einer Theorie des Denkens, Arch. f. d. ges. Psychol., Bd. IV, 1904.* — **E. Kraepelin**, *Ueber die Beeinflussung einfacher psychischer Vorgänge durch einige Arzneimittel, 1892.* — **G. Aschaffenburg**, *Experimentelle Studien über Assoziationen, Psychol. Arb., Bd. I, 1896.* — **N. Ach**, *Ueber die Beeinflussung der Auffassungsfähigkeit durch einige Arzneimittel, Psychol. Arb., Bd. III, 1901.* — **A. Hillgruber**, *Fortlaufende Arbeit u. Willensbetätigung, Unters. zur Psychol. u. Philos., Bd. I, Heft 6, 1912.* — **W. Wiedenberg**, *Die perseverierend-determinierende Hemmung bei fortlaufender Tätigkeit, Unters. zur Psychol. u. Philos., Bd. I, Heft 8, 1913.* — **O. Külpe**, *Gött. Gel. Anz., 1907.* — **A. Michotte et E. Prüm**, *Etude expérimentale sur le choix volontaire et ses antécédents immédiats (Travaux du Labor. de Psychol. exp. de l'Univ. de Louvain, Vol. I), 1910.* — **H. Ebbinghaus**, *Grundzüge d. Psychologie, Bd. I, 2. Aufl., 1905.* — **G. E. Müller**, *Zur Analyse der Gedächtnistätigkeit u. des Vorstellungsverlaufes, 3. Teil, 1913.* — **H. Münsterberg**, *Die Willenshandlung, 1888.* — **E. Meumann**, *Intelligenz u. Wille, 2. Aufl., 1913.* — **E. Wentscher**, *Der Wille, 1910.* — **A. Pfänder**, *Phänomenologie des Wollens, 1900.* — **H. Maier**, *Psychol. des emotionalen Denkens, 1908.*

N. Ach.

Williamson

Alexander Williams.

Geboren am 1. Mai 1824 in Wandworth bei London, gestorben am 6. Mai 1904 zu London, wo er eine lange Zeit seines Lebens bis 1887 als Professor der Chemie am University College tätig war. Seine chemische Ausbildung hatte er in Deutschland bei L. Gmelin und Liebig erhalten. Seine wichtigsten Forschungen gehören der organischen Chemie an und fallen in das 6. Jahrzehnt des vorigen Jahrhunderts; sie betreffen die Bildung und die daraus endgültig abgeleitete Konstitution von Aethern. Nach dem englischen Original (Quart. Journ. Chem. Soc.) sind sie in Liebigs Annalen veröffentlicht. Durch diese Untersuchungen wurde er Hauptförderer der damals aufkommenden Typentheorie. In ihnen findet sich auch ein Gedanke geäußert und ausgeführt, der als Keim moderner Anschauungen betrachtet werden kann, der Gedanke nämlich, daß die Moleküle einer Lösung nicht aus denselben individuellen Atomen bestehen, sondern daß ein unablässiger Austausch zwischen diesen stattfindet. Sehr verdienstlich waren für England seine Schriften über naturwissenschaftlichen Unterricht sowie sein Lehrbuch Chemistry for students (1865). Williamson hat sich in scharfsinnigen Spekulationen auch auf physikalischem Gebiete betätigt. Ueber sein Leben und sein Wirken hat G. C. Forster in den Berichten der deutschen Chem. Ges. 44, 2253 sehr sorgfältig berichtet.

E. v. Meyer.

Windschliff.

Vgl. den Artikel „Atmosphäre. Geologische Bedeutung".

Winkelmann

Adolph.

Geboren am 17. Oktober 1848 in Dorten in Westfalen, gestorben am 24. Juni 1910 in Jena. Er ging 1867 auf die Universität, studierte in Bonn, Heidelberg, Berlin, promovierte 1872 in Bonn, habilitierte sich 1873 in Aachen, wurde 1877 Ordinarius für Physik in Hohenheim, 1877 in Jena. Winkelmann hat Untersuchungen über Wärmeleitung und Reibung der Gase unternommen, über Verdampfungsgeschwindigkeit, über den Dehnungszustand der Gläser u. a. m. In weiteren Kreisen bekannt wurde er durch die Herausgabe des Handbuches der Physik, dessen erste Auflage 1896, dessen zweite 1809 erschien.

Literatur. *Elektrotechn. Zeitschr. 1910 Nekrolog von* **Baedeker**.

E. Drude.

Winkelmessung.

1. Einheiten. 2. Messungsmethoden: a) Direkte Vergleichung mit Kreisteilungen. b) Indirekte Methoden. 3. Meßinstrumente und ihre Anwendung: a) Winkelmaß. b) Transporteur. c) Anlegegoniometer. d) Meßtisch. e) Geodätische Absteckinstrumente. f) Universalinstrument. g) Theodolit und astronomische Instrumente. h) Bussoleninstrumente. i) Spiegelsextant und Prismenkreis. k) Goniometer. l) Raumwinkelmesser. 4. Herstellung und Untersuchung von Kreisteilungen: a) Kreisteilmaschine. b) Bestimmung von Teilungsfehlern.

1. Einheiten. In rein mathematischen Untersuchungen ist es gebräuchlich, den Winkel zwischen zwei sich im Punkt o (Fig. 1) schneidenden Geraden oa und ob zu

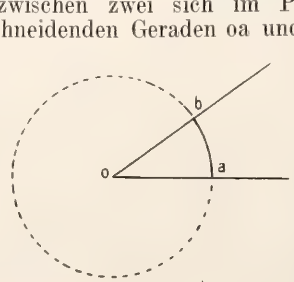


Fig. 1.

messen durch die Länge des zwischen a und b liegenden Bogens eines Kreises mit dem Zentrum o, bezogen auf den Radius des Kreises als Längeneinheit; die Dimension

des Winkels gleich Bogen dividiert durch Radius ist also Null, und die Winkeleinheit ist eine a priori gegebene Größe, im Gegensatz zu den physikalischen Fundamentalgrößen Länge, Masse und Zeit. Der praktischen Benutzung jener Winkeleinheit aber steht der Uebelstand entgegen, daß der dem Radius gleiche Bogen sich nur mit beschränkter Genauigkeit realisieren läßt. Als praktische Winkeleinheiten benutzt man daher einfache Bruchteile des dem vollen Kreisumfange entsprechenden Winkels, also einer ebenfalls mathematisch exakt definierten Grundeinheit. Der Willkür überlassen bleibt nur die Art der Unterteilung; bei weitem am gebräuchlichsten ist seit den ältesten historischen Zeiten die Teilung in 360 Grade (360^0), und weiter des Grades in 60 Minuten ($60'$) und der Minute in 60 Sekunden ($60''$); die weitere Teilung der Sekunde in 60 Tertien ist zugunsten dezimaler Unterteilung schon längst aufgegeben. Geringe Verbreitung hat trotz ihrer großen Vorteile für die rechnerische Verwendung die dezimale Unterteilung des rechten Winkels ($90^0 = 100^{\infty}$, $1^{\circ} = 100^{-}$, $1^{-} = 100^{=}$) gefunden, da der allgemeine Uebergang hierzu gar zu große praktische Umwälzungen bedingen würde.

Als Winkel zwischen zwei sich nicht schneidenden Geraden definiert man den Winkel zwischen der einen und einer zur andern parallelen, die erste schneidenden Geraden; den Winkel zwischen zwei Ebenen mißt man durch den Winkel zwischen zwei in ihnen liegenden, zu ihrer Schnittlinie rechtwinklig stehenden Geraden. Raumwinkel, die von drei oder mehr sich in einem Punkt schneidenden Ebenen eingeschlossen sind, können gemessen werden durch das Verhältnis der Fläche, die jene Ebenen aus der Oberfläche einer um ihren Schnittpunkt als Zentrum gezogenen Kugel herausschneiden, zur ganzen Kugeloberfläche; oft drückt man sie auch in Quadratgraden aus (ganze Kugeloberfläche $= \frac{360^2}{\pi} = 41\,252.96$ Quadratgraden).

2. Messungsmethoden. Je nach der substantiellen Grundlage der zu messenden Winkel, in zweiter Linie auch je nach den verfügbaren Hilfsmitteln oder der angestrebten Genauigkeit, werden die Winkelgrößen direkt gemessen oder rechnerisch aus Linienmessungen mit Benutzung trigonometrischer Funktionen abgeleitet.

2a) Direkte Vergleichung mit Kreisteilungen. Alle direkten Winkelmessungen beruhen auf einer Projektion des zu messenden Winkels auf eine mechanisch hergestellte Kreisteilung; die Ablesung eines solchen kreisförmigen Maßstabes geschieht genau wie bei linearen Maßstäben entweder durch Schätzung der Bruchteile eines Teilungsintervalls nach Augenmaß, oder mittels Nonius (vgl. Bd. VI, S. 46), dessen Teilung sich auf einem zum Teilkreis konzentrischen Kreise oder Kreisbogen befindet, oder am genauesten mit Ablesemikroskopen mit Okular-Schraubenmikrometer (s. Bd. VI S. 46 bis 47). Eigentlich mißt man mit solchen Mikrometermikroskopen nicht Winkel- sondern Sehnenbruchteile; praktisch braucht man aber auf diesen Unterschied nicht Rücksicht zu nehmen, da der hierdurch begangene Fehler weit unterhalb der unvermeidlichen Einstellungsfehler liegt; selbst bei verhältnismäßig grober Teilung, z. B. in Sechstelgrade, bleibt dieser Fehler auch im schlimmsten Falle unter $0{,}001''$. Bei genauen Messungen muß eine etwaige zeitliche Veränderlichkeit des Winkelwerts einer Schraubenumdrehung berücksichtigt werden; zum Zweck rechnerischer Erleichterung ist es vorteilhaft, die Abweichung von dem durch die Bezifferung der Schraubentrommel gekennzeichneten Nominalwert möglichst klein zu halten, was sich leicht dadurch bewerkstelligen läßt, daß man die Entfernung des Mikroskopobjektivs von der Fadenebene passend ändert und das Mikroskop darauf wieder scharf auf die Teilung einstellt.

2b) Indirekte Methoden. Eine sehr häufig angewandte Methode zur Messung kleiner Winkel ist die Poggendorffsche Spiegelablesung. Sind kleine Drehungen eines Instrumententeils um eine Achse zu messen, so befestigt man an ihm einen Planspiegel parallel zur Drehungsachse und visiert mit einem Fernrohr aus der Richtung senkrecht zur Spiegelebene eine lineare Skala an, die dicht neben dem Fernrohr aufgestellt ist; statt ebener Skalen benutzt man auch wohl zylindrisch gekrümmte, in welchem Falle die Zylinderachse in die Spiegelebene, nicht etwa in die Drehungsachse fallen soll. Es ist zweckmäßig, Fernrohr und Skala so aufzustellen, daß das Bild des Nullpunkts der Skala in der Ruhelage des Instrumentes mit dem im Gesichtsfeld des Fernrohrs ausgespannten Faden zusammenfällt. Erfolgt nun eine Drehung, so fällt mit dem Okularfaden ein Skalenstrich zusammen, der vom Spiegel aus gesehen (s. Fig. 2) um den doppelten Drehungswinkel vom Nullpunkt entfernt ist. Benutzt man eine ebene Skala, so ist $\mathrm{tg}\, 2\alpha = \frac{s}{e}$, wenn mit α der Drehungswinkel, mit s die Entfernung des anvisierten Skalenstrichs vom Nullpunkt, und mit e die Entfernung der Skala vom Spiegel (nicht von der Drehungsachse) bezeichnet wird. Die Entfernung

des Fernrohrs ist prinzipiell belanglos; nur die scheinbare Größe des Skalenbildes im Gesichtsfelde ist umgekehrt proportional der Summe der Entfernungen des Spiegels von der Skala und dem Fernrohrobjektiv. Um

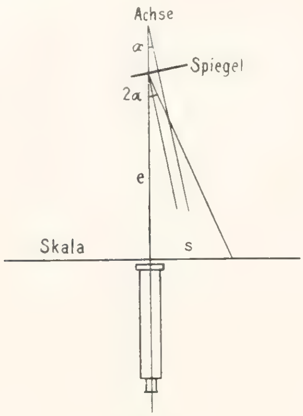


Fig. 2.

gleichzeitig mehreren Zuschauern solche Ablesungen zu ermöglichen, ersetzt man das Fernrohr durch einen Glühfaden oder beleuchteten Spalt und den Planspiegel durch einen Hohlspiegel von passender Brennweite, der auf der Skala ein Bild der Lichtquelle entwirft.

Zu sehr genauen Messungen kleiner Neigungen gegen den Horizont eignet sich vorzüglich die Röhrenlibelle (s. Bd. VIII S. 457 ff.), die zu diesem Zweck mit einer eingeätzten Skala versehen wird, die dann die Rolle einer Kreisteilung spielt, während die Blasenenden als Indices wirken. Die in Bogensekunden ausgedrückte Neigungsänderung, die erforderlich ist, damit sich die Niveaublase um einen Skalenteil verschiebt, nennt man den Niveauwert: dieser beträgt bei den empfindlichsten für astronomische Zwecke gebräuchlichen Niveaus etwa 1″; für kleine transportable Instrumente verwendet man auch solche bis zu 60″ Teilwert. Große Sorgfalt erfordert die Herstellung einer gleichmäßigen Krümmung der inneren Röhrenwand; man findet zuweilen Niveaus, deren Teilwert an einer Stelle der Skala bis zum Doppelten des Werts an anderen Stellen beträgt. Wie hoch diese Anforderungen sind, erhellt daraus, daß der Krümmungsradius eines Sekundenniveaus mit 2,5 mm Teilungsintervall rund 500 m beträgt; bei den vollkommensten Niveaus ist der Niveauwert innerhalb weniger Prozent konstant. Zur Untersuchung von Niveaus auf Gleichförmigkeit der Krümmung und zur Bestimmung des absoluten Betrages des Niveauwertes werden besondere Instrumente gebaut; in der einfachsten Ausführung besteht ein solcher Niveauprüfer aus einem T-förmigen, mit verschiebbaren, V-förmig ausgeschnittenen Lagern zum Auflegen der Libellen ausgerüsteten Träger mit drei Fußschrauben. Die an den Enden des kurzen Querbalkens des T befindlichen Fußschrauben spielen nur eine untergeordnete Rolle, die dritte dagegen am Ende des Längsbalkens ist eine genau gearbeitete Mikrometerschraube mit Teilkreis und Index. Um den Teilwert dieser Schraube zu bestimmen, benutzt man entweder die Poggendorffsche Methode oder man legt ein Visierfernrohr statt einer Libelle in die Lager, stellt in genügend großer Entfernung davor einen Maßstab senkrecht auf und visiert diesen bei verschiedenen Einstellungen der Mikrometerschraube an; ändert sich die Skalenablesung bei einer vollen Schraubenumdrehung um die Strecke a, und ist die Entfernung der Skala von der Verbindungslinie der Hilfsfußschrauben e, so ergibt sich der Winkelwert einer Schraubenumdrehung gleich $206265\,\frac{a}{e}$ Bogensekunden. Da ein in einem Niveauträger festgeklemmtes Niveau oft eine merklich andere Krümmung annimmt als in freiem Zustande, so sollte der Niveauwert immer im Gebrauchszustande bestimmt werden; handelt es sich z. B. um ein Hängeniveau, so legt man in die Lager des Niveauprüfers ein passendes Rohr, an das man den Niveauträger wie an die zugehörige Instrumentenachse hängt. Es gibt auch Niveauprüfer, auf die man ganze Instrumente mit den zugehörigen Niveaus stellen kann; um die Mikrometerschraube nicht zu schädigen, wird das ganze so ausbalanciert, daß die Schraube nur mit geringem Druck auf ihrem Lager aufliegt.

Eine namentlich in der Astronomie sehr viel benutzte indirekte Methode der Messung kleiner Winkel bilden die Mikrometermessungen. Am häufigsten angewandt werden Fernrohre mit Okularschraubenmikrometer. Auf konstruktive Einzelheiten und Messungsmethoden kann hier nicht eingegangen werden; erwähnt sei nur noch das eigenartige Heliometerprinzip. Zerschneidet man ein Fernrohrobjektiv in zwei Hälften, deren getrennte Fassungen in Schlittenführungen gelagert und mit Skala und Index zur Messung der gegenseitigen Verschiebung ausgerüstet werden, so geben die beiden Objektivhälften nur dann einfache Bilder, wenn sie sich in derselben gegenseitigen Lage befinden, wie vor dem Zerschneiden; verschiebt man sie aber, so liefern sie Doppelbilder, deren lineare Entfernung gleich der Verschiebung ist, wenn das Objekt unendlich weit entfernt ist. Um die Winkel-

entfernung zweier Objekte a und b zu messen, bringt man einmal das von der einen Objektivhälfte entworfene Bild a' mit dem von der anderen Hälfte gelieferten Bilde b'' zur Deckung, und verschiebt hiernach die Objektivhälften so, daß sich a'' mit b' deckt; dann ist die Differenz der beiden Skalenablesungen dividiert durch die im Maßstab der Skala ausgedrückte Brennweite des Objektivs gleich der Tangente der doppelten Winkelentfernung der Objekte.

3. Meßinstrumente und ihre Anwendung. Der weit größte Teil der Winkelmeßinstrumente dient dazu, beliebige Winkel zu messen, und enthält dementsprechend als Hauptbestandteil eine Kreisteilung. Nur in seltenen Fällen kommen Instrumente in Frage, die ähnlich wie die Endmaßstäbe nur bestimmte Längen, nur einen bestimmten Winkel zu messen oder zu konstruieren gestatten.

3a) Winkelmaß. Das einzige, sehr oft benutzte Instrument dieser zweiten Gruppe, der rechte Winkel, braucht hier nicht eingehender behandelt zu werden; höchstens wäre zu erwähnen, daß man, wenn es sich um Messung des rechten Winkels zwischen zwei Ebenen handelt, darauf achten muß, daß mindestens der eine Schenkel des Winkelmaßes rechtwinklig auf der Kante des zu messenden ebenen Winkels steht; um diese Bedingung bequem erfüllen zu können, erhalten die zu solchen Zwecken bestimmten Winkelmaße verhältnismäßig breite, zur Ebene des rechten Winkels senkrechte Flächen. Außer für den rechten Winkel stellt man Winkelmaße allenfalls noch für 45°, 60° und 30° her; Universalwinkelmaße zur Messung beliebiger Winkel, bestehend aus zwei durch ein Scharnier verbundenen Linealen, dienen wie der Zirkel bei Längenmessungen nur zur Uebertragung des zu messenden Winkels auf den eigentlichen Winkelmaßstab, den

3b) Transporteur. Auch dieses allbekannte Instrument braucht hier nicht näher beschrieben zu werden.

3c) Anlegegoniometer. Durch Vereinigung des Transporteurs mit dem Universalwinkelmaß zu einem Instrument erhält man das für rohe kristallographische Zwecke gebräuchliche Anlegegoniometer; ein mit dem Zentrum der Kreisteilung zusammenfallendes Scharnier verbindet den Transporteur mit einem Lineal, dessen Verlängerung (Alhidade) einen Index oder Nonius zur Ablesung des Winkels zwischen der Kante des Lineals und einer festen, dem Durchmesser 0° bis 180° parallelen Kante trägt.

3d) Meßtisch. Die Feldmesser benutzen für Geländeaufnahmen in großem Maßstabe eine horizontale, mit Zeichenpapier bespannte Tischplatte auf dreibeinigem Stativ. Um die horizontale Richtung nach einem Geländepunkt auf dem Meßtischblatt abzubilden, visiert man den Punkt mit einem Diopterlineal (Fig. 3) an und zeichnet die Richtungslinie ein. Zum Messen der Winkel zwischen den gezeichneten Linien dient ein Transporteur. Statt des Diopterlineals wird jetzt meist die Kippregel benutzt, ein Lineal, auf dem ein um eine horizontale Achse drehbares Fernrohr angebracht ist, dessen Absehenslinie (die Verbindungslinie zwischen dem Fadenkreuz und dem hinteren Hauptpunkt des Objektivs) mit der Zeichenkante des Lineals in derselben Vertikalebene liegt; meist ist es noch mit einem geteilten Kreise zur Messung von Höhenwinkeln versehen.

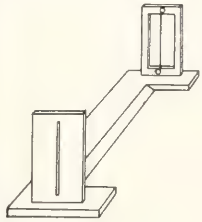


Fig. 3. Diopterlineal.

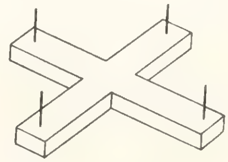


Fig. 4. Winkelkreuz.

3e) Geodätische Absteckinstrumente. Für Zwecke der niederen Geodäsie sind verschiedenartige Instrumente im Gebrauch, die zum Abstecken gerader Linien oder rechter Winkel im Gelände dienen. Die Kreuzscheibe besteht in der rohesten Form aus einem rechtwinkligen Kreuz von Stäben, die an ihren Enden Nadeln zum Visieren tragen (Fig. 4). Etwas größere Genauigkeit erzielt man durch Verwendung von Diopterspalten statt der Nadeln. Gewöhnlich werden die Diopter abweichend von der in Figur 3 dargestellten Form so eingerichtet, daß man in beiden Richtungen hindurchvisieren kann; das erzielt man dadurch, daß über dem engen Okularspalt der einen Seite ein breiter Spalt mit Visierdraht angebracht wird, und umgekehrt auf der gegenüberliegenden Seite, wobei dafür zu sorgen ist, daß beide Drähte und beide Okularspalten in derselben Vertikalebene liegen. Noch größere Visiergenauigkeit gewährleisten Winkelspiegel und Winkelprisma, deren Wirkungsweise in den schematischen Figuren 5 und 6 dargestellt ist; die tatsächliche Genauigkeit hängt von der Richtigkeit der Winkel zwischen den Spiegeln oder den Prismenflächen ab. Ihr Vorzug gegenüber den Diopterinstrumenten beruht hauptsächlich darauf, daß sie keiner festen Aufstellung bedürfen, sondern freihändig zu benutzen sind.

3f) Universalinstrument. Dieses

wichtigste von allen Winkelmeßinstrumenten, aus dem sich eine große Anzahl anderer, zu spezielleren Zwecken dienender ableiten läßt, dient zur Messung beliebiger Richtungen im Raume, die auf ein nach dem Horizont orientiertes Polarkoordinatensystem bezogen werden. Als Hauptachse dieses Systems dient die Lotrichtung; der Winkel, den die Richtung vom Instrument nach einem Objekt mit der Zenitrichtung bildet, heißt Zenitdistanz des Objekts. Die zweite Polarkoordinate, das Azimut, ist der Winkel zwischen der Vertikalebene, in der das Objekt liegt, und dem Meridian. Statt der Zenitdistanz gibt man oft ihr Komplement, die scheinbare Höhe über dem Horizont an, und nennt danach das Universalinstrument auch Altazimut oder Azimut- und Höheninstrument. Seine Einrichtung ist in den Hauptzügen folgende. Ein mit drei Fußschrauben versehenes Untergestell (s. Fig. 7) trägt einen geteilten Horizontalkreis und die Lagerbuchse für eine durch dessen Zentrum gehende Vertikalachse. Mit dieser fest verbunden ist ein Alhidadenkreis mit zwei diametral gegenüberliegenden Nonien oder Ablesemikroskopen und zwei Trägern für die V-förmig ausgeschnittenen Lager für eine Horizontalachse. An dieser wiederum ist rechtwinklig ein Visierfernrohr und ein Vertikalkreis befestigt; die Nonien für diesen werden meist auf einem Vollkreise angebracht, der konzentrisch drehbar auf der Vertikalachse sitzt und fest mit einem Höhenniveau verbunden ist. Dienen jedoch Mikroskope zur Ablesung des Vertikalkreises, so befestigt man sie und das Höhenniveau durch kräftige Streben an einer um die Horizontalachse drehbaren Buchse, von der ein Arm nach unten zwischen eine am Mittelteil (Vertikalachse usw.) gelagerte Stellschraube und eine dagegenwirkende Feder ragt. Ein anderer ähnlicher Arm, der sich an die Horizontalachse festklemmen und unten ebenfalls durch eine gegen eine Feder wirkende Schraube bewegen läßt, gestattet Feinbewegung in Zenitdistanz. Ebenso läßt sich der Mittelteil mit dem Unterteil (Horizontalkreis) durch eine mit Feinbewegung versehene Klemme verbinden. Endlich ruht auf den Zapfen der Horizontalachse ein Aufsatzniveau. Folgende Bedingungen soll das Instrument im Idealfalle erfüllen: 1. Die Absehenslinie des Fernrohrs soll auf der Horizontalachse rechtwinklig stehen; der Unterschied zwischen dem tatsächlich vorhandenen Winkel und dem rechten heißt Kollimationsfehler. 2. Die beiden Zapfen der Horizontalachse sollen gleichdicke Kreiszylinder mit zusammenfallender Achse sein. 3. Die Horizontalachse soll rechtwinklig zur Vertikalachse stehen. Wie man die Vertikalachse unter

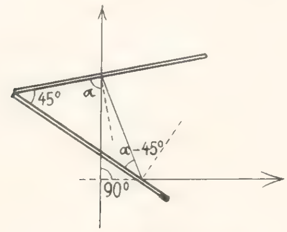


Fig. 5. Winkelspiegel.

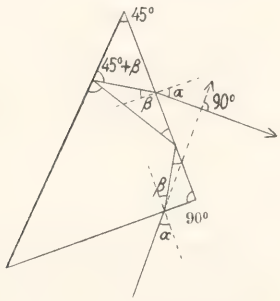


Fig. 6. Winkelprisma.

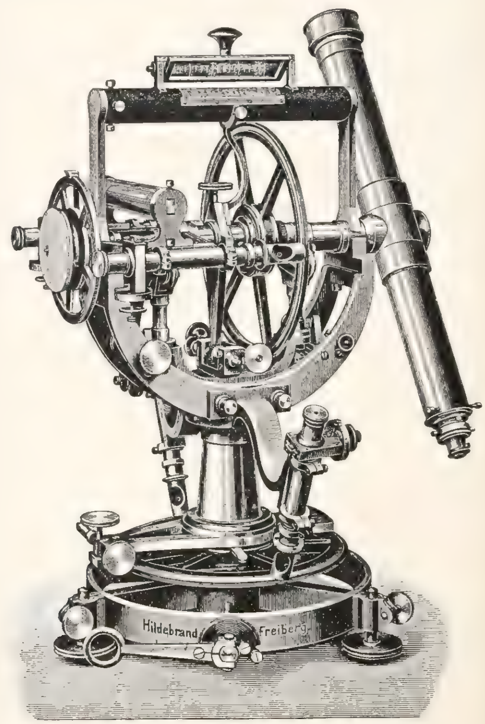


Fig. 7. Universalinstrument.

Benutzung des Höhenniveaus für den Gebrauch vertikal stellt, ist im Artikel „Richtungen" (Bd. VIII S. 459) geschildert; statt des Höhenniveaus kann ebensogut das Achsenniveau benutzt werden, oder auch beide gleichzeitig. Natürlich wird man sein Ziel nie absolut genau erreichen und muß erforderlichenfalls die Wirkung der noch vorhandenen Neigung auf die Messungen rechnerisch berücksichtigen. Um die unter 3 genannte Bedingung möglichst genau zu erfüllen, ist mindestens das eine Lager für die Horizontalachse durch entgegenwirkende Schrauben korrigierbar. Man prüft den Achsenwinkel, indem man das Achsenniveau abliest, die Horizontalachse mit dem Niveau in den Lagern umlegt und eine Drehung von 180° um die Vertikalachse ausführt, wonach die Niveauablesung mit der ersten übereinstimmen muß, auch wenn die Zapfen der Horizontalachse nicht gleichdick sein sollten. Um den Unterschied der Zapfendicken und zugleich den Nullpunkt des Achsenniveaus und die Neigung der Horizontalachse gegen den Horizont zu bestimmen, verfährt man folgendermaßen. Angenommen die Bezifferung der Niveauskala laufe in der ersten Lage von links nach rechts und das Mittel aus den Ablesungen beider Blasenenden sei n_1. Erhält man, nachdem man das Niveau umgesetzt hat, aus den Ablesungen einen anderen Wert n_2, so wäre die Neigung der Achse bei gleicher Zapfendicke $i_1 = p \cdot \frac{n_2 - n_1}{2}$ wenn mit p der Winkelwert eines Niveauteils bezeichnet wird, und zwar liegt bei positivem i_1 das linke Achsenende höher. Legt man dann die Achse vorsichtig in den Lagern um, ohne daß die Lager selbst ihre Lage gegen den Horizont verändern, so geben die Niveauablesungen n_3 (Null links) und n_4 (Null rechts) im Falle ungleicher Zapfen einen andern Wert $i_2 = p \cdot \frac{n_4 - n_3}{2}$; ist $i_2 < i_1$, so bedeutet das, daß der jetzt rechts liegende Zapfen dicker ist als der linke. Sind die Niveaufüße in demselben Winkel ausgeschnitten wie die Achsenlager, so würde das Niveau, falls beide Lager in genau gleicher Höhe liegen, doppelt so stark gegen den Horizont geneigt sein wie die Achse, d. h. die Verbindungslinie der Mittelpunkte der Zapfen; i_1 und i_2 sind daher keineswegs die Neigungen der Achse in den beiden Fällen, sondern im ersten ist die Neigung $i_1 + \frac{i_2 - i_1}{4}$ und im zweiten $i_2 - \frac{i_2 - i_1}{4}$. Um sich zu überzeugen, ob die Lager sich beim Umlegen der Achse verstellt haben, wodurch die Bestimmung der Zapfendifferenz illusorisch würde, und um etwaige Nullpunktänderungen des Niveaus unschädlich zu machen, muß die Bestimmung natürlich mehrmals wiederholt werden. Nun wäre noch der unter 1 genannte Kollimationsfehler zu prüfen. Sitzt das Fernrohr in der Mitte der Horizontalachse, so visiert man ein fernes Objekt nahe dem Horizont an, liest den Horizontalkreis ab, dreht beide Achsen um 180° und wiederholt die Einstellung und Kreisablesung; um eine etwaige Schlotterung der Vertikalachse und eine Exzentrizität des Horizontalkreises unschädlich zu machen, sind immer beide Nonien oder Mikroskope abzulesen und das Mittel aus beiden gilt erst als vollständige Kreisablesung. Ist der Kollimationsfehler Null, so müssen die Kreisablesungen in beiden Lagen übereinstimmen; sind sie verschieden, so ist ihre halbe Differenz, falls das Objekt nicht weit über oder unter dem Horizont liegt, gleich dem Kollimationsfehler. Ist das Fernrohr an einem Ende der Achse befestigt, so müssen zur Kollimationsfehlerbestimmung entweder zwei Objekte benutzt werden, die voneinander ebensoweit entfernt sind wie die beiden Lagen des Fernrohrs, oder man muß bei nur einem Objekt die parallaktische Wirkung rechnerisch berücksichtigen; ist D die Entfernung des Objekts, d die Entfernung des Fernrohrs von der Vertikalachse, und läuft die Bezifferung des Horizontalkreises im Sinne des Uhrzeigers, so muß sie Kreisablesung bei Fernrohr rechts um $206265'' \cdot \frac{d}{D}$ vermehrt, bei Fernrohr links vermindert werden, um die Richtung auf das Zentrum des Instruments zu beziehen. Bei der Messung von Zenitdistanzen ist stets in unmittelbarem Anschluß an die Kreisablesung auch das Kreisniveau abzulesen (das ist empfehlenswerter als das Verstellen der Alhidade vor der Kreisablesung, um jedesmal gleiche Niveauablesung zu erzielen) und die Kreisablesung rechnerisch auf eine mittlere Niveaueinstellung zu reduzieren. Hat man ein Objekt einmal mit Fernrohr rechts, dann mit Fernrohr links eingestellt, so ist seine Zenitdistanz gleich der halben Differenz der beiden reduzierten Kreisablesungen, vorausgesetzt daß Kollimationsfehler und Neigung der Horizontalachse vernachlässigt werden dürfen; bei kleinen Zenitdistanzen kann der Einfluß dieser Fehler sehr merklich werden, wie man schon daraus ersieht, daß das Zenit selbst bei genau horizontaler Achse und von Null verschiedenem Kollimationsfehler überhaupt nicht eingestellt werden kann.

Als besonders bei größeren Universalinstrumenten oft angewandte konstruktive Eigentümlichkeit ist noch das „gebrochene"

Fernrohr zu erwähnen. Befestigt man das Fernrohr in der Mitte der Horizontalachse, so lassen sich Objekte in der Nähe des Zenits gar nicht beobachten, so daß die astronomische Verwendung unangenehm eingeschränkt ist; etwas läßt sich der Verwendungsbereich zwar erweitern durch ein vor das Okular gesetztes rechtwinkliges Prisma (Fig. 8), das einen schon in den Stand setzt, etwas näher an die Zenitstellung heranzugehen. Verlegt man aber, um diesen Uebelstand ganz zu beseitigen, das Fernrohr ans Ende der Achse, so leidet darunter die Stabilität, und namentlich tritt eine Durchbiegung der Achse von sehr merklichem Betrage auf, so daß der Kollimationsfehler von der Zenitdistanz abhängig wird. Auch bei dieser immerhin häufigen Konstruktion verwendet man gern das Okularprisma, um eine bequemere Kopfhaltung beim Beobachten zu erzielen; man stellt es so, daß man in jeder Lage des Fernrohrs parallel zur Achse, also horizontal hineinblickt. Beim gebrochenen Fernrohr nun ist ein solches Prisma, natürlich von entsprechenden Dimensionen, zwischen Objektiv und Okular geschaltet, und zwar ruht das Prisma in der Mitte der Horizontalachse, von der also nur die Objektivhälfte des Fernrohrs rechtwinklig abgeht, während die eine Hälfte der Achse selbst als Okularhälfte dient. Hierdurch ist man in Stand gesetzt, die Lagerträger für die Achse niedriger, also stabiler zu gestalten, und erzielt überhaupt eine weit bequemere Handhabung des Instruments.

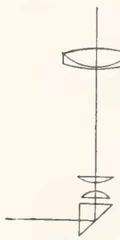


Fig. 8.

3g) Theodolit und astronomische Instrumente. Der Theodolit unterscheidet sich nur dadurch vom Universalinstrument, daß er keine Vorrichtung zu genauen Zeitdistanzmessungen besitzt, da er nur zu Azimutmessungen dienen soll. Bei den Repetitionstheodoliten ist der Horizontalkreis nicht fest mit dem Dreifuß verbunden, sondern konzentrisch um die Vertikalachse drehbar und entweder mit jenem oder mit dieser durch Klemmung zu verbinden; man mißt damit, um die Genauigkeit zu steigern, ein Vielfaches einer Azimutdifferenz, indem man nach Einstellung des einen Objekts und Ablesung des Kreises die Klemme zwischen Oberteil und Kreis löst, das zweite Objekt einstellt und hierauf, ohne den Kreis abzulesen, nach Lösen der anderen Klemme auf das erste Objekt zurückgeht usw.; erst nach der letzten Einstellung des zweiten Objekts wird der Kreis wieder abgelesen, und die Differenz beider Ablesungen gibt dann das entsprechende Vielfache des gemessenen Horizontalwinkels.

Ist nicht der Höhen-, sondern der Horizontalkreis als Nebensache behandelt, also nur ein Aufsuchekreis von kleinen Dimensionen, so daß das Instrument nur zu Zenitdistanzmessungen dienen kann, so heißt es Vertikalkreis. Fehlt die Vertikalachse überhaupt und ist die Horizontalachse fest in der Ost-Westrichtung gelagert, so hat man einen Meridiankreis; bei diesem sind meist vier um 90° voneinander entfernte Ablesemikroskope vorhanden, um die Genauigkeit zu steigern. Aus dem Meridiankreis geht durch Fortlassen auch des Vertikalkreises, den man nur durch einen Aufsuchekreis ersetzt, das Passageninstrument hervor, das nur noch in Verbindung mit einer Uhr und der rotierenden Erde als Winkelmeßinstrument zu betrachten ist. Denkt man sich ein Universalinstrument so gekippt, daß die Vertikalachse der Erdachse parallel liegt, so geht es in das Aequatorial über.

3h) Bussoleninstrumente. Während man mit Theodoliten und ähnlichen Instrumenten nur Azimutunterschiede mißt, zur Bestimmung absoluter Azimute dagegen entweder nach jeder Neuaufstellung des Instruments die dem Meridian entsprechende Kreisablesung (den Meridianpunkt) auf astronomischem Wege bestimmen muß, oder eines Objekts von bekanntem Azimut bedarf, erlaubt die Magnetnadel, jede Azimuteinstellung unmittelbar auf den magnetischen Meridian zu beziehen. Kleinen Theodoliten wird oft eine Bussole beigegeben, die an Stelle des Achsenniveaus mit ebensolchen Füßen wie dieses auf die Zapfen gesetzt werden kann; es werden aber, namentlich für den Gebrauch in Bergwerken, Theodolite gebaut, bei denen eine Bussole mit ihrer Nadel ganz die Stelle des Horizontalkreises mit seinen Nonien vertritt. Natürlich darf ein solches Instrument sonst keine eisernen Teile enthalten, und die Genauigkeit der Horizontalwinkelmessungen steht weit hinter der mit eigentlichen Theodoliten erreichbaren zurück.

3i) Spiegelsextant und Prismenkreis. Um beliebig gegen den Horizont geneigte Richtungsunterschiede unmittelbar messen zu können, und namentlich wenn keine Möglichkeit fester Aufstellung eines Instrumentes gegeben ist, wie auf Schiffen, benutzt man Spiegelinstrumente. Der verbreitetste Typus ist der schematisch in Figur 9 dargestellte Sextant. Vor dem mit dem Limbus L starr verbundenen schwach vergrößernden Fernrohr F ist ein ebenfalls fester Spiegel S_1 angebracht, der nur eine Hälfte des Fernrohrobjektivs zum unmittelbaren Beobachten eines Objekts O_1 freiläßt;

ein zweiter Spiegel S_2 ist mit der Alhidade A verbunden und schickt Strahlen von einem anderen Objekt O_2 durch Vermittelung von S_1 in die andere Hälfte des Objektivs, so daß man im Gesichtsfelde gleichzeitig die

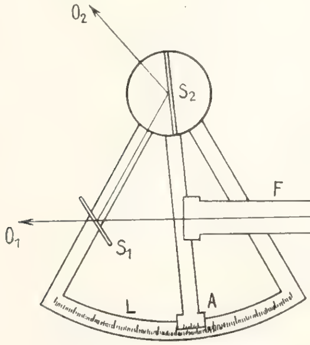


Fig. 9. Spiegelsextant.

sich deckenden Bilder beider Objekte wahrnimmt. Folgende konstruktiven Bedingungen müssen erfüllt sein: die Alhidade muß sich um das Zentrum der Kreisteilung drehen, beide Spiegel müssen senkrecht auf der Limbusebene stehen, die optische Achse des Fernrohrs muß parallel zur Limbusebene liegen, und die Nonienablesung soll Null sein, wenn die Ebenen beider Spiegel einander parallel sind; in dieser Stellung nämlich fällt im Fernrohr das von den Spiegeln gelieferte und das direkte Bild eines unendlich fernen Objekts zusammen. Wird der Spiegel S_2 um einen Winkel α gedreht, so ist der Winkel zwischen den beiden Richtungen nach den im Fernrohr sichtbaren Objekten 2α, und der Limbus wird daher meist gleich so geteilt, daß man unmittelbar die doppelten Drehungswinkel abliest. Bei nahen Objekten ist die Parallaxenwirkung zu beachten, die daher rührt, daß die Richtungen vom Objekt nach dem Objektiv und dem Spiegel S_2 divergieren; ist d die Entfernung des Spiegels von der optischen Achse des Fernrohrs und D die Entfernung des durch den Spiegel gesehenen Objekts, so muß die Kreisablesung a um $206\,265'' \cdot \frac{d}{D} \cdot \cos a$ vermindert werden. Andere Korrektionen werden erforderlich, wenn die auf der Rückseite belegten Spiegel nicht planparallel sind und wenn eine der oben genannten Bedingungen nicht genau erfüllt ist. Da eine Prüfung des Sextanten auf Exzentrizität der Alhidade sehr umständlich ist, hat man Vollkreise mit zwei diametral gegenüberliegenden Nonien gebaut, und um die Nachteile der rückseitig belegten Spiegel zu vermeiden, einen oder beide durch reflektierende Prismen ersetzt; diese Prismenkreise haben in der maritimen Praxis keinen Beifall gefunden, sind aber in der Hand geschickter Beobachter unstreitig dem Sextanten überlegen. Außer zur Messung von Richtungsunterschieden dienen die Spiegelinstrumente auch zur Bestimmung scheinbarer Höhen, indem man entweder auf See den Abstand des Objekts vom natürlichen Horizont mißt, wobei die von der Erhebung des Standorts des Instruments und von der Refraktion in der Atmosphäre abhängige Kimmtiefe zu berücksichtigen ist, oder indem man einen künstlichen Horizont benutzt; hierzu dient entweder der Gyroskopkollimator oder ein horizontaler Spiegel, den man benutzt, um die Winkelentfernung des Objekts von seinem Spiegelbilde, also die doppelte Höhe, zu messen (vgl. den Artikel „R i c h t u n g e n" Bd. VIII S. 458).

3k) G o n i o m e t e r. Für kristallographische Zwecke verwendet man statt des Anlegegoniometers, das nur geringe Genauigkeit liefert und nur für große Kristalle brauchbar ist, Instrumente, die dem Theodoliten und Universalinstrument verwandt sind. Das gewöhnliche einkreisige Goniometer ist ein Teilkreis, in dessen Mitte ein drehbares, mit einer Alhidade versehenes Tischchen zum Befestigen des Kristalls angebracht ist; seitlich sitzt ein Fernrohr, mit dem man parallel zur Kreisebene das von einer Kristallfläche reflektierte Bild einer in derselben Ebene liegenden Marke einstellen kann, wenn die Kristallfläche senkrecht auf dieser Ebene steht. Soll der Winkel gemessen werden, den zwei Kristallflächen miteinander bilden, so muß demnach der Kristall so orientiert werden, daß die Durchschnittslinie dieser Flächen auf der Kreisebene senkrecht steht; der gesuchte Winkel ist dann gleich 180^0 — Differenz der Kreisablesungen in den Lagen, in denen die beiden Flächen das Bild derselben Marke ins Fernrohr reflektieren. Sollen andere Kristallflächen, die nicht auf dieser Ebene senkrecht stehen, angeschlossen werden, so muß der Kristall entsprechend ummontiert werden; diese mühsame Arbeit wird vermieden bei dem Theodolitgoniometer, das nicht dem eigentlichen Theodoliten, sondern dem Universalinstrument entspricht (der Name rührt daher, daß leider auch das Universalinstrument oft als Theodolit bezeichnet wird). Wie dieses besitzt das Theodolitgoniometer zwei zueinander senkrechte, mit Kreisen versehene Achsen, in deren Schnittpunkt der Kristall aufgestellt wird. Statt der in Figur 10 skizzierten Anordnung wird meist der Kristall an der verlängerten horizontalen Achse des Vertikalkreises mit Wachskitt befestigt, und das Fernrohr liegt horizontal und ist fest mit dem Stativ verbunden. Man

erkennt, daß durch Drehen beider Achsen jede Fläche des Kristalls (außer den der Kittstelle benachbarten) in die Richtung senkrecht zur Fernrohrachse gebracht werden kann. Von der durch ein Glühlämpchen L beleuchteten Oeffnung im Diaphragma D geht ein divergierendes Strahlenbündel aus, das nach Reflexion an der unter 45° geneigten Glasplatte S als paralleles Bündel aus dem Objektiv O austritt, von der Kristallfläche zurückgeworfen und vom Objektiv nach dem Durchtritt durch S zu einem Fokalbilde vereinigt wird. Dieses Prinzip der Autokollimation ist aber nur bei gut ausgebildeten, stark reflektierenden Kristallflächen brauchbar, da es mit großen Lichtverlusten verbunden ist; unvollkommene Spiegel, wie z. B. polierte Holzflächen, liefern ja desto bessere Bilder, je schräger man sie reflektieren läßt, und man bevorzugt daher das ältere Verfahren, ein getrenntes Kollimatorrohr zu benutzen, d. h. ein Fernrohr ohne Okular, mit beleuchtetem Diaphragma im Fokus, das die Rolle einer unendlich entfernten Marke spielt und unter beliebigem Winkel gegen das Fernrohr aufgestellt werden kann. Sobald eine Kristallfläche das Bild der Marke ins Fernrohr reflektiert, weiß man, daß die Normale zur spiegelnden Fläche den Winkel zwischen den optischen Achsen beider Objektive halbiert, also eine eindeutig bestimmte Richtung hat.

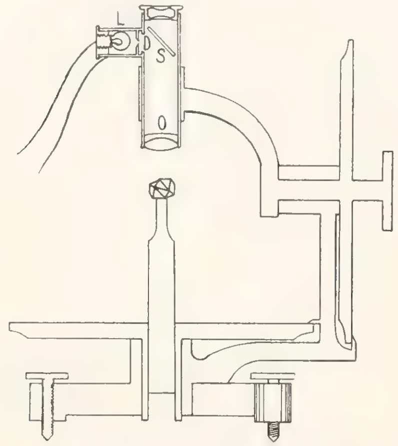


Fig. 10. Theodolitgoniometer.

3l) Raumwinkelmesser. Eine Messung des Raumwinkels, unter dem ein nicht zu ausgedehntes Objekt an einem Ort erscheint, läßt sich leicht ausführen, indem man durch eine Sammellinse von bekannter Brennweite ein Bild des Objekts auf Millimeterpapier entwirft und die Anzahl Quadratmillimeter auszählt, die das Bild bedeckt. Diese zur Messung der natürlichen Beleuchtung eines Arbeitsplatzes im Zimmer durch den vom Fensterrahmen, gegenüberliegenden Gebäuden usw. abgeblendeten Himmel gebräuchliche Methode ist für den angegebenen Zweck zwar genau genug, sie vernachlässigt aber die Tatsache, daß das Papier keine Kugelfläche bildet. In der Entfernung f erscheint 1 mm unter dem Winkel $\frac{57,3^0}{f}$; hat also die Linse 57,3 mm Brennweite, so entspricht ein Quadratmillimeter des Bildes einem Quadratgrad. Außerhalb der Mitte des Bildes nimmt aber 1 mm² einen kleineren Raumwinkel ein, weil er erstens weiter entfernt und zweitens gegen den Verbindungsstrahl weniger als 90° geneigt ist, und zwar hat die Verkleinerung den Betrag $\cos^3 \alpha$, wenn mit α die Strahlneigung bezeichnet wird. Ist a der Abstand eines Bildteils vom Fußpunkt des von der Linse auf die Bildebene gefällten Lotes, so hat 1 mm² den Wert $\frac{3283 \times f}{(a^2+f^2)^{3/2}}$, z. B. für $f = 57,3$ und $a = 10$ nur 0,956 Quadratgrade. Dieser Fehler ließe sich leicht vermeiden durch Benutzung eines aus radial unterteilten Kreisringen bestehenden Netzes, wobei sich freilich die Zählung mühsamer gestalten würde.

4. Herstellung und Untersuchung von Kreisteilungen. Nur für ganz rohe Zwecke genügt es, Kreisteilungen mit dem Zirkel herzustellen; die erreichbare Genauigkeit steht in keinem Verhältnis zur aufgewandten Mühe.

4a) Kreisteilmaschine. Zur Herstellung genauer Kreisteilungen dienen allgemein Teilmaschinen, die im Gegensatz zu den Längenteilmachinen (s. Bd. VI S. 49) in der Regel Kopiermaschinen sind, deren Mutterteilung auf den konzentrisch befestigten zu teilenden Kreis mit Mikroskop und Reißerwerk übertragen wird. Die Herstellung der Mutterteilung geschieht in der Art, daß die Fehler einer ersten, schon mit großer Sorgfalt hergestellten Teilung untersucht und bei der durch Kopieren der ersten erfolgenden Fertigstellung der definitiven Teilung berücksichtigt werden. Da das Kopieren nicht nur sehr mühsam und zeitraubend, also auch teuer ist, sondern da auch die durch die Wärmestrahlung des Arbeiters bewirkten Verziehungen von Teilen der Maschine unregelmäßige Fehler verursachen, so werden die neueren Kreisteilmaschinen mit einer Vorrichtung versehen, um ganz automatisch arbeiten zu können. In den Rand des Mutterkreises werden Zähne eingeschnitten, in die eine Tangentialschraube eingreift, die den Transport des Reißerwerks und durch eine Auslösevorrichtung das Ziehen der Striche bewirkt; ein be-

sonderes Korrigierwerk, dessen Einstellung nach Maßgabe der Mutterteilung öfters zu kontrollieren und gegebenenfalls zu verbessern ist, werden die unvermeidlichen Fehler der Zähne und Schraube, die sich mit der Zeit durch Abnutzung verändern, unschädlich gemacht. Um eine solche Veränderlichkeit möglichst herabzusetzen, hat Heyde in Dresden der Tangentialschraube eine solche Form gegeben, daß ihr Achsenschnitt nicht geradlinig, sondern von Kreisbögen begrenzt ist, so daß nicht nur die mittelsten, sondern alle Schraubengänge gleich tief in die Zähne des Kreisrandes eingreifen.

4b) Bestimmung von Teilungsfehlern. Manche Instrumente, wie die modernen Meridiankreise, gestatten ohne besondere Hilfsvorrichtungen die Fehler der Kreisteilung zu untersuchen; es sind aber auch besondere Kreisteilungsprüfer gebaut worden, auf denen man jeden beliebigen, von seinem Instrument abgenommenen Kreis untersuchen kann. Das Prinzip der Untersuchung ist ganz analog dem bei linearen Skalen befolgten; nur braucht man bei Kreisen, die für genaue Messungen dienen, nicht die Fehler der einzelnen Striche zu kennen, sondern, weil man zur Vermeidung von Exzentrizitätsfehlern immer mindestens an zwei einander gegenüberliegenden Stellen die Kreisteilung abliest, genügt die Kenntnis der Durchmesserkorrektionen, d. h. des arithmetischen Mittels aus den Korrektionen der um 180⁰ entfernten Teilstriche. Um diese zu bestimmen, befestigt man über dem um seine Achse drehbar angeordneten Kreise zwei sich diametral gegenüberstehende Paare von Ablesemikroskopen (I, II, III und IV in Fig. 11), die den zunächst noch unbe-

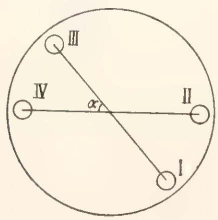


Fig. 11.

kannten Winkel α zwischen den Durchmessern I — III und II — IV festlegen, und zwar sorgt man dafür, daß dieser Winkel einem einfachen Bruchteil von 360⁰ sehr nahe kommt. Angenommen es sei $\alpha = 45^0 + x$, so bringt man zunächst den 0⁰-Strich des Kreises unter Mikroskop I und liest alle vier Mikroskope ab; sind die Ablesungen $0^0+a^I{}_0, 45^0+a^{II}{}_{45}, 180^0+a^{III}{}_{180}, 225^0+a^{IV}{}_{225}$, so wäre bei fehlerfreier Teilung $2x = a^{II}{}_{45}-a^I{}_0+a^{IV}{}_{225}-a^{III}{}_{180}$. Einen beliebigen Durchmesser darf man als richtig betrachten, und zwar am besten 0⁰—180⁰; ist dann der Durchmesser 45⁰—225⁰ gegen jenen nicht genau 45⁰, sondern um 45^0+c_{45} geneigt, so ist der eben gefundene Wert von x um c_{45} zu groß, d. h. in Wirklichkeit ist

$$x = \frac{1}{2}\,(a^{II}{}_{45}-a^I{}_0+a^{IV}{}_{225}-a^{III}{}_{180})-c_{45}.$$

Bringt man jetzt den Strich 45⁰ unter Mikroskop I, so erhält man mit analogen Bezeichnungen

$$x = \frac{1}{2}\,(a^{II}{}_{90}-a^I{}_{45}+a^{IV}{}_{270}-a^{III}{}_{225})-c_{90}+c_{45}$$

und entsprechend aus weiteren Messungen

$$x = \frac{1}{2}\,(a^{II}{}_{135}-a^I{}_{90}+a^{IV}{}_{315}-a^{III}{}_{270})-c_{135}+c_{90}$$

und

$$x = \frac{1}{2}\,(a^{II}{}_{180}-a^I{}_{135}+a^{IV}{}_0-a^{III}{}_{315})+c_{135},$$

da der Durchmesser 180⁰—0⁰ identisch mit dem als richtig angenommenen 0⁰—180⁰, also fehlerfrei ist. Aus dem arithmetischen Mittel aller vier Werte für x fallen die unbekannten Durchmesserkorrektionen heraus; man kennt also jetzt den nur noch durch zufällige Beobachtungsfehler verfälschten Wert von x und erhält durch Einsetzen seines Wertes die Korrektionen c. Eine vollständige Teilungsfehlerbestimmung erfordert natürlich eine größere Anzahl solcher Messungen mit verschiedenen Durchmesserwinkeln α, und die Anordnung und Verknüpfung der einzelnen Reihen untereinander bietet ein interessantes Problem der Ausgleichungsrechnung dar.

Literatur. ***E. Becker,*** *Theorie der Mikrometer und der mikrometrischen Messungen am Himmel, Breslau 1899.* — ***L. Ambronn,*** *Handbuch der astronomischen Instrumentenkunde,* **2** *Bände, Berlin 1899, behandelt sehr eingehend Einrichtung und Gebrauch der meisten hier besprochenen Instrumente; von den zahlreichen speziell geodätischen Handbüchern seien genannt:* ***H. Hohenner,*** *Geodäsie, Leipzig 1910, und* ***E. Hammer,*** *Lehrbuch der elementaren praktischen Geometrie, Bd. I, Leipzig 1911; über astronomische Winkelmeßinstrumente s.* ***F. Brünnow,*** *Lehrbuch der sphärischen Astronomie, Berlin 1881, und* ***W. Chauvenet,*** *A Manual of Spherical and Practical Astronomy, 2 Bände, London 1868.* — ***C. Leiss,*** *Kristallpolymeter nach C. Klein. Zeitschr. f. Instrumentenkunde XXII, S. 201, 1902.* — ***V. Goldschmidt,*** *Das zweikreisige Goniometer und seine Justierung. Zeitschr. f. Kristallogr. und Mineralogie* **29**, *S. 333, 1898.* — ***L. Weber,*** *Beschreibung eines Raumwinkelmessers. Zeitschr. f. Instr. IV, S. 343, 1884.* — ***H. Bruns,*** *Untersuchung einer Wanschaffschen Teilung. Astronom. Nachr. 130, Nr. 3098, 1892.* — ***G. Förster,*** *Untersuchung zweier Teilkreise. Zeitschr. f. Instr. XXXIII, S. 10 u. 39ff., 1913.*

B. Wanach.

Winkler

Clemens

Dieser ausgezeichnete Forscher, geboren am 26. Dezember 1838 in Freiberg, gestorben am 8. Oktober 1904 in Dresden, hat durch seine Arbeiten die reine wie die angewandte anorganische Chemie bereichert und gefördert. Sein Vater, ein Schüler von Berzelius, hatte ihn in die Chemie eingeführt. Nachdem er sich 4 Jahre lang auf berg- und hüttenmännischem Gebiete betätigt hatte, war er seit 1871 bis 1902 Professor der Chemie und langjähriger Direktor der Bergakademie zu Freiberg. Sein Leben und Wirken hat O. Brunck lebendig und liebevoll geschildert (Ber. 39, 4491 bis 4543; daselbst vollständiges Verzeichnis der Werke und Abhandlungen Winklers).

Seine Leistungen als Analytiker spiegeln sich in seinen Schriften, die sich mit Maßanalyse und namentlich mit technischer Gasanalyse befassen (Freiberg 1876 bis 1892), sowie in zahlreichen Abhandlungen, in denen er neue Methoden der Bestimmung und Trennung von mineralischen Stoffen beschrieben hat. Von größter Bedeutung war seine Entdeckung eines neuen Elementes in dem Mineral Argyrodit, des Germaniums, das er in klassischer Weise untersuchte und als Analogon des Siliziums erkannte. Dadurch schuf er eine neue, besonders feste Stütze für das periodische System der Elemente. Seine wissenschaftlichen Arbeiten auf dem Gebiete der angewandten Chemie haben sowohl der hüttenmännischen Praxis wie der chemischen Großindustrie reichste Früchte eingebracht. Für die letztere war namentlich sein neues Verfahren von größter Wichtigkeit, Schwefelsäureanhydrid aus schwefliger Säure und Sauerstoff durch die Kontaktwirkung fein zerteilten Platins darzustellen. Die außerordentliche Vielseitigkeit der Leistungen Winklers erhellt aus dem oben erwähnten Verzeichnis seiner Werke.

E. v. Meyer.

Wirbeltiere.

Vertebraten. Der durch ein gegliedertes Achsenskelett, bilaterale Symmetrie und den Besitz von zwei Paar Gliedmaßen ausgezeichnete Tierstamm, der hauptsächlich die Fische, Amphibien, Reptilien, Vögel und Säugetiere umfaßt (vgl. die diese betreffenden Artikel; ferner den Artikel „Vertebrata").

Wislicenus

Johannes.

Am 24. Juni 1835 zu Klein-Eichstedt bei Querfurt als Sohn des bekannten freisinnigen Pfarrers G. A. Wislicenus geboren, war J. Wislicenus, nachdem er in Heidelberg bei Heintz Chemie studiert hatte, seit 1860 Dozent, dann Professor in Zürich am Polytechnikum, 1872 bis 1885 in Würzburg als Nachfolger Streckers, und endlich in Leipzig bis zu seinem Tode am 5. Dezember 1902 erfolgreich tätig. Ueberall scharten sich um den trefflichen Lehrer zahlreiche Schüler.

Seine wichtigsten Experimentaluntersuchungen, die meist in Liebigs Annalen, zum Teil in den Berichten der Deutschen Chemischen Gesellschaft und in den Schriften der Königl. Sächs. Gesellschaft der Wissenschaften veröffentlicht sind, betreffen Probleme der organischen Chemie. Für die synthetische Ausbildung dieser waren die Arbeiten über Acetessigester und dessen Umwandlungen von großer Bedeutung. Andererseits gab ihm seine ausgezeichnete Erforschung der beiden isomeren Milchsäuren (1873) den Anstoß zu seinen und seiner Schüler zahlreichen späteren Untersuchungen stereochemischer Richtung über ungesättigte Verbindungen, deren Konstitution mit Hilfe der van't Hoff-Lebelschen Hypothese von dem Bau des Kohlenstoffatoms gedeutet werden konnte. Auf diesem Gebiete hat Wislicenus bahnbrechend gewirkt. Seine Persönlichkeit, seine Lebensschicksale und sein tiefgehendes Wirken sind liebevoll in zahlreichen Nachrufen geschildert worden, besonders eingehend zugleich mit einem vollständigen Verzeichnis seiner Arbeiten und der seiner Schüler von E. Beckmann (Ber. 37, 4863ff.).

E. v. Meyer.

Wöhler

Friedrich.

Dieser bedeutende Forscher, geboren am 31. Juli 1800 in Eschersheim bei Frankfurt a. M., gestorben am 23. September 1882 in Göttingen, wurde durch L. Gmelin der Chemie zugeführt und in ihr von Berzelius, mit dem ihn dauernde Freundschaft verband, groß gezogen. Zuerst an höheren Gewerbeschulen in Berlin, seit 1824, dann in Cassel (seit 1831) tätig, siedelte er 1836 als Ordinarius der Chemie nach Göttingen über, wo er bis zu seinem Tode erfolgreich gewirkt hat. Ueber sein Leben und Schaffen vgl. A. W. von Hofmann, Ber. **15**, 3127 und **23**, 833.

Eine ganze Anzahl ausgezeichneter Schüler ist von ihm ausgebildet worden. Gleich Liebig, dem er in treuester Lebensfreundschaft verbunden war, legte Wöhler größten Wert auf die gründliche Ausbildung seiner Schüler in den Anfangsgründen der Chemie. Diese analytisch-chemische Richtung spiegelt sich deutlich in seinen meist der anorganischen Chemie gewidmeten Arbeiten und Abhandlungen. Von zusammenfassenden Werken seien der „Grundriß der anorganischen Chemie" sowie die „Mineralanalyse in Beispielen" genannt. In einzelnen klassisch zu nennenden Abhandlungen hat er das Aluminium, Bor, Silicium, Titan und viele merkwürdige, von ihm zuerst beobachtete Verbindungen dieser Elemente beschrieben.

Von seinen organisch-chemischen Forschungen war schon seine erste Untersuchung über Cyansäure hervorragend, zumal dadurch, daß er die Bildung von Harnstoff aus cyansaurem Ammon beobachtete und so als erster eine bis dahin nur als Produkt tierischen Stoffwechsels bekannte

Substanz künstlich aus ihren Elementen herstellte. Die von ihm mit Liebig gemeinsam ausgeführten Arbeiten, zu denen beide ihr Bestes beitrugen, besonders die über Bittermandelöl und über Harnsäure, haben zum Ausbau der organischen Chemie mächtig beigetragen und werden stets als klassische Muster chemischer Untersuchungsweise zu gelten haben.

Die Experimentalarbeiten Wöhlers sind zuerst in Poggendorfs und Gilberts Annalen, seit 1830 in Liebigs Annalen erschienen (vollständiges Verzeichnis derselben s. Biograph. lit. Handwörterbuch Poggendorfs II 1348, III 1458).

E. v. Meyer.

Wolff

Kaspar Friedrich.

Geboren 1733 in Berlin, gestorben am 22. Februar 1794 in Petersburg. Er war der Sohn eines berliner Schneiders. Er widmete sich in seiner Vaterstadt am Collegium medico-chirurgicum besonders unter Meckel, später in Halle naturwissenschaftlichen und medizinischen Studien. 1759 promovierte er zum Doktor der Medizin mit einer berühmt gewordenen Dissertation „Theoria generationis", in der er die Lehre von der Präformation oder Evolution widerlegte, nach der von Anfang an alle Teile des Embryo schon fertig im Ei vorhanden sein sollten. Er setzte dafür die Lehre von der Epigenesis ein, nach der eine allmähliche stufenweise Entwickelung des Embryos aus einfachen Anlagen stattfinden sollte. Er stützte seine Theorie auf Beobachtungstatsachen, und glaubte damit der bloßen Spekulation überlegen zu sein. Seine Schrift ist in der Tat voll von exakten Einzelbeobachtungen. Er hat z. B. schon die Bildung von Darm und Nervenrohr als Faltungsprozeß der Keimblätter aufgefaßt. Seine Lehre ist namentlich von Haller und Bonnet, den damaligen autoritativen Vertretern der Präformation, als irrig und unbegründet verworfen worden, obwohl Haller ihn als objektiv arbeitenden Forscher schätzte. Er hat von ihnen erbitterte Anfeindung und Bekämpfung erfahren müssen.

Nach dem Siebenjährigen Kriege, den er als Arzt in den schlesischen Lazaretten mitgemacht hatte, versuchte er in Berlin die Erlaubnis zu öffentlichen Vorlesungen über Physiologie zu erhalten, die ihm jedoch verweigert wurde. Daraufhin folgte er 1766 einem Rufe der Kaiserin Katharina von Rußland an die Petersburger Akademie. Er beschäftigte sich hier hauptsächlich mit anatomischen und physiologischen Forschungen.

Die seit ihren Begründern, Malpighi und Grew, vernachlässigte und fast vergessene Pflanzenanatomie nahm er wieder auf und bemühte sich namentlich um die Entwicklungsgeschichte, wobei ihn freilich sein epigenetischer Grundgedanke und unzulängliche Beobachtungen zu vielen Irrwegen und Irrtümern, z. B. bezüglich der Fruchtbildung, verleiteten. Er erkannte dagegen richtig das Basalwachstum der Kelch-, Staub- und Fruchtblätter. Die Zellen dachte er sich als Vakuolen in einer homogenen Gallerte entstehen. Insofern er an der Pflanze ~~nur den~~ Blättern und ~~dem~~ Stengel homologe Organe unterschied, ist er als Vorläufer von Goethes Metamorphosenlehre zu bezeichnen. Die Entstehung der verschiedenen Typen dieser Organe erklärte er durch eine entsprechende Veränderung in der Ernährung.

Von besonderem Wert ist seine Schrift „De formatione intestinorum" (Petersburg 1768. Deutsch von Meckel Halle 1812), die seinen Ruhm für immer begründet hat.

Seine Ansichten über die Bildungstriebe oder die Lebenskraft hat er in seiner 1789 erschienenen Schrift „Von der eigentümlichen und wesentlichen Kraft der vegetabilischen sowohl als auch der animalischen Substanz" (Petersburg) niedergelegt. Er hält darin für organische und anorganische Substanz den Kausalnexus fest, nimmt aber für den sogenannten Bildungstrieb eine besondere Form der Ernährungsfähigkeit an.

Viele seiner hinterlassenen Schriften befinden sich als Manuskript auf der Bibliothek der Petersburger Akademie.

Literatur. *E. Wunschmann in Allgemeine deutsche Biographie.* 44. *Bd., 1898.*

W. Harms und W. Ruhland.

Wolframmineralien.

1. Vorkommen und Verwendung des Wolframs. 2. Beschreibung der Wolframmineralien: a) Oxyde; b) Wolframate.

1. Vorkommen und Verwendung des Wolframs. Das Wolfram ist ein Element, das sich chemisch ähnlich verhält wie das Molybdän und Uran, mit dem es auch in der Natur häufig zusammen vorkommt. Früher hat es technisch keine Rolle gespielt. In der letzten Zeit ist aber die Bedeutung des Wolframs sehr gestiegen, denn man verwendet es heute in verschiedenen Industrien. Z. B. setzt man es dem Stahl zu, um diesen besonders hart zu machen. Ferner wird mehr und mehr Wolfram zur Herstellung von Glühlampen verbraucht und endlich dienen wolframsaure Salze als Beizmittel in der Färberei und Seidenindustrie. Hierdurch ist der Preis und die Produktion des Wolframs in den letzten Jahren bedeutend gestiegen. Die meisten Wolframerze kommen jetzt aus den australischen Zinngruben. Außerdem liefern auch Spanien, Portugal und Nordamerika beträchtliche Mengen. Alle wichtigen Wolframmineralien sind auf pneumatolytischem Wege entstanden. Sie treten ähnlich wie die Zinnerzlagerstätten in Gängen auf, die meist an saure Eruptivgesteine, insbesondere Granit, gebunden sind. Neben den Wolframmineralien enthalten die Gänge gewöhnlich noch Zinnerze und Quarz.

2. Beschreibung der Mineralien. Bei

der nun folgenden Beschreibung sind die Mineralien geordnet nach den Tabellen von Groth, d. h. also nach chemischen Gesichtspunkten.

2a) Oxyde. Das Wolframoxyd WO_3, hat als Mineral den Namen Tungstit oder Wolframocker. Es kommt als grünlichgelber Anflug oder Ueberzug in der Natur vor. Meßbare Kristalle sind bis jetzt nicht gefunden worden, dagegen hat man an künstlich hergestellten festgestellt, daß der Tungstit rhombisch kristallisiert. Mit dem Namen Ferritungstit bezeichnet Schaller ein von ihm kürzlich gefundenes, wasserhaltiges Eisen-Wolframoxyd von der Formel: $Fe_2O_3 + WO_3 + 6H_2O$. Es ist ein Zersetzungsprodukt des Wolframits und entsteht aus ihm durch Oxydation. Das Mineral bildet mikroskopisch kleine, aber gut ausgebildete hexagonale Tafeln. Miteinander aggregiert erscheinen sie makroskopisch als gelblicher Ueberzug.

2b) Wolframate. Zu der Gruppe der Wolframate gehören alle wichtigen Wolframmineralien. Das Calcium-, Blei-, Mangan- und Eisensalz der Wolframsäure H_2WO_4 kommt in der Natur vor. Mehrere von ihnen treten sogar in zwei Modifikationen auf, einer monoklinen und einer tetragonalen. Die tetragonalen Mineralien sind hier zuerst behandelt. Der Powellit gehört zwar eigentlich als Calciummolybdat $CaMoO_4$ nicht hierher. Trotzdem erwähne ich ihn, weil ein Teil des Molybdäns immer durch Wolfram ersetzt ist. Er kristallisiert, wie gesagt, tetragonal a:c = 1:1,5445 und ist bläulichgrün bis olivengrün gefärbt.

Der Scheelit, auch Scheelspat oder Tungstein genannt, ist nach dem Wolframit das wichtigste Wolframmineral und außer diesem das einzige, das abgebaut wird. Chemisch ist der Scheelit Calciumwolframat ($CaWO_4$) und kristallisiert tetragonal, pyramidal-hemiedrisch. a:c = 1:1,5356. Die Kristalle sind gewöhnlich nur klein, aber gut ausgebildet. Ihr Habitus ist pyramidal, manchmal auch tafelig. Meistens herrscht P = 101, das durch eine feine Streifung charakterisiert ist, an den Kristallen vor. Nach P spaltet auch das Mineral vollkommen, weniger gut nach (111) und (001). Die Härte ist 4,5 bis 5, das spezifische Gewicht = 5,9 bis 6,2. Die gelben oder braunen Kristalle zeigen Fett-, manchmal auch Diamantglanz. Der Charakter der Doppelbrechung ist positiv. Neben den gewöhnlich auftretenden, gut ausgebildeten Kristallen findet man auch gelegentlich nierenförmige Aggregate von Scheelit und Pseudomorphosen nach Wolframit.

Der Cuproscheelit ist ein Scheelit, in dem etwa 7 Prozent Ca durch Kupfer ersetzt sind. Er kommt vor in La Paz in Kalifornien.

Als Reinit bezeichnet man das tetragonale Eisenwolframat ($FeWO_4$), das wahrscheinlich mit dem Scheelit isomorph ist, obwohl die beiden Mineralien in ihren Winkeln ziemlich stark voneinander abweichen. Die Härte ist 4, das spezifische Gewicht 6,6. Der Reinit hat Glasglanz und ist schwarzbraun gefärbt.

Ebenfalls isomorph mit dem Scheelit ist der Stolzit, der auch gelegentlich Scheelbleierz genannt wird. Er kristallisiert also tetragonal pyramidalhemiedrisch (a:c = 1:1,567) und ist praktisch reines Bleiwolframat ($PbWO_4$). Die kleinen Kristalle sind meist sehr spitz, fast spindelförmig ausgebildet, gelegentlich trifft man auch säulenförmige. Die Härte ist 3, das spezifische Gewicht 7,9—8,1. Die braunen, roten oder grünen Kristalle haben Fettglanz und sind schwach durchscheinend. Sie kommen zusammen mit den anderen Wolframmineralien vor.

Neben den bisher besprochenen tetragonalen Wolframaten gibt es nun noch eine Reihe monokliner, die ihrerseits untereinander isomorph sind. Zu ihnen gehört das Manganwolframat $MnWO_4$, das als Mineral den Namen Hübnerit trägt. $\beta = 89^0 7'$ a:b:c = 0,8362:1:0,8668. Die tafelig ausgebildeten Kristalle haben eine gelbe bis schwarze Farbe und zeigen Glasglanz. Das spezifische Gewicht ist 7,2. Außer dem tetragonalen Reinit kommt auch noch ein monoklines Eisenwolframat, der Ferberit in der Natur vor. Gut ausgebildete Kristalle hat man allerdings noch nicht beobachtet, sondern nur körnige Aggregate, die schwarz und glasglänzend waren und nach einer Ebene gut spalteten. Während Hübnerit und Ferberit selten sind, ist ein Mischsalz von ihnen (Fe, Mn) WO_4, der Wolframit bei weitem das wichtigste Wolframmineral. Weil aus dem Wolframit das Wolfram verhältnismäßig leicht zu gewinnen ist, ist er auch wertvoller als der Scheelit. Die Mengenverhältnisse von Eisen zu Mangan variieren bei dem Wolframit in weiten Grenzen und daher kommt es auch, daß die Winkel von Kristall zu Kristall ziemlich stark schwanken. $\beta = 90^0 38'$ a:b:c = 0,8300:1:0,8678. Der Wolframit kommt in großen Kristallen vor, die gewöhnlich dicktafelig oder kurzsäulig sind. Sie spalten ausgezeichnet nach (010) und bilden häufig Zwillinge, bei denen die vordere Endfläche Zwillingsebene ist. Der Wolframit ist bräunlich-schwarz gefärbt und hat einen rot- bis schwarzbraunen Strich. Die Härte ist 5 bis 5,5 und das spezifische Gewicht 7,1 bis 7,5. Neben gut ausgebildeten Kristallen kommen auch strahlige Aggregate von Wolframit vor. Ferner finden sich gelegentlich

Pseudomorphosen nach Scheelit, die man manchmal mit dem besonderen Namen Aikinit bezeichnet hat. Megabasit ist ein in Schlaggenwald vorkommender, besonders Mn-reicher Wolframit.

Der ebenfalls monokline Raspit ($PbWO_4$) hat nur untergeordnete Bedeutung. Die kleinen, hellgelben bis dunkelgrünen Kristalle sind meist tafelig ausgebildet und haben das spezifische Gewicht 8,46.

Literatur. ***Groth,*** *Tabellar. Uebersicht der Mineralien. Braunschweig 1898.* — ***A. Schwantke,*** *Neue Mineralien. Fortschritte der Mineralogie usw., Bd. I—III.*

A. Ritzel.

Wollaston
William Hyde.

Geboren am 6. August 1766 in East-Dereham, Norfolkshire, gestorben am 22. Dezember 1828 in London. Er studierte in Cambridge, praktizierte als Arzt in Bury St. Edmunds, dann in London, legte 1800 die Praxis nieder und widmete sich physikalischen und chemischen Untersuchungen. Seit 1793 war er Mitglied der Royal Society. Er entdeckte die Schmiedbarkeit des Platins, das Palladium und Rhodium, konstruierte ein Reflexionsgoniometer, das nach ihm benannt wurde, führte den Spalt in die messende Optik ein und schuf das erste brauchbare photographische Objektiv, unternahm Untersuchungen des ultraroten Spektrums mit dem Thermometer und bestimmte den Brechungsquotienten der Totalreflexion.

E. Drude.

Woodward
John.

Er wurde geboren am 1. Mai 1665 in Derbyshire. Mit 19 Jahren kam er in das Haus des Dr. P. Barwick, eines praktischen Arztes in Gloucester, wo er seine medizinische Ausbildung erhielt. 1692 wurde er Professor der Medizin am Gresham College in London, 1702 Mitglied des Aerztekollegiums. Er starb am 25. April 1728 in London.

Schon in Gloucestershire wurde sein Interesse für Versteinerungen geweckt. In der Folgezeit sammelte er auf Reisen durch die verschiedenen Teile Englands zahlreiche Fossilien. Seine Beobachtungen legte er in dem berühmten Werk über die Entstehung der Erde nieder Essay towards a natural history of the earth and terrestrial bodies etc. London 1695 (ins Lateinische übersetzt von Joh. Jak. Scheuchzer unter dem Titel Specimen geographiae physicae qua agitur de terra et corporibus terrestris etc. Tiguri 1704). Er versucht darin die beobachteten Tatsachen mit der heiligen Schrift in Uebereinstimmung zu bringen und kommt dabei zu den sonderbarsten Erklärungen. Deshalb wurde er besonders von dem Tübinger Professor E. Camerarius angegriffen, so daß sich eine heftige literarische Fehde zwischen beiden entspann. Seine reichhaltige Sammlung vermachte er der Universität Cambridge. Sie bildet den Grundstock des jetzigen Woodwardian Museums.

Literatur. *Dictionary of National Biography Vol. LXII, S. 423—25.* — *Poggendorff's Biographisch-literarisches Handwörterbuch Bd.* **2,** *S. 1366.*

O. Marschall.

Wright
Thomas.

Er wurde am 9. November 1809 in Paisley in Schottland geboren. Nachdem er dort die lateinische Schule besucht hatte, kam er zu seinem Schwager, einem Chirurgen, der ihn in die Medizin einführte. Er studierte dann am Royal College of Surgeons in Dublin; als er 1832 seine Studien beendet hatte, ließ er sich kurze Zeit danach als Arzt in Cheltenham nieder. Er erwarb sich eine große Praxis, war lange Jahre Arzt am dortigen General Hospital und starb am 17. November 1884.

Neben seiner medizinischen Tätigkeit befaßte sich Wright hauptsächlich mit paläontologischen Arbeiten. Seine Sammlung von jurassischen Fossilien wies eine reiche Formenfülle von Cephalopoden auf und war einzig hinsichtlich der Seeigel und Seesterne. Seit 1838 erschienen zahlreiche paläontologische Aufsätze von ihm. Von der Palaeontological Society wurde herausgegeben 1858 seine Monographie der britischen Oolith-Echinodermen, 1861 die der britischen Oolith - Asteroiden und Seesterne, 1881 die der britischen Kreideechinodermen und 1874 bis 1884 die der britischen Liasammoniten. Alle freie Zeit, die sein Beruf zuließ, verwandte er zu Reisen in England und auf dem Kontinent, um besonders die Juraablagerungen und ihren Fossilinhalt zu studieren. 1859 wurde er Mitglied der Geological Society. Weiter war er Mitglied der Royal Society von Edinburg und London. 1878 erhielt er die Wollastonmedaille. Nach seinem Tode wurde seine prächtige Sammlung an ein amerikanisches Museum verkauft.

Literatur. *Dictionary of National Biographie Vol. LXIII, S. 133—34.* — *Poggendorff's Biographisch-literarisches Handwörterbuch Bd.* **3** *II, S. 1467.*

O. Marschall.

Wüllner
Adolf.

Geboren am 13. Juni 1835 in Bonn, gestorben am 6. Oktober 1908 in Aachen. Er studierte in Bonn, München und Berlin in den Jahren 1853 bis 1858, promovierte 1856 in München,

ließ sich 1858 in Marburg als Privatdozent nieder, wurde 1863 Direktor der Gewerbeschule in Aachen, 1865 Lehrer der Physik an der landwirtschaftlichen Schule in Poppelsdorf, 1867 Professor in Bonn, 1869 in Aachen. Von seinen Untersuchungen seien diejenigen der Gasspektren in Geißlerschen Röhren genannt. Weithin bekannt wurde sein Name durch das in wiederholten Auflagen erschienene Lehrbuch der Experimentalphysik.

E. Drude.

Würmer.

1. Ueberblick. 2. Die hauptsächlichen Systeme. 3. Schwierigkeiten bei der Einreihung einzelner Gruppen. 4. Die Würmer in einem „natürlichen" System der Bilaterien. 5. Abgrenzung und Gruppierung der Würmer aus didaktischen Rücksichten.

1. Ueberblick. Der Begriff „Würmer" oder „Vermes" entspricht nicht, wie die Begriffe „Chordaten", „Arthropoden", „Mollusken", „Echinodermen" einem bestimmt abgegrenzten, noch weniger einem morphologisch einheitlichen Formenkreise. Er umfaßt vielmehr eine Anzahl recht verschiedenartiger, nicht ohne Zwang auf gemeinsamen Ursprung zurückführbarer Typen, nämlich die großen Gruppen der Plattwürmer (Plathelminthen), Rundwürmer (Nemathelminthen) und Gliederwürmer (Anneliden), sowie die kleinen Gruppen der Nemertinen, Rotatorien (nebst Gastrotrichen und Echinoderen), Chaetognathen, Bryozoen (nebst Phoroniden), Brachiopoden, Enteropneusten (nebst Discocephalen) und — bei einigen Autoren — die Tunikaten.

In den verschiedenen zoologischen Systemen werden diese Gruppen entweder in einen Tierkreis „Vermes" zusammengefaßt oder auf mehrere Tierkreise verteilt. Die Gruppierung ist im einzelnen sehr schwankend, und da es keinem der aufgestellten Systeme gelungen ist, sich gegen die anderen durchzusetzen, so sind wir leider nicht in der Lage, an dieser Stelle ein gültiges, d. h. von der Mehrzahl der Forscher anerkanntes System der Würmer darzulegen. In dieser Beziehung unterscheiden sich die Würmer von sämtlichen anderen großen Gruppen des Tierreiches, sowohl von den eingangs genannten vier einheitlichen Tierstämmen, als von den Cölenteraten und Protozoen.

Dieselbe Inhomogenität der „Würmer", welche diesen Mangel an einem allgemein anerkannten System verursacht, bewirkt auch, daß sich keine eigentlichen Charaktermerkmale dieser Gruppe finden lassen, d. h. Eigenschaften, welche einerseits allen Würmern gemeinsam, andererseits auf die Würmer beschränkt sind. Gemeinsam ist — abgesehen von den allgemeinen Metazoen- und Bilaterienmerkmalen — nur eine Eigenschaft, nämlich der Besitz eines vorn und dorsal gelegenen Hirnganglions mit davon ausgehenden paarigen Längsnerven. Schon der Hautmuskelschlauch, den man gewöhnlich als das zweite Hauptmerkmal der Vermes nennt, fehlt einigen Würmern, mindestens ist es sehr gezwungen, die subepithelialen Muskeln der Rotatorien oder Bryozoen darauf zu beziehen.

Beide Merkmale sind übrigens keineswegs Alleinbesitz der Würmer, sondern finden sich auch bei anderen Bilaterien, z. B. Mollusken. Auch die gestreckte und rundliche „Wurmform" sowie der Besitz von paarigen „Nephridien" sind durchaus nicht auf die Würmer beschränkt und fehlen obendrein nicht wenigen von ihnen.

Auf eine eingehendere Definition oder allgemeine Beschreibung der Vermes müssen wir deshalb verzichten, es würde auf ein Wiederholen dessen herauskommen, was in diesem Handwörterbuch über die einzelnen Gruppen schon gesagt ist. Vgl. die am Schluß aufgezählten Artikel dieses Handwörterbuchs.

2. Die hauptsächlichen Systeme der Vermes. Da wir nicht ein — gültiges — System angeben können, bleibt uns nichts anderes übrig, als einige der hauptsächlichen Systeme hier nebeneinander zu stellen. Ich schicke voraus, daß schon Lamarck die beiden Klassen der Anneliden und Vermes (intestinales) von den Mollusken, Echinodermen, Crustaceen, Polypen und Infusorien unterschied, und daß Cuvier die Anneliden mit den Gliedertieren zu dem Typus „Artikulaten" vereinigte, während er die Eingeweidewürmer mit Stachelhäutern, Polypen, Infusorien usw. zu seinem Typus der „Radiaten" zusammenwarf.

Seitdem haben wir viele neue Angehörige dieser Tiergesellschaft kennen gelernt und den Bau der übrigen Vermes klargestellt. Das Resultat in systematischer Beziehung ist, wie ich schon andeutete, wenig erfreulich: soviel Lehrbücher, soviel verschiedene Systeme dieser Gruppe.

Häckel (Systematische Phylogenie II. 1896) behält die Vereinigung der Anneliden mit den Gliederfüßern bei, so daß die Gliederwürmer von allen übrigen Würmern als besonderer Tierkreis weit getrennt sind. Außerdem löst er die Plathelminthen los und vereinigt sie mit den Cölenteraten, weil diese ebenfalls keine sekundäre Leibeshöhle (Cölom) und keinen After besitzen. Der Rest der Würmer bildet dann den Kreis der „Vermalia"; in diesem fällt die auch von anderen Autoren vertretene Vereinigung der Chaetognathen mit den Nematoden auf, ferner die Zusammenfassung der Nemer-

tinen mit den Enteropneusten als Rüsselwürmer („Frontonia"), endlich die Einreihung der Sipunculiden, die sonst als ein Teil der Gephyreen zu den Anneliden gestellt werden, unter die Bryozoen und Brachiopoden.

Gruppierung der Würmer im System von Ernst Häckel.

Unterreich **Cölenterien**:
IV. Kreis: **Platodes** (= Plathelminthes)
Unterreich **Cölomarien**:
V. Kreis: **Vermalia**
1. Unterkreis: Rotatoria
2. „ Strongylaria (= Nemathelminthes)
1. Klasse: Echinoderen
2. „ Acanthocephalen
3. „ Nematoden (inkl. Nematomorpha)
4. „ Chaetognathen
3. Unterkreis: Prosopygia (= Molluscoidea)
1. Klasse: Bryozoen
2. „ Brachiopoden
3. „ Phoronarien
4. „ Sipunculiden
4. Unterkreis: Frontonia:
1. Klasse: Nemertinen
2. „ Enteropneusten
3. „ Prochordonia(hypothetisch!)
VI. Kreis: **Chordonia**
1. Unterkreis: Tunicata

— — — — — — — — — — — —

X. Kreis: **Articulata**
1. Unterkreis: Annelida.

— — — — — — — — — — — —

Fast ebenso kompliziert ist die Gruppierung bei Grobben, der in dem Lehrbuch von Claus-Grobben (Aufl. 1911) den Hauptteil der Würmer zu dem großen, auch Mollusken und Arthropoden umfassenden Tierkreis der „Zygoneuren" rechnet, während Enteropneusten und Chaetognathen (letztere als „Anhang") mit den Echinodermen zusammengestellt werden: (Tierkreis „Ambulacralia"). Grobben folgt hier Ideen und Definierungen, welche zuerst von Hatschek gegeben worden sind. Die übrigen Würmer werden als Scoleciden (ungegliederte Würmer), Anneliden und Molluscoiden (= Prosopygia) unterschieden, von denen die ersteren eine bunte Gesellschaft bilden (vgl. die Uebersicht). Rotatorien und Nemathelminthen werden von Grobben als „Cölhelminthen" zusammengefaßt.

Gruppierung der Würmer im System von Grobben (Hatschek).

Division **Cölomata**

— — — — — — — — — — — —

IV. Tierkreis: **Zygoneura**:
1. Unterkreis: Scoleciden
1. Klasse: Plathelminthen
2. Klasse: Cölhelminthen
Rotatorien
Gastrotrichen
Echinoderen
Nematoden
Nematomorphen
Acanthocephalen
3. „ Nemertinen
2. Unterkreis: Anneliden

— — — — — — — — — — — —

5. Unterkreis: Molluscoidea
1. Klasse: Phoronideen
2. „ Bryozoen
3. „ Brachiopoden
V. Tierkreis: **Ambulacralia**:

— — — — — — — — — — — —

2. Unterkreis: Enteropneusten (mit Discocephalen)
Anhang: Chaetognathen
VI. Tierkreis: **Chordonia**
1. Unterkreis: Tunicata.

— — — — — — — — — — — —

Zu einer im Prinzip ähnlichen Einteilung ist auch Götte (Lehrbuch 1902) gelangt, dessen „Bilateria hypogastrica" den Zygoneuren entsprechen, während seine „Bilateria pleurogastrica" die Ambulacralia + Chordonia umfassen.

Bei R. Hertwig (Lehrbuch 1912) hat der Ausdruck „Cölhelminthen" einen vollständig anderen Sinn wie bei Grobben. Hier sind damit die sämtlichen Würmer mit Ausschluß der von Grobben als Cölhelminthen bezeichneten Rädertiere und Rundwürmer gemeint. Und der Ausdruck Scoleciden, der bei Grobben für die Gesamtheit der Plattwürmer, Rundwürmer, Rädertiere und Nemertinen gilt, ist bei Hertwig auf die Plathelminthen und Rotatorien beschränkt. Hertwigs System hat den didaktischen Vorzug, daß die Wurmartigen nur einen Tierkreis bilden, der sehr übersichtlich in drei Unterkreise aufgeteilt ist. Der dritte Unterkreis (Cölhelminthen) birgt dann allerdings ein sehr heterogenes Gemisch (Sagitta + Anneliden usw. + Prosopygia + Tunikaten!).

Gruppierung der Würmer im System von R. Hertwig.

III. Tierkreis: **Würmer**:
1. Unterkreis: Scoleciden
1. Klasse: Plathelminthen (inkl. Nemertinen)
2. „ Rotatorien (inkl. Gastrotrichen)
2. Unterkreis: Nemathelminthen
3. Klasse: Nematoden
4. „ Acanthocephalen
3. Unterkreis: Cölhelminthen
5. Klasse: Chaetognathen
6. „ Anneliden
7. „ Enteropneusten
Anhang: 8. „ Bryozoen
9. „ Brachiopoden
10. „ Tunikaten.

Bei der Vergleichung dieser Systeme fällt die besondere Unsicherheit auf, welche in der Beurteilung einiger Wurmgruppen herrscht. Die Nemertinen, Rotatorien (nebst Gastrotrichen und Echinoderen), Chaetognathen, Nemathelminthen und Enteropneusten werden eigentlich von jedem zoologischen Autor anders gruppiert; wir wollen die Ursachen dieser Unsicherheit in wenigen Worten kennzeichnen. Von den Tunikaten, die mit den Würmern kaum etwas zu tun haben, sondern als Chorda-Tiere in die Nähe der Wirbeltiere gehören, können wir bei dieser Besprechung absehen.

3. Schwierigkeiten bei der Einreihung einzelner Gruppen. Von den Nemertinen ist höchst unsicher, ob wir sie als weiter entwickelte Plattwürmer auffassen dürfen oder ob sie aus bereits metamer gegliederten Tieren sich rückgebildet haben. Im ersteren Fall würden die bei ihnen vorhandenen Andeutungen von Metamerie etwas Ursprüngliches sein, im letzteren Falle nicht.

Aehnlich ist es mit den Rotatorien. Auch bei ihnen können die morphologischen Besonderheiten, insbesondere das Fehlen eines Cöloms, ursprüngliche Merkmale sein, oder aber diese Rädertiere sind aus höher organisierten Formen durch Rückbildung entstanden, etwa dadurch, daß ein früher nur während der Larvenzeit durchlaufenes Stadium („Trochophora") die Funktionen des geschlechtsreifen Tieres übernahm. Solche rückschreitende Veränderungen sind unter dem Namen „Neotenie" bekannt geworden.

Auch die Gastrotrichen und Echinoderen können auf diese Weise entstanden sein, und zwar wahrscheinlich ohne direkte Beziehungen zu den Rädertieren.

Höchst problematisch ist auch die systematische Stellung der Chaetognathen (Sagitta); in den drei angeführten Systemen sahen wir sie einmal bei den Nematoden, einmal bei den Echinodermen und einmal bei den Anneliden auftauchen.

Die Enteropneusten zeigen morphologische „Beziehungen" sowohl zu den Anneliden als zu Echinodermen und Chordaten. Sie können deshalb in keine dieser Gruppen einfach eingereiht werden.

Endlich bereitet die systematische Stellung der Rundwürmer (Nemathelminthen) sehr erhebliche Schwierigkeiten. Zunächst scheinen ihre drei Untergruppen, die Nematoden, Nematomorphen (Gordius, Nectonema) und Acanthocephalen kaum mehr als eine äußere Aehnlichkeit miteinander gemein zu haben, sodann aber sind neuere Autoren (Perrier, Rauther u. a.) mehr und mehr zu der Ueberzeugung gekommen, daß die Hauptgruppe der Rundwürmer, die Nematoden, überhaupt nicht zu den Würmern gehören, sondern daß diese wimperlosen „Chitinophoren" rückgebildete Arthropoden sind.

In allen fünf Fällen zeigt es sich, daß die betreffende Wurmgruppe keinem anderen Wurmtypus mit ausreichender Sicherheit untergeordnet werden kann, wie unzweifelhaft daraus hervorgeht, daß der eine Autor es mit einem Anschluß hier, der andere mit einem Anschluß dort versucht. Es bleibt uns daher, wenn wir eine Gruppierung anstreben, die nur gesicherte Verwandtschaftsverhältnisse zum Ausdruck bringt, nichts anderes übrig, als diese Wurmgruppen als ebenso viele selbständige Typen zu betrachten. Die anderen, weniger problematischen Wurmgruppen (Plattwürmer, Anneliden, Bryozoen und Brachiopoden) zeigen eine nicht geringere Selbständigkeit; unter ihnen sind die Plattwürmer von den Gliederwürmern morphologisch mehr verschieden als letztere von den niederen Mollusken oder Arthropoden, während die Bryozoen und Brachiopoden trotz des vollständig originellen Bauplans beider Gruppen wenigstens in ihrer Ontogenese an Anneliden — aber auch an Mollusken — erinnern.

4. „Natürliches" System der Würmer. Die als selbständig, d. h. nicht aufeinander zurückführbar erkannten Wurmtypen können wir nur dadurch in ein „natürliches" System bringen, daß wir auf ein System im üblichen Sinne verzichten, indem wir die Typen einfach nebeneinander reihen, wobei wir die kleinen, formenarmen Gruppen (Chaetognathen usw.) den großen Gruppen (Anneliden usw.) vollständig gleichsetzen müssen. Eine Zusammenfassung einiger solcher Gruppen unter einem Oberbegriff, oder auch eine Zusammenfassung der sämtlichen wurmartigen Tiere als Tierkreis „Vermes" entbehrt in einem natürlichen System der Berechtigung, weil jede Kategorie eines solchen Systems nur Tierformen umfassen darf, die auf eine gemeinsame und zwar nur ihnen gemeinsame Wurzel zurückgeführt werden können. Wir haben aber keine genügende Berechtigung, eine den sämtlichen „Würmern" gemeinsame und zwar spezifisch gemeinsame (also die Mollusken ausschließende) Grundform anzunehmen; ebensowenig dürfen wir gemeinsame Grundformen der als Scoleciden, oder als Cölhelminthen usw. zusammengefaßten Typen postulieren. Die einzigen „gemeinsamen Grundformen", für deren Existenz sich allgemein anerkannte Gründe beibringen lassen, sind die „Urbilaterien", d. h. kriechende und dadurch bilateral werdende Cölenteraten, die wohl unbedingt einmal existiert haben müssen und von denen sich die Gesamtheit der heutigen höheren Metazoen (Bilaterien) herleitet.

Dieser Begriff der Bilaterien ist dem-

nach die nächst höhere natürliche systematische Kategorie über all den einzelnen Wurmtypen, ebenso wie über den anderen Metazoenformen. Da wir auch die letzteren, also die Arthropoden, Mollusken, Echinodermen und Chordaten als selbständige Typen auffassen müssen, so würde ein natürliches System der Bilaterien nach dem jetzigen Stande unseres Wissens einfach genug aussehen. Es müßte nämlich diese vier Tierkreise sowie die etwa zehn bis dreizehn größeren und kleineren „Wurm"typen als lauter gleichgeordnete Einheiten enthalten. Das „Unterreich" der Bilaterien würde daher nach der gebräuchlichen Bezeichnungsweise in vierzehn bis siebzehn „Tierkreise" zerfallen.

5. Abgrenzung und Gruppierung der Würmer aus didaktischen Gründen. Es ist kein Zweifel, daß wir für Lehrzwecke mit einem solchen System nicht auskommen, weil dabei die Uebersichtlichkeit des Ganzen verloren geht und weil zumal die Verschiedenheit der Organisationshöhe niederer und höherer Bilaterientypen durch eine bloße Aneinanderreihung nicht gut zum Ausdruck zu bringen ist. Wir dürfen auf den Begriff der „wurmartigen Tiere" als einer Zwischenstufe zwischen den Cölenteraten und den vier spezialisierteren, „höheren" Tierkreisen nicht verzichten, und wir müssen auch der innerhalb dieser Mittelstufe deutlich nachweisbaren Steigerung durch eine entsprechende Gruppierung gerecht werden.

Abgrenzung: Die Gesamtheit der Metazoen zerfällt in eine Unterstufe (die Typen der Cölenteraten) und eine Oberstufe (die Typen der Bilaterien). Die Gesamtheit der letzteren zerfällt wiederum in eine Unterstufe (die „wurmartigen Typen") und eine Oberstufe (die vier „höheren" Tierkreise).

Für die Organisationsstufe der „Wurmartigen" steht uns nur folgende, vorwiegend negative Definition zur Verfügung: „Metazoen, welche sich durch Bilateralität und Zygoneurie von den Cölenteraten unterscheiden, ohne den Bauplan der Arthropoden, der Mollusken, der Echinodermen oder Chordaten zu besitzen."

Gruppierung: Auch innerhalb der Wurmartigen haben wir verschiedene Stufen der Organisationshöhe zu unterscheiden. Insbesondere ist das Vorhandensein oder Fehlen der sekundären Leibeshöhle (Cölom) ein wichtiges Kriterium, das aber, wie die sich widersprechenden Systeme zeigen, zur Trennung von zwei großen Kategorien nicht zu verwerten ist, weil einige Wurmtypen in dieser Beziehung eine zweifelhafte Stellung einnehmen.

Es dürfte vorteilhaft sein, bei einer Gruppierung der Wurmtypen zu didaktischen Zwecken nicht nur zwischen höheren (cölomatischen) und niederen (acölomischen) Typen zu unterscheiden, sondern auch folgenden Unterschied zu machen. Einige Wurmformen haben deutliche morphologische Beziehungen sowohl zu niedrigeren als auch zu höher organisierten Tierformen aufzuweisen und können deshalb als Reminiszenzen an Durchgangsstationen der Stammesentwickelung aufgefaßt werden. Diese — didaktisch und „historisch" — wichtigsten Typen können wir als Haupttypen der Vermes bezeichnen und ihnen die übrigen Würmer, welche entweder gar keine eindeutigen Beziehungen aufweisen (Sagitta) oder welche nur einseitig, sei es mit niedrigeren, sei es mit höheren Typen verknüpft erscheinen, als Nebentypen gegenüberstellen. Wenn eine deutliche einseitige Uebereinstimmung mit höheren Tierformen vorhanden ist (Nematoden), haben wir Rückbildung anzunehmen.

Auf diese Weise erhalten wir immerhin drei Kategorien von Wurmtypen, wodurch die Uebersichtlichkeit in diesem Formengewirr erheblich gesteigert wird, ohne daß wir systematisch-genetische Zusammenfassungen vorzunehmen brauchen, und ohne daß überhaupt näher auf die dunklen morphologischen Beziehungen der vielen kleinen und didaktisch weniger wichtigen Wurmgruppen einzugehen ist.

1. Die Würmer des niederen Haupttypus entbehren der sekundären Leibeshöhle und des Afters. Sie lassen keine Hinweise erkennen, daß diese Organe sekundär verloren gegangen sind: Plathelminthen.

2. Die Würmer der höheren Haupttypen zeigen ein wohlentwickeltes Cölom, besitzen einen After und metamere Gliederung des Körpers (zum mindesten in Andeutungen). Sie durchlaufen, von offensichtlich sekundären Ausnahmen abgesehen, das ontogenetische „Trochophora"-Stadium (können deshalb auch als Trochophora-Würmer bezeichnet werden): Anneliden, Bryozoen, Brachiopoden; Enteropneusten.

3. Die Würmer der Nebentypen besitzen einen After, haben aber kein oder kein typisches Cölom, keine oder keine typische Metamerie und keine Trochophora-Entwickelung: Nemertinen, Chaetognathen, Nematoden, Nematomorphen (?), Acanthocephalen, Rotatorien, Gastrotrichen.

Zu den „Haupttypen" ist zu bemerken, daß natürlich nicht alle Angehörigen eines solchen Typus morphologische Beziehungen nach unten und oben erkennen lassen. Innerhalb jedes Typus gibt es hochspezialisierte oder auch rückgebildete Gruppen (Hirudineen, Cestoden usw.), welche ebenso wie

die sämtlichen Nebentypen „Sackgassen der Stammesentwickelung" darstellen. Daneben aber sind Gruppen vorhanden, welche einen ursprünglicheren Bau und damit zugleich Anklänge an phyletische Uebergänge beibehalten haben.

So wird die Organisation einiger Turbellarien unter den Plattwürmern ziemlich allgemein dahin ausgelegt, daß diese Tiere sich aus Ctenophoren-artigen Cölenteraten weiter entwickelt haben. Die gleichen Strudelwürmer weisen andererseits große Aehnlichkeit mit den Larven gewisser Anneliden auf.

Letztere zeigen ebenfalls doppelseitige Beziehungen. Ihre Trochophoren knüpfen nicht nur an die Turbellarien und Ctenophoren an, sondern auch an den Tierkreis der Mollusken, der in seinen einfacheren Gruppen ganz entsprechende Larvenformen besitzt. — Endlich zeigt der Bauplan eines Annelidenkörpers bekanntlich große Aehnlichkeit mit demjenigen der Arthropoden, wodurch auch zu diesem Tierkreis eine Brücke geschlagen wird.

Ueber die einzelnen Wurmgruppen vgl. die Artikel „Annelidae", „Brachiopoda", „Bryozoa", „Chaetognatha", „Enteropneusta", „Nemathelminthes", „Plathelminthes", „Rotatoria". Ueber „Trochophora" vgl. insbesondere den Artikel „Annelidae". Literaturnachweise bei den einzelnen Artikeln.

R. Woltereck.

Wurtz
Adolf.

Dieser lange Zeit führende französische Chemiker ist in Straßburg am 26. November 1817 geboren, in Paris am 12. Mai 1884 als Professor der organischen Chemie an der Sorbonne gestorben, nachdem er zuvor seit 1853 Professor an der École de Médecine gewesen war. Aus der Schule Liebigs und Dumas hervorgegangen, hat er sich als Forscher fast ausschließlich auf organischem Gebiete betätigt. Seine ausgezeichneten Experimentaluntersuchungen betrafen meist Stoffe der aliphatischen Reihe (mehrwertige Alkohole, Aethylenoxyd, Aldol, Cyansäureester u. a.) und wurden in den Compt. rend. sowie Ann. chim. phys., zu deren Herausgebern er gehörte, auch in Liebigs Annalen veröffentlicht. Als Schriftsteller war er vielseitig und mit Erfolg tätig. Es seien die theoretischen Werke Leçons de philosophie chimique (1864); La theorie atomique (1879) hervorgehoben, deren historischer Einschlag infolge der ausgeprägt französischen Beurteilung wichtiger Fragen nicht einwandfrei ist. Ferner hat Wurtz sich durch Herausgabe des Dictionaire de chimie pure et appliquée (seit 1868) verdient gemacht. Endlich hat er durch seine Lehrtätigkeit und sein wirksames Drängen auf Errichtung von Unterrichtslaboratorien seinem Vaterlande besonders große Dienste geleistet.

Ueber sein Leben und Wirken haben A. W. von Hofmann (Ber. **20**; 815ff.) und Ch. Friedel (Notice sur la vie et les travaux de Wurtz) eingehend berichtet.

E. v. Meyer.

Wurzel.

1. Einleitung. 1a) Wurzelartige Organe niederer Pflanzen. Der Vegetationsapparat der Gefäßpflanzen gliedert sich regelmäßig in Sproß und Wurzel. Die Anlagen dieser beiden Organe sind bereits an der noch im Samen geborgenen Keimpflanze als Keimsproß und Keimwurzel deutlich zu unterscheiden und an der erwachsenen Pflanze läßt die in Form und Lebensäußerung zum Ausdruck kommende Gegensätzlichkeit zwischen dem oberirdischen, dem Licht zugewendeten beblätterten Sproß und der nach abwärts entwickelten im Substrat geborgenen blattlosen Wurzel kaum jemals einen Zweifel über die Zugehörigkeit eines Pflanzenteils zu dem einen oder anderen Organ bestehen. Auch bei den gefäßlosen Pflanzen sind wurzelähnliche Gebilde in manchen Fällen vorhanden. Bei der kleinen Grünalge Botrydium granulatum besteht der Vegetationskörper aus einem kaum senfkorngroßen kugelig angeschwollenen, grünen Sproß, der an der Oberfläche des Schlammbodens dem Lichte dargeboten ist, und ein in feine farblose Aeste dichotomisch verzweigtes Wurzelsystem, das in den Schlamm eindringend die Pflanze am Boden befestigt. Die zahlreichen Arten der den Schlammboden seichter Meeresteile oft massenhaft bedeckenden Caulerpen besitzen an einem rhizomartig kriechenden Sproß-

abschnitt, der die grünen Assimilationsflächen trägt, nach abwärts wachsende Büschelzweige, die wurzelartig in den Meeresboden eindringen (s. Fig. 1). Bei anderen



Fig. 1. Caulerpa crassifolia. Meeresalge mit wurzelartigen Verzweigungen an der Unterseite eines Kriechsprosses. Nach Sachs.

Algen, besonders bei den größeren auf Felsgrund wachsenden Braun- und Rotalgen nimmt der wurzelähnliche Teil häufig die Form einer flachen der Unterlage angeschmiegten Scheibe oder eines korallenartig verzweigten kurzen Haftorganes an. In der Gruppe der Armleuchtergewächse und bei den Laub- und Lebermoosen ist die Ausbildung einer aus einfachen oder häufiger verzweigten Zellreihen bestehenden Bewurzelung allgemein verbreitet. Zur Unterscheidung von den typischen Wurzeln der Gefäßpflanzen pflegt man die wurzelartigen Organe der niederen Pflanzen als Rhizoiden zu bezeichnen.

1b) Haupt- und Seitenwurzeln. Adventivwurzeln. Von den Farnen angefangen durch die Gymnospermen aufwärts zu den Angiospermen ist die Wurzel als Gewebekörper ausgebildet und sie zeigt in allen diesen Gruppen so weitgehende Uebereinstimmung, daß sie auch im phylogenetischen Sinne als ein einheitliches Organ angesehen werden kann. Die bereits bei der Embryobildung angelegte Wurzel entwickelt sich durch ein von der Wurzelspitze ausgehendes Längenwachstum zur Hauptwurzel. An ihr können durch Verzweigung Seitenwurzeln entstehen, die sich in gleicher Weise weiter verzweigen können. Dadurch geht aus der Hauptwurzel ein zusammengesetztes Wurzelsystem hervor. Nicht selten nehmen aber an der Zusammensetzung des Wurzelsystems einer Pflanze neben der Hauptwurzel und ihren Seitenwurzeln auch noch sogenannte Adventivwurzeln (Nebenwurzeln) teil, die nicht von der Keimwurzel des Embryos abzuleiten sind, sondern als Auszweigungen der Sproßachse auftreten. Wo wie bei den meisten Monokotylen die Hauptwurzel frühzeitig ihr Wachstum einstellt und zugrunde geht, wird das gesamte Wurzelsystem der älteren Pflanzen von Adventivwurzeln gebildet.

2. Gestaltung und innerer Bau. 2a) Wurzelspitze. An der typischen Wurzel stellt die Wurzelspitze ein besonderes, nach seiner Funktion und inneren Beschaffenheit von dem übrigen Wurzelkörper wesentlich verschiedenes Organ dar. Sie ist der Sitz des Vegetationspunktes, von dem aus der dauernde Längenzuwachs der Wurzel erfolgt, und wird von einer von innen her sich erneuernden Gewebekappe, der Wurzelhaube bedeckt, die den empfindlicheren Teil des jugendlichen Gewebes schützend umhüllt.

Der anatomische Bau der Wurzelspitze ist in dem Artikel „Gewebe" im Band IV dieses Handwörterbuchs auf S. 1249 und 1250 eingehend geschildert und durch Abbildungen erläutert, so daß eine ausführlichere Darstellung der Verhältnisse hier erspart werden kann.

Man kann schon frühzeitig unmittelbar hinter dem Vegetationspunkt in dem jugendlichen Gewebe der Wurzelspitze drei Gewebekomplexe unterscheiden, die den drei wichtigsten Gewebearten der erwachsenen Wurzel entsprechen. Eine einfache Schicht peripherisch gelagerter Zellen bildet das Dermatogen, das in die Oberhaut (Epidermis) des Wurzelkörpers übergeht. Unter dem Dermatogen folgt ein mantelförmiger Gewebekomplex, das Periblem, aus dem das Rindengewebe der Wurzel seinen Ursprung nimmt und ein zylindrischer Gewebekern der Wurzelspitze unmittelbar oberhalb des Vegetationspunktes, das Plerom, bildet den Ausgangspunkt für die Ausbildung des das Leitungsgewebe einschließenden Zentralzylinders der Wurzel. Die Meristemzellen, welche gegen die Spitze hin aus dem Wurzelvegetationspunkt hervortreten, bilden das Kalyptrogen, dessen Zellen in den Aufbau der Wurzelhaube aufgehen.

In dem Dermatogen, Periblem und Plerom der Wurzelspitze findet zunächst noch reichliche Vermehrung der Zellen durch Teilung statt, je mehr aber die Gewebselemente durch den vom Vegetationspunkt aus erfolgenden Nachschub von der Wurzelspitze entfernt werden, um so mehr treten die Zellen

in die Phase der Streckung ein, um endlich durch innere Umwandlungen in den Zustand des Ausgewachsenseins übergeführt zu werden Aeußerlich macht sich dieses Verhalten der Gewebselemente dadurch bemerkbar, daß der kurz hinter der Wurzelspitze gelegene Abschnitt der Wurzel eine starke Streckung erfährt, während unmittelbar an der Wurzelspitze nur geringe, oberhalb der Streckungszone gar keine Längenzunahme erfolgt. Die Lage der Streckungszone läßt sich im Experiment leicht dadurch bestimmen, daß eine wachsende Wurzel mit Tuschmarken in gleichen Abständen versehen wird (s. Fig. 2). Während die Marken am ausgewachsenen Teil der Wurzel ihren Abstand behalten, werden sie in der Streckungszone durch das Wachstum entsprechend der Streckungsgeschwindigkeit verschieden weit auseinander gerückt.

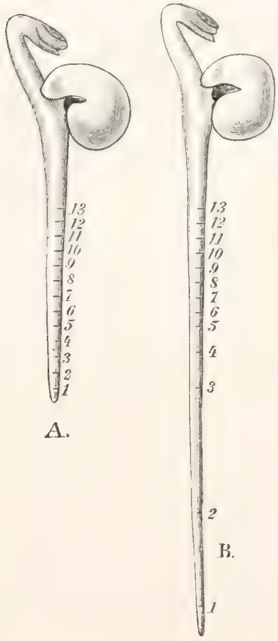


Fig. 2. Keimling einer Erbse. Die Wurzel wurde mit Tuschmarken in gleichen Abständen bezeichnet. Nach 24 Stunden waren die Tuschmarken in der in B dargestellten Weise gegeneinander verschoben. Nach Sachs.

Die Zellen des Kalyptrogens treten meist, ohne weitere Zellteilungen zu erfahren, gleichmäßig in die Phase der Streckung ein und die innere Ausbildung läßt aus ihnen ein dicht gefügtes Parenchym entstehen, dessen Zellen zum Teil große Stärkekörner im Inhalt führen. Gegen die Oberfläche der Wurzelhaube hin lockern sich die Zellen im Verbande, indem Interzellularräume auftreten und die äußersten Zellen gehen meist unter Schleimbildung zugrunde. Indem die Zellbildung im Vegetationspunkt mit der Auflösung der Zellen an der Oberfläche der Wurzelhaube einigermaßen gleichen Schritt hält, bleibt der Bestand der Wurzelhaube auch normalerweise ziemlich unverändert erhalten.

2b) Wurzelkörper. Die Zellen des Dermatogens bleiben auf ihren Entwickelungsgang durch die Wachstumszone der Wurzel stets in lückenlosem Verbande. Die noch eintretenden Zellteilungen finden meist durch antikline Wände d. i. senkrecht zur Oberfläche statt, so daß die einschichtige Lagerung der Zellen erhalten bleibt. Wo ausnahmsweise in einzelnen Zellen des Dermatogens eine perikline Wand parallel zur Oberfläche eine innere Zelle von einer oberflächlich gelegenen abtrennt, da schließt sich die erstere in ihrem weiteren Verhalten den benachbarten Periblemzellen an, so daß auch dadurch die einschichtige Ausbildung der Oberhaut nicht gestört wird. Die inneren Veränderungen, welche den Zellen des Dermatogens ihren spezifischen Charakter als Oberhautzellen verleihen, sind geringfügig entsprechend der kurzen Lebensdauer, die den Oberhautzellen der Wurzel zukommt. Oberhalb der Streckungszone tritt in der Mehrzahl der Fälle an den Zellen der Wurzelepidermis eine Haarbildung auf, indem aus jeder Zelle ein äußerst zartwandiges zylindrisches Wurzelhaar hervorgeht, das sich bei den im Erdboden steckenden Wurzeln in die Lücken zwischen den Bodenpartikelchen hineinschiebt und mit den Erdkrümchen verwächst.

Auf diese Weise wird bei den meisten Wurzeln der Wurzelkörper unmittelbar oberhalb der Streckungszone mit einem dichten Besatz von Wurzelhaaren bedeckt (Fig. 3). An den älteren Teilen des Wurzelkörpers gehen die Wurzelhaare frühzeitig zugrunde.

Ueber die Ausbildung der Wurzelhaare sowie über den anatomischen Bau des Wurzelkörpers ist in dem oben zitierten Artikel „Gewebe" im Band IV dieses Handwörterbuchs S. 1242f. ausführlicher berichtet worden, so daß hier nur das Wesentlichste und zum Verständnis des Folgenden Unentbehrliche über diesen Gegenstand zusammengefaßt werden soll.

Der unmittelbar unter der Epidermis gelegene Gewebebestandteil des Wurzelkörpers, die Wurzelrinde, besteht zum größten Teil aus ziemlich gleichmäßig entwickelten parenchymatischen Zellen in mehrfacher Lage. Meist haben die Zellen des Rindenparenchyms im ausgewachsenen Zustande die Natur von Speicherzellen, deren Protoplasmaleib eine oder mehrere Zellsaftvakuolen und häufig auch geformte Reservestoffe wie Stärkekörner einschließt. Zwischen den Zellen ist ein System luftführender Interzellularräume ausgebildet. Die innerste Zellschicht des Rindenparenchyms stellt eine lückenlos gefügte durch die Beschaffenheit ihrer Zellwände ausgezeichnete Abschlußschicht dar, die das Rindenparenchym gegen

den Zentralzylinder der Wurzel abgrenzt. Sie wird als Endodermis bezeichnet. Ebenso besitzt vielfach auch die äußerste Schicht des Rindenparenchyms eine besondere Ausbildung. Sie wird nach dem frühzeitigen Absterben der Epidermiszellen zur Oberhaut.

Der Zentralzylinder weist die größte Mannigfaltigkeit der Gewebselemente auf. Neben Parenchymzellen mit lebendem Inhalt treten langgestreckte Sklerenchymfasern und als die charakteristischen Elemente der Leitungsbahnen des Pflanzenkörpers Gefäße und Siebröhren mit ihren Begleitelementen auf. Die Entwickelung aller dieser verschiedenartigen Gewebselemente aus den vom Meristem gelieferten Parenchymzellen erfolgt im wesentlichen in der Zone der Streckung, doch geht die innere Ausgestaltung einzelner Formbestandteile auch nach oberhalb der Streckungszone weiter und von den Parenchymzellen behalten manche ihre Entwickelungsfähigkeit dauernd; sie bilden also ein von dem Urmeristem der Wurzelspitze abgeleitetes Folgemeristem, von dem nachträgliche Veränderungen der bereits ausgewachsenen Wurzel ausgehen können.

Die Anordnung der Gewebselemente im Zentralzylinder folgt in jedem Falle bestimmten Regeln. Man kann Gefäßteile und Siebteile unterscheiden. Die ersteren aus Gefäßen oder Tracheiden, Holzfasern und Holzparenchymzellen zusammengesetzt gruppieren sich regelmäßig um die Achse des Wurzelkörpers derart, daß ihr Querschnitt in Gestalt eines mehrstrahligen Sterns auf dem Wurzelquerschnitt erscheint. Die Anzahl der in dem Stern vereinigten Gefäßteile wechselt innerhalb gewisser Grenzen bei den Wurzeln derselben Pflanze, in der Regel ist ihre Zahl bei den Gymnospermen und Dikotylen geringer als 10, meist 2 bis 5 oder 7, während bei den Monokotylenwurzeln viel höhere Zahlen vorkommen. Zwischen den Strahlen des Sterns liegen die Querschnitte der Siebteile, in denen Siebröhren, Bastfasern und Bastparenchymzellen strangartig vereinigt sind. Rings um die ganze Anordnung ist in mantelförmiger Schicht unmittelbar an die Endodermis angrenzend das Parenchym eines Folgemeristems ausgebreitet, das als Perikambium bezeichnet wird. Bei den Wurzeln der Gymnospermen und Dikotylen ist auch noch zwischen den Gefäßteilen und Siebteilen ein meristematisches Parenchym, das Kambium, eingeschaltet.

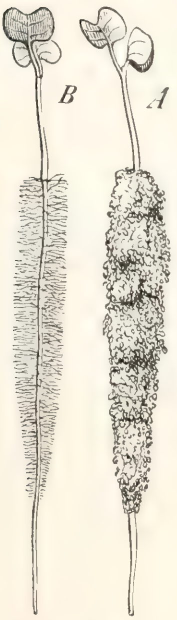


Fig. 3.

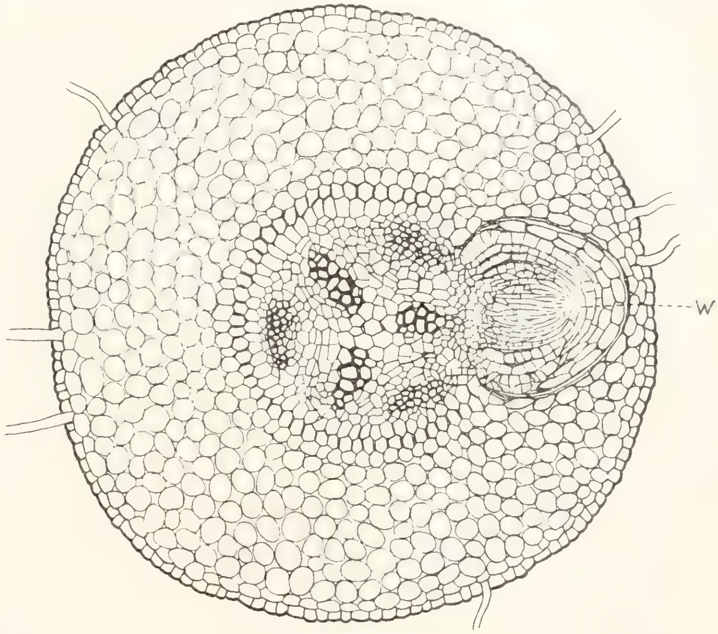


Fig. 4.

Fig. 3. Keimpflanze des weißen Senf. A mit den von den Wurzelhaaren festgehaltenen Erdkrümchen, B nach Abspülen der Erde. Nach Sachs.

Fig. 4. Wurzelquerschnitt der Erbse, Pisum sativum, mit der endogenen Anlage einer Seitenwurzel W, die das Rindengewebe noch nicht völlig durchbrochen hat. Vergrößert.

2c) Verzweigung der Wurzel. Die

Verzweigung der Wurzel der Blütenpflanzen geht von Vegetationspunkten aus, die sich frühzeitig aus dem Perikambium des Zentralzylinders entwickeln. Bei den Gefäßkryptogamen wird eine Zelle der innersten Rindenschicht zur Scheitelzelle. Die Entstehung der Seitenwurzeln ist also endogen, da die Spitze der jungen Wurzel zunächst das Gewebe der Wurzelrinde und die Epidermis durchbrechen muß, um als seitlicher Auswuchs an der Hauptwurzel hervorzutreten (s. Fig. 4). In ähnlicher Weise werden auch die Adventivwurzeln endogen in den Sprossen angelegt. Da die ersten Anlagen der Seitenwurzeln in Teilen des Perikambiums auftreten, die zu den gegen die Peripherie ausstrahlenden Gefäßteilen in bestimmter räumlicher Beziehung stehen, so erscheinen die jungen Seitenwurzeln zunächst nach der Zahl der vorhandenen Gefäßteile reihenweise angeordnet (Fig. 5). Doch verwischt sich diese Regelmäßigkeit sehr bald dadurch, daß oft mehrere Seitenwurzeln nebeneinander hervorbrechen und daß nachträglich auch aus anderen Partien des Perikambiums Wurzelanlagen entstehen. In gleicher Weise wie die Hauptwurzel können auch die Seitenwurzeln und Adventivwurzeln wieder eine Verzweigung erfahren, so daß schließlich ein zusammengesetztes Wurzelsystem zur Ausbildung gelangt.

2d) Sekundäres Dickenwachstum. Bei den Wurzeln der Gefäßkryptogamen und der monokotylen Blütenpflanzen bleibt der Entwickelungszustand, den das innere Wurzelgewebe durch die Streckung und innere Ausbildung im Endabschnitt der Wurzel erreicht hat, dauernd erhalten. Bei den Wurzeln der Gymnospermen und Dikotylen aber tritt alsbald eine sekundäre Veränderung ein, welche zunächst von dem Kambium des Zentralzylinders ausgeht. Indem von den Parenchymzellen des Kambiums aus nach beiden Seiten hin durch Teilung neue Zellen gebildet werden, erfahren sowohl die Gefäßteile als die Siebteile einen Zuwachs, der schließlich den Zentralzylinder sprengt und aus seinen Elementen einen alljährlich sich verdickenden Holzkörper hervorgehen läßt, der außen von der aus den Siebteilen hervorgegangenen sekundären Rinde umgeben ist. Es ist selbstverständlich, daß die vom Zentralzylinder ausgehende sekundäre Veränderung auch auf die Wurzelrinde und die Epidermis ihre Wirkung äußern muß. Indem die Zellen des Rindenparenchyms sich tangential strecken und Teilungen eingehen, gibt der Rindenmantel dem von innen heraus erfolgenden Dickenwachstum des Wurzelkörpers nach. Die Oberhaut aber, die dem Druck von innen nicht durch ein entsprechendes Flächenwachstum zu folgen vermag, wird durch einen Korkmantel oder schließlich wie an der Oberfläche der meisten Holzstämme durch Borkenbildung ersetzt. Die durch sekundäres Dickenwachstum veränderten Wurzeln gleichen in ihrem anatomischen Aufbau im wesentlichen den oberirdischen Achsen der Holzgewächse und das lebenstätig bleibende Kambium fügt auch bei ihnen in jeder Vegetationsperiode zu dem von der Rinde umhüllten Holzkörper einen neuen Jahrring hinzu.

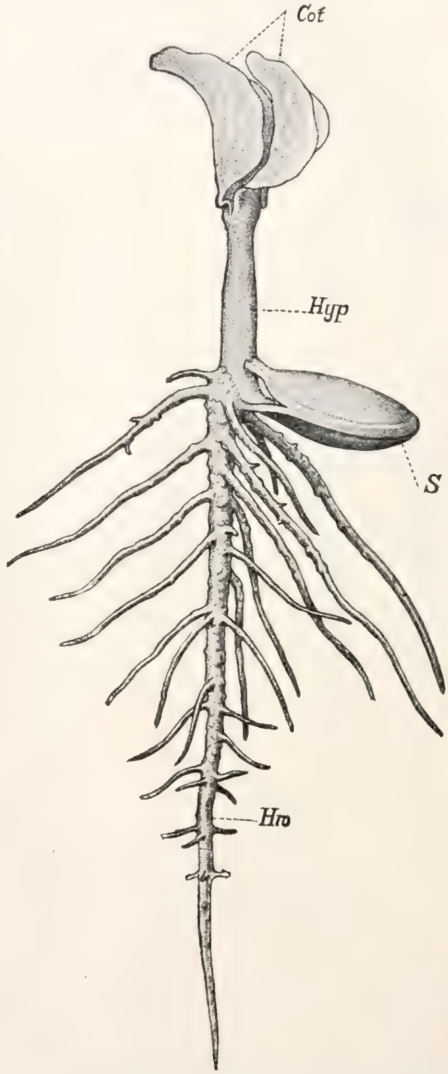


Fig. 5. Keimpflanze des Kürbis. Anordnung der Seitenwurzeln. Nach Giesenhagen.

3. Normale Beziehungen zwischen Bau und Funktion der Wurzel. Die Aufgaben, welche die Wurzel normalerweise im Leben der Pflanzen zu erfüllen hat, sind die Befestigung des Vegetationskörpers am Stand-

ort und die Aufnahme von Wasser und Nährstoffen für die Unterhaltung des Stoffwechsels. Diese Aufgaben erfordern je nach der Beschaffenheit des Substrates und nach den unter den Einflüssen der klimatischen Verhältnisse wechselnden Bedürfnissen der einzelnen Pflanzenart besondere Einrichtungen und Entwickelungsmöglichkeiten, die die Mannigfaltigkeit in der Formgestaltung der Wurzeln erklärlich machen.

3a) Die Wurzel als Haftorgan. *α*) Erdwurzeln. Das gewöhnlichste Substrat für die Wurzel der Gefäßpflanzen bildet der Erdboden. Die dauernde feste Verbindung mit diesem Substrat ist für die meisten Pflanzen eine unerläßliche Lebensbedingung, ohne die sie nicht imstande sind ihren Stoffwechsel zu unterhalten und den Angriffen äußerer Faktoren zu widerstehen. Die Verbindung der Hauptwurzel einer Keimpflanze mit dem Erdboden wird im wesentlichen dadurch erreicht, daß die Keimwurzel und die aus ihr hervorgehende Hauptwurzel infolge der als Geotropismus bezeichneten Empfindlichkeit gegen die Schwerkraft ihre fortwachsende Spitze gegen den Erdmittelpunkt wendet und diese Stellung der Wurzelspitze auch bei einer durch äußere Umstände bewirkten Ablenkung von der Senkrechten durch Krümmungen der Wurzel in der Streckungszone immer wieder herzustellen trachtet. Das Eindringen der senkrecht gegen die Bodenoberfläche gerichteten Spitze der Keimwurzel und ihr Abwärtsgleiten im Erdreich wird dadurch befördert, daß die kegelförmige Wurzelhaube, die das zarte Gewebe des Vegetationspunktes gegen Verletzung bewahrt, durch die verschleimenden Zellen eine schlüpfrige Oberfläche erhält. Als Widerlager, das der senkrecht fortwachsenden Wurzelspitze gestattet, durch die von der Streckungszone ausgehende Druckwirkung den Widerstand der Bodenpartikelchen zu überwinden, dient bei den unterirdisch keimenden Samen das Gewicht und der Zusammenhang der sie bedeckenden Erdschicht, bei oberirdischer Keimung das Gewicht des Samens. Nicht selten wird die Ausübung eines Druckes durch die Keimwurzelspitze dadurch erleichtert, daß die befeuchtete Samenschale einen kleberigen Schleim bildet und am Erdreich festklebt oder daß an den oberen Teilen der Keimwurzeln frühzeitig zahlreiche Wurzelhaare auftreten, die in die Lücken zwischen den Bodenpartikelchen hineindringen und indem sie mit den Gesteinstrümmerchen des Erdreiches verwachsen eine feste Verbindung zwischen Keimpflanze und Erdboden herstellen. Die Wurzelhaare, die später an den bereits in den Boden eingedrungenen Wurzelteilen auftreten, wirken in gleicher Weise und ermöglichen, daß die Wurzelspitze durch die Streckung der aus dem Meristem immer neu hervorgehenden jungen Gewebe immer tiefer in das Erdreich hinabgedrückt wird. Experimente haben gelehrt, daß die Stoßkraft der Wurzel bei einer Steigerung des Widerstandes sehr hohe Werte annehmen kann. Unverschiebbare Hindernisse, wie etwa dem Boden eingelagerte Steine, können durch Zwangskrümmungen der Wachstumszone und nachträgliche geotropische Abwärtsrichtung der Wurzelspitze umgangen werden.

Von hoher Bedeutung für die feste Verankerung der Pflanze im Erdboden ist das Auftreten von Seitenwurzeln an den ausgewachsenen Teilen der senkrecht abwärts gerichteten Hauptwurzel. Da die Seitenwurzeln im Innern des Hauptwurzelgewebes angelegt werden, so dringen sie, indem sie aus der Oberfläche der Hauptwurzel hervorbrechen, mit einer bereits genügend widerstandsfähigen Wurzelhaube in das Erdreich ein. Ihre Wachstumsrichtung, die gleichermaßen von der Einwirkung der Schwerkraft abhängig ist, weicht um einen bestimmten Winkelbetrag von der Senkrechten ab, so daß also die seitwärts gewendete Spitze in gleicher Richtung horizontal oder häufiger schräg abwärts weiter strebt. Dadurch wird rings um die Hauptwurzel eine sich ständig vermehrende Zahl von zugfesten Seitensträngen gebildet, die durch Wurzelhaare und von der Schwerkraft unbeeinflußte allseits ausgebreitete Seitenwurzeln höherer Ordnung mit einem immer größeren Raumteil des Erdbodens verwachsen. Bei den Holzgewächsen, deren oberirdischer Teil schon durch das ständig zunehmende Gewicht des Stammes und seiner Laubkrone immer höhere Anforderungen an die Festigkeit des Wurzelsystems stellt, läßt das sekundäre Dickenwachstum der Wurzeln im Boden ein zähes Holzgerüst entstehen, dessen feste Verankerung Jahrzehnte und selbst Jahrhunderte hindurch der durch Wind und Wetter erhöhten Inanspruchnahme standhalten kann. Im Aufbau solcher Wurzelgerüste zeigen sich nach dem Verhalten der Hauptwurzel und ihrer Verzweigungen bei den einzelnen Baumarten Verschiedenheiten, welche die Unterscheidung zwischen tiefwurzelnden und flachwurzelnden Arten gestatten. Bei der Eiche, der Erle, der Kiefer, der Tanne und anderen tiefwurzelnden Bäumen dringt die Hauptwurzel, die an ihrem oberen Ende, dem Wurzelhals, der Stammdicke wenig nachgibt, als sogenannte Pfahlwurzel (s. Fig. 6) nach unten kegelförmig verjüngt, mehr oder minder tief senkrecht in den Boden hinab und entsendet ringsum kräftige Wurzeläste, die wiederum nach allen Seiten Verzweigungen höherer Ordnung entwickeln. Einige tiefwurzelnde Bäume wie die Buche und manche Kernobstbäume senden statt

einer einzigen Pfahlwurzel mehrere annähernd gleichstarke Wurzeläste nach abwärts, die miteinander die Hauptpfeiler des Wurzelgerüstes bilden. Man bezeichnet ein solches Wurzelsystem im Gegensatz zur Pfahlwurzel als Herzwurzel. Die Fichte und die Pappel dagegen gehören zu den flachwurzelnden Bäumen. Ihre Hauptwurzel tritt in dem Gerüst ganz zurück, kräftige Seitenwurzeln aber, deren Ansatzstellen sich noch häufig als sogenannte Wurzelanläufe leistenförmig an der Stammbasis hinaufziehen, breiten sich ziemlich horizontal und flach im Boden hinstreichend rings um den Baum aus. Die von ihnen ausgehenden Verzweigungen höherer Ordnung schlagen ebenfalls eine seitliche Richtung ein, so daß also das ganze als Flachwurzel bezeichnete Wurzelsystem eine flache aus reich verzweigten, weit ausgreifenden zähen Strängen zusammen gesetzte mit dem Erdreich verwachsene Haftscheibe darstellt.



Fig. 6. Normal ausgebildete Pfahlwurzel einer Kiefer. Nach Leistner.

Bei den Gefäßkryptogamen und den Monokotylen, deren Wurzeln kein sekundäres Dickenwachstum haben, geht in der Regel die Hauptwurzel, ohne eine reichliche Verzweigung erreicht zu haben, frühzeitig zugrunde. Die Stelle eines durch Verzweigung der Hauptwurzel entstandenen Wurzelsystems wird hier durch zahlreiche aus dem Sproß entspringende Adventivwurzeln ersetzt, die sich bei langlebigen Pflanzen in jeder Vegetationsperiode vermehren oder gänzlich erneuern können. Bei den nicht holzbildenden Wurzeln dieser Gewächsgruppen wie auch bei den jugendlichen Entwicklungsstadien der Gymnospermen- und Dikotylenwurzeln, muß es als eine für das Haftorgan vorteilhafte Einrichtung angesehen werden, daß die Elemente des Festigungsgewebes, die Holz- und Bastfasern in dem Zentralzylinder zu einem axilen Strang vereinigt sind. Da die Wurzeln bei der durch Wind hervorgerufenen Biegung des Sprosses gezerrt werden und also hauptsächlich auf Zug in Anspruch genommen sind, wird durch diese Baueinrichtung, die die Biegsamkeit der Wurzel nicht beeinträchtigt, die größte Wirksamkeit mit geringstem Materialaufwand erreicht. Auch darin kann eine der Festigung dienende Zweckmäßigkeit erblickt werden, daß sich in der jungen Wurzel oberhalb der Streckungszone eine nachträgliche Verkürzung einstellt, die in typischen Beispielen bis zu ein Drittel und mehr der durch das Wachstum erreichten Länge betragen kann. Durch die dabei auftretende Spannung wird offenbar eine festere Verankerung des Wurzelsystems im Boden bewirkt.

β) Haftwurzeln der Kletterpflanzen und Epiphyten. Mancherlei besondere Verhältnisse bieten sich bei den Luftwurzeln der Klettenpflanzen und der Epiphyten dar, die nicht in den Erdboden eindringen, sondern auf andere Weise eine Befestigung der Pflanze am Substrat bewirken. Bezüglich der allgemeinen Biologie dieser Pflanzengruppen sei auf den Artikel „Epiphyten" in Band III dieses Handwörterbuches auf S. 673 verwiesen.

Bei Kletterpflanzen ist oft eine Arbeitsteilung in dem Wurzelsystem eingetreten in der Weise, daß neben den im Boden ausgebreiteten Nährwurzeln an den Sprossen besondere Haftwurzeln ausgebildet sind, die

lediglich der Befestigung des nicht tragfähigen Sprosses an einer Stütze dienen. So treten an dem Efeu unserer Wälder neben den Erdwurzeln zahlreiche kurzbleibende Adventivwurzeln am aufstrebenden Stamme auf, die mit der rauhen Oberfläche des als Stütze dienenden Baumes, Gemäuers oder Felsens verwachsen. Bei epiphytischen Orchideen und Aroideen erreichen die der Befestigung dienenden Haftwurzeln oft bedeutende Länge. Sie flachen sich ab und schmiegen sich an die Baumrinde an und die an ihrer Unterseite entspringenden Wurzelhaare stellen eine sichere Befestigung an der Unterlage her (Fig. 7). In anderen Fällen



Fig. 7. Stück einer Baumrinde, an welcher die stark abgeflachten Haftwurzeln einer epiphytischen Orchidee (Phalaenopsis) wachsen. Nach Goebel.

vermögen die Wurzeln infolge einer eigenartigen Reizbarkeit gegen Berührung Aeste und Baumstämme wie Ranken zu umschlingen (Fig. 8). Besondere Festigung gewinnt die Hafteinrichtung bei gewissen als Baumwürger bezeichneten epiphytischen Ficusarten der Tropen dadurch, daß die an der Stammfläche des besiedelten Baumes hin und her kriechenden Haftwurzeln miteinander netzartig verwachsen und endlich durch sekundäres Dickenwachstum verstärkt einen den Tragbaum fest umklammernden Hohlzylinder bilden.

3b) Die Wurzel als Organ der Nahrungsaufnahme. *α*) Saugwurzel und Leitwurzel. Die Aufnahme von Wasser und darin gelösten Nährstoffen erfolgt auf osmotischem Wege durch die Wurzel-

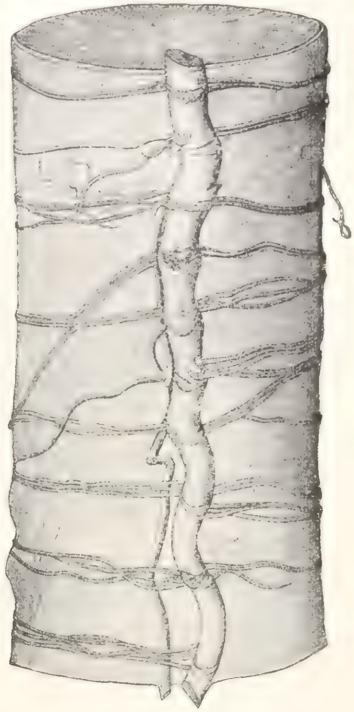


Fig. 8. Stengel von Philodendron sp., dessen Haftwurzeln sich horizontal um einen Baumstamm herumgeschlungen haben. Nach Schimper.

haare, welche die Oberfläche der jungen Wurzel unmittelbar hinter der Streckungszone bedecken, oder wo die Wurzelhaare fehlen durch die Oberhautzellen des betreffenden Abschnittes der Wurzelenden. Diesem Wurzelabschnitt wohnt auch, wie sich durch Experimente zeigen läßt, die Befähigung inne, durch Ausscheidung lösender Substanzen gewisse mineralische Nährstoffe, die ungelöst im Boden vorkommen, aufzuschließen und für die osmotische Aufnahme vorzubereiten. Die Lebensfähigkeit der Wurzelhaare ist im allgemeinen nur von kurzer Dauer; an den älteren Teilen der Wurzel treten sie außer Funktion und sterben ab, so daß immer nur ein bestimmter Abschnitt des Wurzelendes als Aufnahmeorgan in Funktion steht. Die älteren Abschnitte der Wurzel kommen für die Nahrungsversorgung nur noch als Leitungsbahnen in Betracht, die die Fortleitung des aufgenommenen Wassers und der Nährsalze zu den ober-

irdischen Teilen vermitteln. Man kann danach die der Nahrungsaufnahme dienstbaren Wurzelenden als Saugwurzeln, die älteren Wurzelteile als Leitwurzeln bezeichnen. Beim Längenwachstum der Wurzel wird der osmotische Apparat der Saugwurzel mit immer neuen noch unausgenutzten Bodenstellen in Berührung gebracht. Die Verzweigung der Wurzel läßt immer neue Saugwurzeln entstehen und in Tätigkeit treten, das sekundäre Dickenwachstum setzt durch Vermehrung des Leitungsgewebes die Leitwurzeln instand, die sich mehrende Menge des aufgenommenen Wassers fortzuleiten.

Das Verhältnis der Gesamtheit der Saugwurzeln zu den Leitwurzeln eines Wurzelsystems ist von der Reichlichkeit der Verzweigung abhängig und wechselt bei den einzelnen Pflanzenarten und unter den verschiedenen Lebensbedingungen. Indem sich in nährsalzreichen Bodenteilen eine reichlichere Verzweigung der Wurzelfasern einstellt, wird je nach der Anordnung der nährstoffreichen Schicht im Erdboden die Hauptmasse der Saugwurzeln an die Oberfläche oder in größere Tiefe verlegt (s. Fig. 9), So tief hinabsteigen können, um erst in der Tiefe ein reichlich verzweigtes System von Saugfasern zu entwickeln. Die feinen Saugwurzeln des Verzweigungssystems, die als Seitenwurzeln höherer Ordnung dem richtenden Reiz der Schwerkraft entzogen sind, werden in ihrer Wachstumsrichtung nicht selten durch eine ungleichmäßige Verteilung der Bodenfeuchtigkeit beeinflußt. Sie wenden ihre fortwachsende Spitze infolge einer als Hydrotropismus bezeichneten Reizempfindlichkeit den feuchteren Stellen zu. Durch den Hydrotropismus werden die Wurzeln gewisser Bäume und Sträucher bisweilen in die Drainageröhren der Ackerfelder oder in undichte Wasserleitungsröhren gelockt, wo sie unter den veränderten Lebensbedingungen durch reichliche Ausbildung von langgliederigen Zweigen zu dichten roßschweifartigen Wurzelzöpfen auswachsen, die schließlich das Lumen der Röhren vollständig verstopfen können.

Abgesehen von der durch die Bodenbeschaffenheit beeinflußten Reichlichkeit und Ausbreitung der Saugwurzeln zeigen sich im Bau mancher Wurzelsysteme prinzipielle Unterschiede. Die einen Pflanzen haben

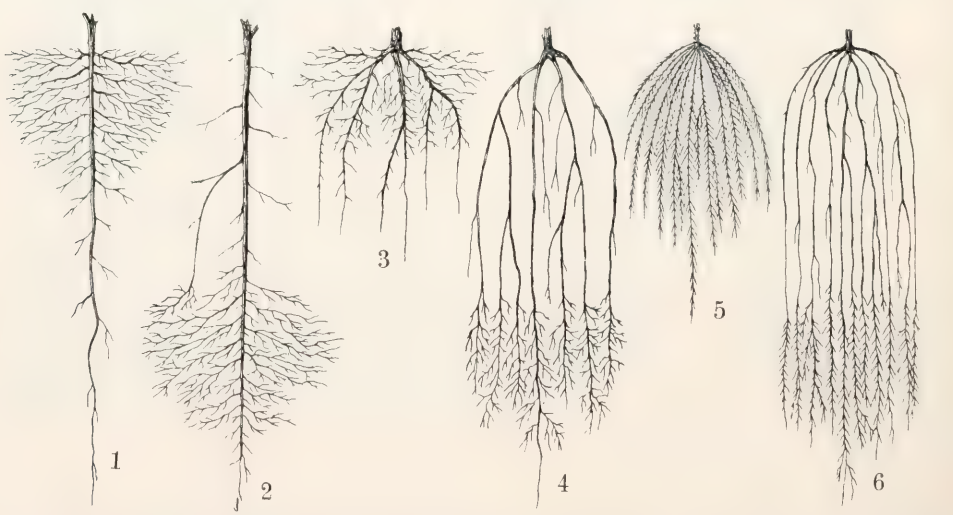


Fig. 9. Schematische Darstellung der verschiedenartigen Verteilung von Saug- und Leitwurzeln bei den verschiedenen Wurzeltypen. 1 und 2 Pfahlwurzel, 3 und 4 Herzwurzel, 5 und 6 Faserwurzel. Bei 1, 3 und 5 sind die Saugwurzeln in einer oberflächlichen Bodenschicht verteilt; bei 2, 4 und 6 findet erst in größerer Tiefe reichliche Saugwurzelbildung statt.

breiten die aus Adventivwurzeln bestehenden Büschelwurzeln der Getreidegräser in einem flachgründigen Ackerboden ihre Saugwurzelfasern nahe der Oberfläche aus, während sie in einem tiefgründigen Boden, zumal wenn in der Tiefe durch größere Feuchtigkeit günstigere Ernährungsbedingungen geboten sind, in einzelnen fast unverzweigten Strängen, sogenannten Triebwurzeln, mehrere Meter die Befähigung, durch reichliche Verzweigung der Wurzeläste jeden Teil des Bodens mit Saugwurzeln zu umklammern und nach allen Richtungen zu durchwachsen, um ihm die Feuchtigkeit zu entreißen. Bei anderen ist die Saugwurzelbildung der einzelnen Wurzelabschnitte wenig reichlich, dafür werden aber lange Triebwurzeln gebildet, die die Saugwurzeln über ein großes Areal

ausbreiten und so durch extensive Wasserversorgung die mangelnde Intensität der Bodenausnutzung ersetzen. Die Wurzeln der Obstbäume haben im allgemeinen eine intensive Wasserversorgung, bei Eschen und Pappeln aber ist die Wasseraufnahme durch die Wurzeln extensiv, was nicht selten zu Schädigung an den ihrem Standorte benachbarten Kulturfeldern führt.

β) Mykorrhiza und Wurzelknöllchen. Eine eigentümliche Veränderung erleiden die Saugwurzeln besonders mancher auf humusreichem Boden wachsenden Pflanzen dadurch, daß sie mit gewissen Pilzen eine innige Lebensgemeinschaft (Symbiose) eingehen. Die mit Pilzen vergesellschafteten Saugwurzeln der höheren Pflanzen werden als Mykorrhiza bezeichnet. Da die Erscheinung in dem Artikel „Symbiose“ in Band IX dieses Handwörterbuches eingehender behandelt worden ist, kann die Darstellung hier auf das für den Zusammenhang unbedingt Erforderliche beschränkt bleiben.

Man unterscheidet zwei Fälle dieser Symbiose: bei der ektotrophen Mykorrhiza bildet das Pilzmycel eine scheidenartige Hülle um das Wurzelende, von der aus einzelne Hyphen in die Zellwände und Interzellularräume der Wurzelzellen eindringen, ohne mit dem Zellplasma in direkte Berührung zu treten. Die endotrophe Mykorrhiza dagegen beherbergt den Pilz im Innern der Zellen ihrer Oberhaut oder der darunterliegenden Parenchymschichten. Gegenüber den normalen Saugwurzeln erscheinen die Mykorrhizen im allgemeinen kürzer und dicker. Sie sind korallenähnlich verzweigt und in der Jugend weiß gefärbt. Die Bildung der Wurzelhaare und einer normalen Wurzelhaube ist oft gänzlich unterdrückt.

Die Mykorrhizabildung ist außerordentlich verbreitet im Pflanzenreich; es ist nicht unwahrscheinlich, daß die Mehrzahl der Gefäßpflanzen zur Mykorrhizabildung befähigt ist. Ueber die eigentliche Bedeutung dieser Erscheinung herrschen noch mancherlei Zweifel. Sicher wird in manchen Fällen der Pilz als Parasit die Wurzel besiedeln und aus ihr organische Nahrungsstoffe beziehen ohne seiner Wirtspflanze irgendwelchen Nutzen zu bringen. Andererseits findet sich die Mykorrhiza regelmäßig bei gewissen humusbewohnenden Blütenpflanzen, deren chlorophyllfreier Sproß nicht zu selbständiger Bildung organischer Baustoffe befähigt ist, und es liegt daher die Annahme nahe, daß hier der mit der Wurzel in Symbiose lebende Pilz der Pflanze eine Zufuhr organischer Substanz aus dem Boden vermittele. Auch die Keimpflanzen der Orchideen werden, wie neuere Untersuchungen gelehrt haben, durch einen Mykorrhizapilz ernährt und können ohne denselben nicht gedeihen. Zwischen den beiden Extremen, dem Pilzparasiten an der Wurzel und dem die Pflanze mit organischen Baustoffen versorgenden Symbionten können alle möglichen Zwischenstufen angenommen werden, und die Mykorrhiza gewinnt danach von Fall zu Fall verschiedene Bedeutung.

Eine der Mykorrhiza verwandte Erscheinung sind die an den Wurzeln der Leguminosen und ferner bei Alnus, Elaeagnus, Myrica und anderen als regelmäßig auftretende Erscheinung beobachteten Wurzelknöllchen. Sie stellen gallenartige Auftreibungen des Wurzelgewebes dar, die von Spaltpilzen verursacht und bewohnt sind. Die hier in Symbiose mit den Wurzeln auftretenden Spaltpilze haben die Befähigung, den Stickstoff der Luft zum Aufbau ihrer Körpersubstanz zu verarbeiten. Indem die Wirtspflanze einen Teil der in ihren Wurzelknöllchen lebenden und sich reichlich vermehrenden Mikroben verzehrt, gewinnt sie stickstoffhaltige Nahrung, deren Stickstoffgehalt aus der Luft stammt.

Auch über die Wurzelknöllchen ist in dem Artikel „Symbiose“ in Band IX dieses Handwörterbuches eingehender berichtet worden.

3c) Haustorien der Parasiten. An den Wurzeln parasitisch lebender Gewächse treten in vielen Fällen eigenartige Organe auf, die zur Aufnahme von Nahrung aus lebenden Teilen anderer Pflanzen dienen. Sie werden mit gemeinsamem Namen als Haustorien bezeichnet. Im einfachsten Falle kann ein solches Haustorium ein wurzelhaarähnlicher Auswuchs einer einzigen Oberhautzelle sein, der in das Gewebe einer Nachbarwurzel hineinwächst und damit einen Verbindungsweg schafft auf dem Wasser und Nährsalze und schließlich wohl auch organische Baustoffe aus dem Wirt in den Schmarotzer hinübergeführt werden können. Gewöhnlich aber nehmen größere Zellkomplexe des Wurzelgewebes an der Haustoriumbildung teil, es entsteht ein wulstiger Auswuchs, der sich sattelförmig an die Nachbarwurzel anlegt. Von ihm aus senkt sich ein Gewebestrang in das Gewebe der Wirtswurzel hinein, der auch Gefäße und Siebröhren enthält, die als Stoffleitungsbahnen zwischen dem lebenden Gewebe der Wirtswurzel und dem Zentralzylinder der Schmarotzerwurzeln ausgebildet werden. Bei manchen Schmarotzern treten derartige Haustorien auch an den Sproßachsen auf, so z. B. bei Cuscuta, dem Kleeteufel und seinen Verwandten. Da hier die Haustorien endogen im Sproßgewebe angelegt werden, können sie wohl als umgewandelte Adventivwurzeln gedeutet werden. Bei der Mistel ist das ganze Wurzelsystem zu einem im Gewebe der Wirts-

pflanze verborgenen Saugapparat umgewandelt. Näheres über Bau und Lebensweise der zu Haustorien gewordenen Wurzeln und Wurzelteile der Schmarotzerpflanzen kann in dem Artikel „Parasiten“ im Band VII dieses Handwörterbuches auf S. 506 ff. nachgelesen werden.

4. **Funktionswechsel bei Wurzeln.** Nicht selten haben Wurzeln oder Teile derselben im Leben der Gewächse neben der Befestigung am Substrat und der Nahrungszufuhr oder statt derselben andere Verrichtungen übernommen. Ihre Gestalt und ihr Bau weisen dann entsprechende Veränderungen auf, die zu der veränderten Funktion in Beziehung stehen. Man bezeichnet sie als Wurzelmetamorphosen oder metamorphosierte Wurzeln.

4a) Wurzelmetamorphosen mit mechanisch-biologischen Funktionen. Wir haben oben der Befähigung der Wurzel gedacht durch nachträgliche Verkürzung eine feste Verspannung des Wurzelsystems im Erdreich zu erzielen. In vielen Fällen erfüllt die Kontraktionsfähigkeit der Wurzel zugleich die Aufgabe, die Tiefenlage der Teile des Pflanzenkörpers im Erdboden zu regulieren. So werden bei manchen Keimpflanzen durch eine nachträgliche Verkürzung der jungen Hauptwurzel die Sprosse ein Stück weit in den Erdboden hinabgezogen. Manche ausdauernde Wurzeln, wie die Hauptwurzel des Löwenzahn und anderer behalten ihre Kontraktionsfähigkeit jahrelang und bewirken durch ihre Verkürzung, daß die an der gestauchten Achsenbasis entstehenden Blattrosetten immer der Bodenoberfläche angeschmiegt bleiben. In vielen Fällen tritt bei den Wurzeln der Stauden eine Arbeitsteilung ein: während ein Teil des Wurzelsystems als Nähr- und Haftwurzel dient, ist ein anderer als Zugwurzel ausgebildet, durch die der im Boden überwinternde Grundstamm der Staude in die ihm zusagende Tiefe hinabgezogen wird. Man bezeichnet das Auftreten von zweierlei der Form und Funktion nach verschiedenen Wurzeln an einer Pflanze als Heterorhizie. Die Zugwurzeln zeichnen sich in typischen Fällen durch größere Dicke und durch die bei der Verkürzung auftretende Querrunzelung aus (s. Fig. 10). In ihrem anatomischen Aufbau überwiegt das Parenchym. Festigungsgewebe wird nur in geringem Maße oder überhaupt nicht ausgebildet. Als Beispiel mögen die Zugwurzeln von Crocus longiflorus erwähnt werden (Fig. 10A). Die überwinternde Knolle bewurzelt sich im Frühling mit langen Nährwurzeln und treibt zum Blütensproß aus. An der unmittelbar über der alten Knolle sich bildenden neuen Knolle treten einige Zugwurzeln auf, welche die Knolle ein hinreichendes Stück weit in den Boden hinabziehen und dann bald zugrunde gehen. Aehnlich wirken die Zugwurzeln bei Oxalis (Fig. 10B) und bei den unterirdischen Ueberwinterungsorganen zahlreicher anderer Stauden.

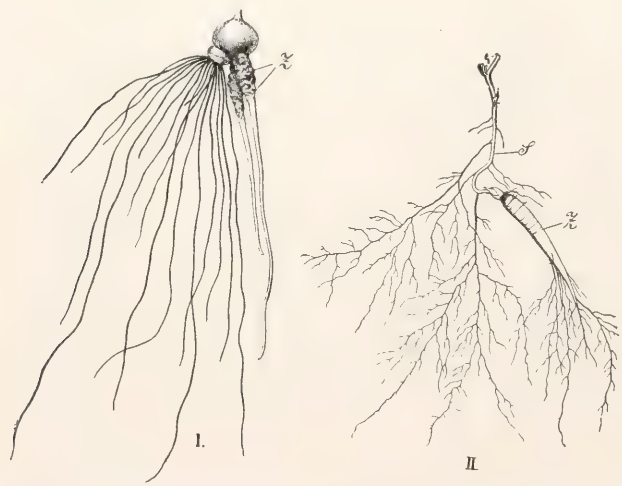


Fig. 10. I Knolle von Crosus longiflorus mit Zugwurzeln Z neben den Nährwurzeln. II Wurzelsystem von Oxalis mit einer Zugwurzel Z. Nach Goebel.

Bei den riesigen Baumformen tropischer Ficusarten übernehmen gewisse Luftwurzeln, die sich adventiv an den Hauptästen der Baumkrone entwickeln, eine mechanische Funktion, indem sie den Baumstamm unterstützen in der Ausbildung eines Traggerüstes für die Riesenlast der weit ausladenden Krone. Die etwa fingerdicken Adventivwurzeln bleiben zunächst unverzweigt und hängen strangartig schlaff von den größeren Aesten herab, bis sie durch schnelles Längenwachstum den Erdboden erreichen. Sie dringen in den Erdboden ein und verzweigen sich alsbald unter der Oberfläche reichlich. Sobald die Befestigung ausreicht, wird der bis dahin schlaffe Wurzelstrang durch nachträgliche Verkürzung straff gespannt. Und nun beginnt ein lebhaftes Dickenwachstum, das aus dem fingerdicken Wurzelstrang in kurzer Zeit einen arm- oder schenkeldicken und schließlich völlig stammgleichen Stützpfeiler der gewaltigen Krone werden läßt (Fig. 11). Bei Ficus bengalensis, F. religiosa und anderen Baumriesen der Altwelttropen geht so aus einem Baum schließlich ein ganzer

Wald von Stämmen hervor. Neben solchen Stützwurzeln zeigen manche tropischen Feigenbäume noch eine andere Wurzelmetamorphose, die sogenannten Brettwurzeln. Die von der Stammbasis oder auch vom Grunde einer Stützwurzel ausgehenden Seitenwurzeln, welche flach im Boden hinstreichen, verbreitern sich durch sekundäres Dickenwachstum fast ausschließlich in senkrechter Richtung nach oben, so daß aus ihnen meterhoch über dem Boden emporragende und in mehr als mannshohen Wurzelanläufen an dem Stamm hinaufreichende Planken werden (s. Fig. 11).



Fig. 11. Tropischer Feigenbaum mit Stützwurzeln an den Aesten und Brettwurzeln an der Stammbasis.

Diese Brettwurzeln, die in ähnlicher Ausbildung auch bei anderen hochwüchsigen Urwaldbäumen der Tropen, Parkia, Sterculia u. a. m. vorkommen, bilden ein System von Strebepfeilern, das die Standfestigkeit des Baumes und besonders seine Widerstandsfähigkeit gegen den Winddruck auch auf einem nachgiebigen Humus- oder Sumpfboden wesentlich erhöht.

Der Schlammboden im Flutbereich brandungsfreier Flachküsten tropischer Meere ist vielfach mit einer eigentümlichen aus Bäumen und Sträuchern gebildeten Pflanzenformation besiedelt, die als Mangrove bezeichnet wird. Die Gewächse, welche diese Formation zusammensetzen, gehören verschiedenen Verwandtschaftskreisen an. Manche von ihnen besitzen eine sehr eigentümliche Einrichtung zur Aufrechterhaltung der Baumkrone gegen den Wellengang zur Flutzeit. Arten von Rhizophora, Bruguiera, Pandanus u. a. m. entwickeln aus dem Stamm und den Hauptästen bis hoch über dem Boden aufwärts Adventivwurzeln, die gestreckt oder im Bogen schräg abwärtswachsend in den Boden eindringen und den an seiner Basis meist frühzeitig absterbenden Stamm wie auf Stelzen über den Schlammboden und den Wellenschlag des Meerwassers emporheben (s. Fig. 12). Wenn die Stelzwurzeln unverletzt

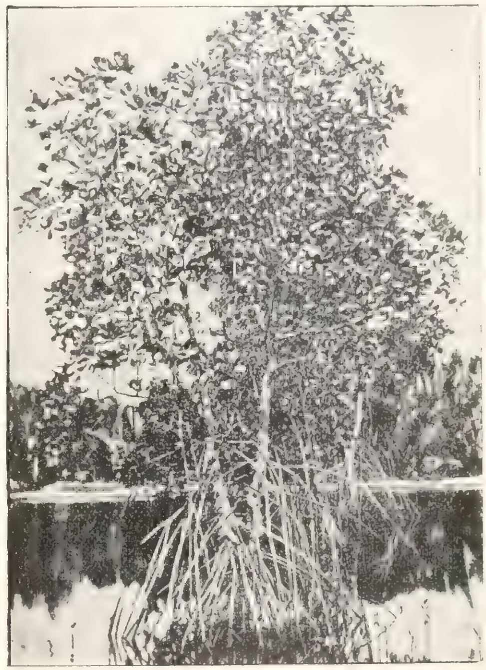


Fig. 12. Javanische Mangrove-Pflanze, Rhizophora mucronata, mit Stelzwurzeln. Nach Schenk und Karsten.

bleiben, erreichen sie unverzweigt den Boden. Nicht selten aber wird besonders bei den Rhizophoraarten der weiche Vegetationspunkt junger Stelzwurzeln zerstört, was eine Verzweigung der Stelzwurzel unmittelbar hinter der Spitze zur Folge hat. Dadurch wird dann oft das Stelzwurzelsystem der Mangroven ein fast undurchdringliches Gewirr.

Durch Metamorphose gehen in einigen Fällen aus Wurzeln mechanische Schutzorgane hervor, die geeignet sind, gewisse Pflanzenteile gegen die Angriffe von größeren Tieren zu sichern. Indem bei gewissen Wurzeln der Vegetationspunkt sein Wachstum einstellt und indem die Gewebe holzartig verhärten, entstehen Dornen mit stechender Spitze, die bedrohte Pflanzenteile wehrhaft umgeben. Das auffälligste

Beispiel bietet wohl die im tropischen Afrika heimische Dioscorea praehensilis, deren im Boden geborgene nährstoffreiche Knolle rings von Wurzeln umgeben ist, die mit spitzen dornartig verhärteten Seitenwurzeln dicht besetzt sind. Auch an der Knolle und den Blattpolstern der epiphytischen Myrmecodia tuberosa brechen zahlreiche Wurzeldornen hervor. Bei anderen, wie bei den Palmen Acanthorrhiza und Iriartea und bei Moraea ist besonders die Stammbasis durch Wurzeldornen bewehrt.

4b) Wurzelmetamorphosen mit physiologischen Funktionen. Zu den physiologischen Funktionen, die vielfach von Wurzeln gewissermaßen im Nebenamt übernommen werden, gehört die Aufspeicherung eines Vorrates von Reservestoffen für die Unterhaltung des Stoffwechsels zuzeiten, in denen die Pflanze aus äußeren Gründen nicht in der Lage ist, sich von außen mit Wasser und Nährstoffen zu versorgen. In solchen Speicherwurzeln wird durch sekundäres Dickenwachstum vorwiegend das als Speichergewebe dienende Parenchym in Holz und Rinde entsprechend vermehrt (s. Fig. 13), so daß das Organ fleischige Be-

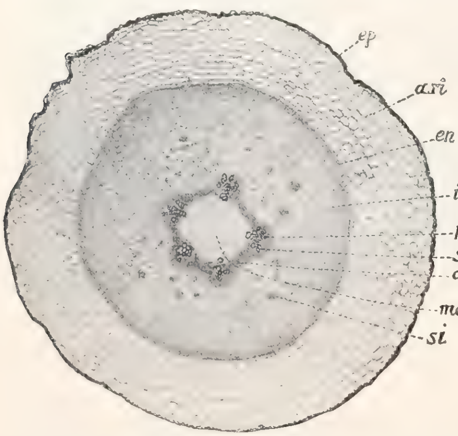


Fig. 13. Querschnitt durch die als Reservestoffbehälter ausgebildete knollenförmige Wurzel des Eisenhut, Aconitum Napellus, schwach vergrößert. ma Mark, pr.ho. Holzteil des Zentralzylinders, sho. der sekundäre Zuwachs des Holzteiles, i.ri. der fast ganz aus Speicherparenchym bestehende sekundäre Zuwachs des Rindengewebes, si. Siebröhren, en Endodermis, a.ri. Außenrinde, ep. Epidermis. Nach Karsten und Oltmanns.

schaffenheit und die Form einer Rübe oder Knolle annimmt (s. Fig. 14). Abgesehen von dieser Aenderung der Gestalt und des inneren Baues unterscheiden sich manche als Reservestoffbehälter ausgebildete Wurzeln von den Nährwurzeln auch dadurch, daß sie ein begrenztes Wachstum haben; das Gewebe ihrer Spitze verliert den Charakter eines Meristems und die Wurzelhaube geht verloren. In der Regel erstreckt sich die Metamorphose nur auf einen Teil des Wurzelsystems, so daß neben den Reservestoff-

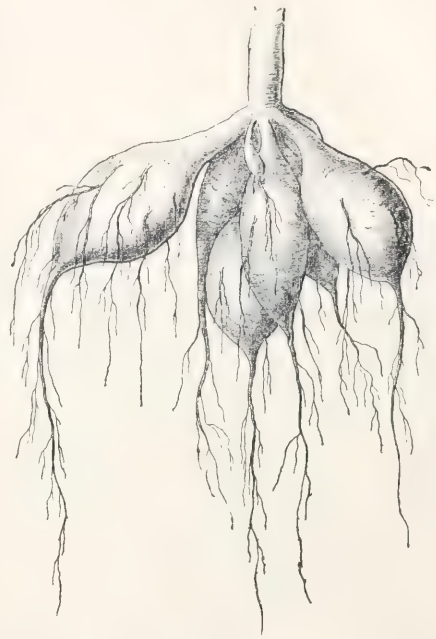


Fig. 14. Wurzelknollen der Georgine, Dahlia variabilis. Nach Giesenhagen.

behältern noch Nährwurzeln erhalten bleiben; andernfalls kann aus Adventivwurzeln ein neues Nährwurzelsystem gebildet werden. Bei den Stauden, die eine Winterruhe durchmachen, bilden oft die mit einer Sproßanlage verbundenen Wurzelknollen die Ueberwinterungsorgane, und wo sie, wie z. B. bei Ranunculus ficaria und anderen in Mehrzahl gebildet werden, da können sie zugleich der Vermehrung der Individuenzahl dienen.

Bei epiphytischen Orchideen und Aroideen findet sich an den Wurzeln eine Einrichtung, welche den von der Bodenfeuchtigkeit abgeschnittenen Pflanzen für die trockene Zeit des Tages einen Vorrat an Wasser sichert; die Wurzeln sind mit einer sogenannten Wurzelhülle (Velamen) versehen. Der anatomische Bau dieser Einrichtung ist in dem Artikel „Epiphyten" im Band III dieses Handwörterbuches auf S. 677 eingehender besprochen und bildlich dargestellt. Die äußeren Parenchymschichten der Wurzelrinde bestehen zum größten Teil aus leeren Zellkammern, deren Wand von schraubigen Verdickungsleisten ausgesteift ist und Durchbohrungen aufweist. Bei Benetzung wird das Wasser kapillar von diesen Zellen in beträcht-

licher Menge aufgesaugt und gegen Verdunstung geschützt festgehalten, um allmählich den inneren Wurzelzellen zugeführt zu werden und in den Stoffwechsel der Pflanze einzutreten. Einige Pflanzen dieser biologischen Gruppe bilden außerdem sogenannte Nestwurzeln aus, die der Pflanze auf ihrem exponierten Standort neben dem Wasser auch einen Vorrat an Rohnahrung sichern. Die Nestwurzeln wachsen aufwärts über die Unterlage empor und bilden um die Basis der Pflanze ein lockeres nestartiges Gewirr, in dem sich herabfallendes Laub und allerlei Detritus mit Staub vermischt in einem humusreichen Klumpen ansammelt, der den Nährwurzeln als ergiebiges Substrat dient.

Aehnliche Nestwurzeln treten auch bei einer erdbewohnenden Liliacee des Kaplandes Anthericum triflorum auf, sie dienen aber dort nicht zur Aufsammlung von Humus. Zahlreiche bis federkieldicke und nur wenige Zentimeter lange Wurzeln wachsen rings um den Sproßgrund empor und umdrängen die an der Stengelbasis angelegte Erneuerungsknospe. Da diese negativ geotropischen Wurzeln ein sehr kräftiges Periderm besitzen, so bilden sie für die Knospe eine wirksame Schutzhülle. Zugleich liefern sie mit den in ihrem Parenchym reichlich abgelagerten Reservestoffen einen Nahrungsvorrat für den in der nächsten Vegetationsperiode austreibenden Blütensproß (s. Fig. 15). Die ganze Einrichtung erinnert an die aus metamorphosierten Blättern gebildeten Zwiebeln, die bei den meisten Vertretern der gleichen Familie ähnliche Funktionen erfüllen.

Die Wurzeln von Sumpf- und Wasserpflanzen, die in einem luftarmen Boden sich ausbreiten, sind hinsichtlich der Versorgung ihrer Zellen mit Atemluft in ungünstiger Lage. Vielfach ist dem Sauerstoffbedürfnis der Sumpfwurzeln dadurch Rechnung getragen, daß die Luft führenden Interzellularräume in ihnen vermehrt und erweitert sind, wodurch das Wurzelgewebe eine lockere, schwammige Beschaffenheit annimmt. Bisweilen aber sind bei derartigen Pflanzen einzelne Teile des Wurzelsystems durch Metamorphose der Herbeiführung von Luft in besonderer Weise dienstbar gemacht; es werden sogenannte Atemwurzeln oder Pneumathoden gebildet. Bei Jussiaea peruviana z. B. (s. Fig. 16) treten neben den



Fig. 15. Stengelgrund und Wurzelsystem von Anthericum triflorum. Die Erneuerungsknospe am Stengelgrund ist von festen aufrechtwachsenden Speicherwurzeln eingehüllt. Nach Velenovsky.

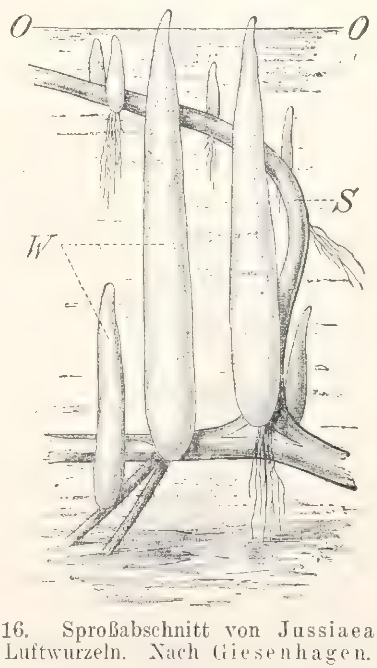


Fig. 16. Sproßabschnitt von Jussiaea mit Luftwurzeln. Nach Giesenhagen.

in den Schlammgrund eines flachen Gewässers eindringenden Nährwurzeln an den untergetaucht kriechenden Sprossen andere aufwärtswachsende Wurzeln auf, die mit ihrer Spitze bis an die Wasseroberfläche empordringen und unter Sprengung der Epidermis ihr ganzes Parenchym rings um

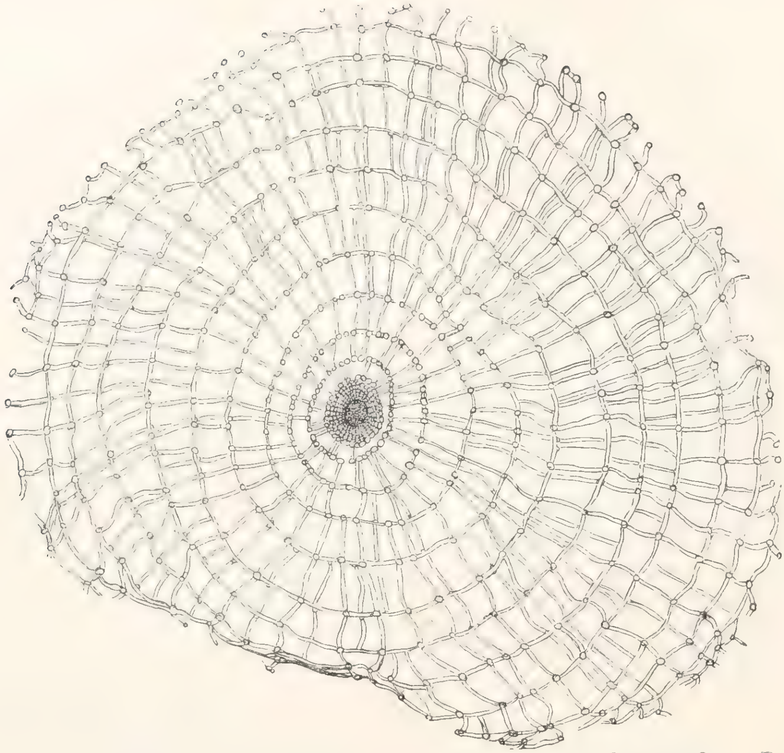


Fig. 17. Querschnitt durch eine Atemwurzel von Jussiaea, schwach vergrößert. Das Rindengewebe besteht ganz aus Aërenchym. Nach Goebel.



Fig. 18. Atemwurzeln rings um den Stamm einer Sonneratia alba aus dem Sumpfboden hervorragend. Nach Schmidt.

den rudimentären Zentralzylinder in ein lockeres Luftgewebe (Aërenchym) umwandeln, das wegen seines Luftgehaltes schneeweiß erscheint (s. Fig. 17). Bei Holzgewächsen der Sumpfflora, z. B. bei der amerikanischen Sumpfzypresse und besonders bei gewissen Mangroven, Avicennia Sonneratia u. a., ragen die Pneumathoden als spannen- bis meterhohe holzige Zapfen rings um den Stamm aus dem Sumpfboden empor (s. Fig. 18). Sie sind negativ geotropische Seitenwurzeln des im Boden verborgenen Wurzelsystems, die wie Spargeln über dem Boden emporsprießen (Spargelwurzeln) oder knieartig emporgebogene Wurzelstrecken. Ihre mit der Luft in Berührung tretende Oberfläche zeigt zahlreiche Rindenporen (Lenticellen) als Eingangsöffnungen der weiten inneren Luftkanäle, die das Gewebe durchsetzen.

In seltenen Fällen können metamorphosierte Wurzeln auch die Funktion der Laubblätter übernehmen, indem ihr Rindengewebe Chlorophyllkörper ausbildet, in denen unter der Einwirkung des Lichtes kohlenstoff assimiliert wird. Solche grüne Assimilationswurzeln treffen wir bei epiphytischen Orchideen und Aroideen in ziemlich großer Zahl an. Nicht selten sind diese grünen Wurzeln blattartig abgeflacht. Eine wesentliche Bedeutung als Assimilatoren für die Ernährung der Pflanze gewinnen sie sicherlich in den Fällen, in denen wie bei der javanischen Orchideengattung Taeniophyllum die Ausbildung normaler Laubblätter ganz unterdrückt ist. Auch bei den seltsamen in schnellströmenden Wassern auf Steinen angesiedelten Podostemaceen finden sich abgeflachte, grüne Wurzeln, deren Bedeutung als Assimilatoren bei der oft sehr weitgehenden Reduktion der Laubsprosse nicht zweifelhaft sein kann (s. Fig. 19).

Es ist bereits oben erwähnt worden, daß die als Reservestoffbehälter zu Ueberwinterungsorganen ausgebildeten Wurzeln bisweilen zugleich eine Vermehrung der Individuenzahl bewirken können. Eine solche Indienststellung der Wurzel für die Erzeugung einer Nachkommenschaft kann auch noch in anderer Weise erreicht werden, nämlich dadurch, daß Adventivsprosse an den Wurzeln ausgebildet werden, die neben dem Sproß der Pflanze aus dem Substrat hervorbrechen und sich zu selbständigen Individuen entwickeln können. Nur ganz ausnahmsweise bei einigen Farnen und Monokotylen hat man die direkte Umwandlung einer Wurzelspitze in einen blattbildenden Sproßscheitel beobachten können. Dagegen findet bei zahlreichen Gefäßpflanzen eine seitliche Adventivsproßbildung auf den Wurzeln statt. Die Adventivsprosse brechen meist aus dem Innern des Wurzelgewebes hervor, sind also wie die Seitenwurzeln endogenen Ursprungs.

Spontane Ausbildung solcher Wurzelsprosse wird bei Ophioglossum, Epipactis Dioscorea, Rumex, Populus, Ailanthus, Rosa, Pirus, Prunus, Robinia, Pirola, Monotropa, Solanum, Linaria, Cirsium Scabiosa und vielen anderen Kräutern und Holzgewächsen häufig beobachtet. Unter den Wasserpflanzen zeigen besonders manche Podostemaceen reichliche Sproßbildung an Wurzeln (s.



Fig. 19. Stein mit grünen Flachwurzeln einer Podostemacee, Hydrobryum lichenoides, die als Assimilationsorgane dienen. Nach Willis.

Fig. 20), worauf zum Teil die sonderbaren Formverhältnisse dieser seltsamen Pflanzengruppe zurückzuführen sind.



Fig. 20. Wurzel einer Podostemacee, Oenone leptophylla mit zahlreichen Adventivsprossen. Nach Goebel.

Fast bei allen Pflanzen kann durch Verletzung der Wurzel eine solche Adventivsproßbildung hervorgerufen werden. So entstehen z. B. an den vom Pflug zerschnittenen Distelwurzeln auf jeder Schnittfläche zum Schaden des Landwirtes neue Pflanzen. Die Gärtner ziehen aus der Möglichkeit, neue Pflanzen aus der Wurzel zu erzeugen, durch Ansetzen von Wurzelstecklingen praktischen Nutzen.

5. Reduzierte Wurzeln und wurzellose Gefäßpflanzen. Bei dem Zusammenhang, der überall zwischen Form und Funktion der Wurzeln erkennbar ist, wird es nicht wundernehmen, wenn bei Pflanzen, deren Wurzel unter dem Wechsel der äußeren Verhältnisse ihre normalen Funktionen verloren hat, ohne daß andere Aufgaben an deren Stelle getreten sind, eine Rückbildung des Wurzelsystems bemerkbar ist. Die frei auf der Oberfläche des Wassers schwimmenden Gefäßpflanzen wie die Wasserlinsen, der Froschbiß u. a. m. sind offenbar von bewurzelten Landpflanzen abzuleiten. Bei ihrer gegenwärtigen Lebensweise bedürfen sie keines Haftorganes, da sie vom Wasser getragen werden. Ihre Wurzeln zeigen im Bau und Verhalten in verschiedenem Grade Abweichungen gegenüber den Nährwurzeln der Landpflanzen. Ganz allgemein verkümmert die Wurzelhaube, die ja in ihrer Eigenschaft als Schutzorgan und Gleitapparat für die in den Boden eindringende Wurzelspitze hier keine Bedeutung mehr hat. Auch das Meristem des Vegetationspunktes stellt frühzeitig seine Tätigkeit ein, so daß also den Wurzeln nur ein begrenztes Wachstum zukommt. Bei dem schwimmenden Wasserfarn Azolla z. B. wirft die Wurzel, nachdem sie eine gewisse Länge erreicht hat, ihre rudimentäre Haube ab, und alle Oberflächenzellen der Wurzelspitze, selbst die ehemalige Scheitelzelle des Vegetationspunktes, wachsen zu Wurzelhaaren aus. Auch bei den oberflächlich schwimmenden Blütenpflanzen liegen die Verhältnisse meist ähnlich; der Vegetationspunkt verliert früh den Charakter eines Meristems, die Haube ist rudimentär. Meistens aber erfolgt hier die Entwickelung der kurzen Wurzel im Schutz einer sogenannten Wurzeltasche, die aus dem Gewebe der Sproßachse hervorgegangen und mit dem Meristem der Wurzelspitze ohne organische Verbindung ist. Gewöhnlich bleiben die Wurzeln der Schwimmpflanzen unverzweigt. Abgesehen davon, daß sie den schwimmenden Sprossen bei bewegtem Wasser wie der Schlingerkiel eines Bootes als Stabilisator dient, kann wohl die rudimentäre Wurzel der Schwimmpflanzen als Organ für die Aufnahme von Wasser und Nährsalzen angesehen werden. Sie verliert aber diese Bedeutung, wenn die Pflanze auch mit anderen Teilen ihrer Oberfläche, die mit dem Wasser in Berührung stehen, zur Aufnahme des Wassers und der darin gelösten Nahrung befähigt ist. In solchen Fällen ist schließlich die Wurzelbildung ganz unterdrückt. Bei Salvinia, einem mit Azolla verwandten oberflächlich schwimmenden Wasserfarn, ist von den in dreizähligen Quirlen stehenden Blättern je eins in jedem Quirl durch Metamorphose zum Wasserblatt geworden, das in feine behaarte Zipfel zerschlitzt, wurzelähnlich im Wasser nach abwärts hängt, während die beiden anderen Blätter des Quirls als Laubblätter an der Oberfläche des Wassers schwimmen. Die Laubblätter sind infolge einer eigenartigen Oberflächenbeschaffenheit unbenetzbar, die Wasserblätter aber nehmen durch ihre benetzbaren Haare und Oberflächenzellen das Wasser auf. Die Ausbildung einer Wurzel aber unterbleibt vollständig. Wurzellose Wasserpflanzen finden sich auch unter den Wasserlinsen, ferner gehören das Hornkraut, Ceratophyllum, und besonders die untergetaucht schwimmen-

den Utrikularien hierher, bei denen schon der Keimling wurzellos ist. Auch die exotischen landbewohnenden Utrikularien und die ihnen verwandten Gattungen Genlisea und Pompholyx sind gänzlich wurzellos. Es scheint, daß diese Formen aus ehemaligen Wasserpflanzen nachträglich wieder zu Landbewohnern geworden sind; mangels der verloren gegangenen Wurzel haben bei ihnen metamorphosierte Blätter die Wurzelfunktionen übernommen (s. Fig. 21). Sonst finden sich wurzellose Landpflanzen nur noch in der Farnfamilie der Hymenophyllaceen. Es handelt sich um einige winzige Trichomonasarten, deren fadendünne Rhizome im wasserreichen Moospelz tropischer Urwaldbäume umherkriechen. Sowohl an den Rhizomen als auch an den Blattstielen und gelegentlich selbst an den Blattflächen stehen zahlreiche Haare, die als Haftorgane dienen, die Wasseraufnahme erfolgt aus der immer feuchten Umgebung direkt durch die Zellen der Blätter.

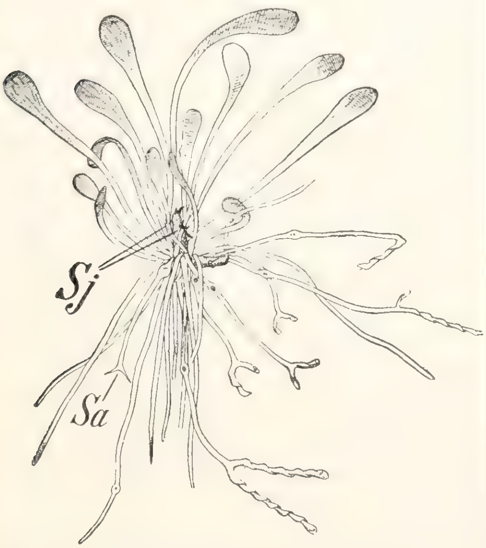


Fig. 21. Junges Exemplar von Genlisea ornata, bei der die Wurzeln durch metamorphosierte Blätter ersetzt sind. Nach Goebel.

Literatur. *J.* ***Reinke***, *Untersuchungen über Wachstumsgeschichte und Morphologie der phanerogamen Wurzel. Hansteins botan. Abhandl.* 3 *1871.* — ***K. Goebel,*** *Vergleichende Entwickelungsgeschichte der Pflanzenorgane. Schenks Handbuch III. Breslau 1883.* — ***Derselbe,*** *Organographie der Pflanzen. Jena 1898. II. Aufl. 1913.* — ***Rimbach,*** *Die kontraktilen Wurzeln und ihre Tätigkeit. Beitr. z. wissensch. Botanik II. Stuttgart 1898.* — ***Derselbe,*** *Beiträge zur Physiologie der Wurzeln. Berichte der Deutschen botan. Gesellschaft 1899.* — ***M. Büsgen,*** *Einiges über Gestalt und Wachstumsweise der Baumwurzeln. Allgem. Forst- u. Jagdzeitung 1901.* — ***Freidenfeld,*** *Studien über Wurzeln krautartiger Pflanzen. Flora 1902.* — ***M. Büsgen,*** *Studien über die Wurzelsysteme einiger dikotyler Holzpflanzen. Flora* 95 *1905.*

K. Giesenhagen.

Wüsten.

Vegetationslose Gebiete. So Sandwüste, Eiswüste. Vgl. die Artikel „Atmosphäre" und „Eis".

X.

Xerophyten.

1. Begriffsbestimmung. 2. Austrocknungsfähigkeit. 3. Wasseraufnahme. 4. Schutzmittel gegen Wasserverlust: a) Verkleinerung der ganzen; b) der freien Oberfläche; c) Verringerung der stomataren; d) der kutikularen Transpiration. e) Verringerung der Dampfspannung; f) Abwehr des Lichtes; g) Transpirationsgröße. 5. Wasserspeicherung. 6. Keimverbreitung und Schutz gegen Tierfraß. 7. Xeromorphie bei Pflanzen feuchter Standorte: a) Wintergrüne Pflanzen; b) Moorpflanzen; c) Salzpflanzen (Halophyten).

1. Begriffsbestimmung. Unter Xerophyten (xerophilen Pflanzen, Trockenpflanzen) werden solche Gewächse verstanden, die unter schwierigen Bedingungen der Wasserversorgung leben, also die Bewohner der Wüsten, Steppen, Heiden, Sandfelder, Felsen; auch viele Epiphyten (vgl. den Artikel „Epiphyten") gehören hierher. Die Schwierigkeit kann in der Wassergewinnung gegeben sein, wenn das Substrat wasserarm ist oder das Wasser nicht leicht abgibt; oder in der Höhe des Wasserverlustes der oberirdischen Organe, wenn die Trockenheit der Atmosphäre die Transpiration sehr fördert; in den äußersten Fällen, vor allem in den Wüsten, vereinigen sich beide Faktoren. Die typischen Xerophyten sind durch allerhand Eigentümlichkeiten der morphologischen (äußeren und inneren) Struktur und des physiologischen Verhaltens gegenüber den Bewohnern wasserreicher und mäßig feuchter Standorte, den Hygrophyten und Mesophyten, ausgezeichnet; durch Anpassungen, die diese Pflanzen in den Stand setzen, entweder hohen Wasserverlust ohne Schaden zu ertragen oder das Verhältnis zwischen Wassergewinn und Wasserverlust unter ungünstigen Bedingungen so günstig wie möglich zu gestalten. Die äußerste Erschwerung der Wasserversorgung und im Zusammenhang damit die auffälligsten xerophilen Anpassungen finden sich in den Trockengebieten der heißen Zonen, z. B. in der Sahara, in Südafrika, in den Wüsten des mittleren Amerika, Australiens; vor allem das Kapland ist nach der Schilderung von Marloth ein wahres Kuriositätenkabinett von abenteuerlichen Pflanzenformen. Durch Gleichartigkeit (Konvergenz) der Anpassung werden xerophile Angehörige der verschiedensten systematischen Gruppen einander in der äußeren Tracht oft so ähnlich, daß sie im blütenlosen Zustand schwer zu unterscheiden sind (Kakteen-, Erica-, Zypressenform).

Wie zwischen trockenen und mäßig feuchten Standorten, so fehlen auch zwischen Xerophyten und Mesophyten irgendwelche natürlichen Grenzen, weil es sich nur um quantitative Unterschiede handelt. Auszuscheiden sind aus der Gemeinschaft der Xerophyten jedenfalls solche Pflanzen, die die ungünstige, trockene Jahreszeit — denn dauernd fehlt das Wasser auch im Wüstenboden nicht, wenn es auch nur in großen Zwischenräumen durch Regen ersetzt wird — im Zustand ruhender Samen überstehen, deren Vegetationskörper also die Unbilden des Standortes gar nicht kennen lernt und dementsprechend von dem der Mesophyten sich nicht unterscheidet; in Wüsten leben diese einjährigen Gewächse der Regenzeit mitunter wenige Wochen und werden dann als „ephemer" bezeichnet. Ihnen schließen sich ausdauernde Gewächse an, die ihre oberirdischen Organe in der feuchten Jahreszeit aus Knollen, Zwiebeln, Wurzelstöcken treiben und mit dem Eintritt der Trockenheit einziehen; weiterhin Holzgewächse, die wenigstens die Blätter in der wasserarmen Zeit abwerfen und nur die wenig transpirierenden Achsenteile der Trocknis aussetzen. In diesen beiden Gruppen („Tropophyten" Schimpers zum Teil), besonders in der zweiten, gibt es aber an extremen Standorten doch deutlich xerophile Anpassungen. Die extremsten Xerophyten mit den ausge-

sprochensten Anpassungen geraten mit dem voll entwickelten Vegetationskörper in die trockene Zeit hinein, mitunter ohne jede periodische Verkleinerung der der Atmosphäre ausgesetzten Flächen.

Gewisse Xerophyten, wie Kakteen, Euphorbien, Stapelien, bedürfen trockenen Bodens und faulen bei reicher Bewässerung; man könnte sie obligate Xerophyten nennen. Gewisse Wüstensträucher wie Larrea mexicana (Zygophyllacee) dagegen gedeihen bei guter Wasserversorgung besser als in der Wüste (Spalding 1904); wir haben sie also als Mesophyten zu betrachten, die sich auch sehr trockenen Standorten anzupassen vermögen und in der Natur nur deshalb vorzugsweise an solchen wenig günstigen Stellen wachsen, weil ihnen hier andere Mesophyten den Platz nicht streitig machen. Aehnlich verhält sich wohl ein großer Teil der Xerophyten; sie verlangen nicht wasserarme Standorte, sondern sie finden dort Zuflucht vor der Konkurrenz der anspruchsvolleren Gewächse.

2. Austrocknungsfähigkeit. Das allersicherste Schutzmittel gegen die Ungunst eines zeitweise trockenen Standortes ist die Fähigkeit, Wasserverlust bis zur Lufttrockenheit zu ertragen. Dieses in der Beschaffenheit des Plasmas begründete Vermögen ist bei Thallophyten weit verbreitet. Flechten und Moose, die auf Sandfeldern, Felsen, Bäumen wachsen, werden in trockenen Zeiten so dürr, daß sie sich zu Staub zerreiben lassen, und erwachen wieder, sobald sie durch Regen oder Tau benetzt werden. Von Gefäßpflanzen verhalten sich ähnlich nur Farne und farnverwandte Gewächse. Unter den echten Farnen ist das Vermögen der Austrocknung ohne Schädigung häufig anzutreffen; von einheimischen Arten seien Asplenium septentrionale, Ceterach officinarum genannt. Die Blätter oder Blattabschnitte rollen sich beim Austrocknen gewöhnlich ein (vgl. die Figur von Niphobolus spissus Bd. II S. 18). Unter den Farnverwandten sind zu nennen gewisse binsenartige Isoëtesarten auf den Sandhügeln Algeriens und die bärlappähnliche Selaginella lepidophylla in Mittelamerika (Fig. 1), die ihre im feuchten Zustand rosettenartig ausgebreiteten Zweige beim Austrocknen zu einer Kugel zusammenrollt. Im trockenen Zustand, beim völligen Fehlen der Abkühlung bringenden Transpiration, erwärmen sich diese Pflanzen, z. B. Flechten auf Steinen, in der Sonne sehr hoch, mitunter auf 60 bis 70° (Kerner 1873); diese Widerstandsfähigkeit gegen Hitze hängt jedenfalls mit dem lufttrockenen Zustand zusammen.

In den allermeisten Fällen wird so weitgehender Wasserverlust wenn irgend möglich vermieden. Welken tritt dabei freilich regelmäßig ein. Und wo die saftigen Gewebe nicht, wie bei den Kakteen, so massig sind, daß sie auch im geschrumpften Zustand noch genügende Festigkeit bewahren, wird die Festigkeit der Organe gewöhnlich durch Ausbildung von Sklerenchym vom Turgor der Parenchyme unabhängig gemacht. So

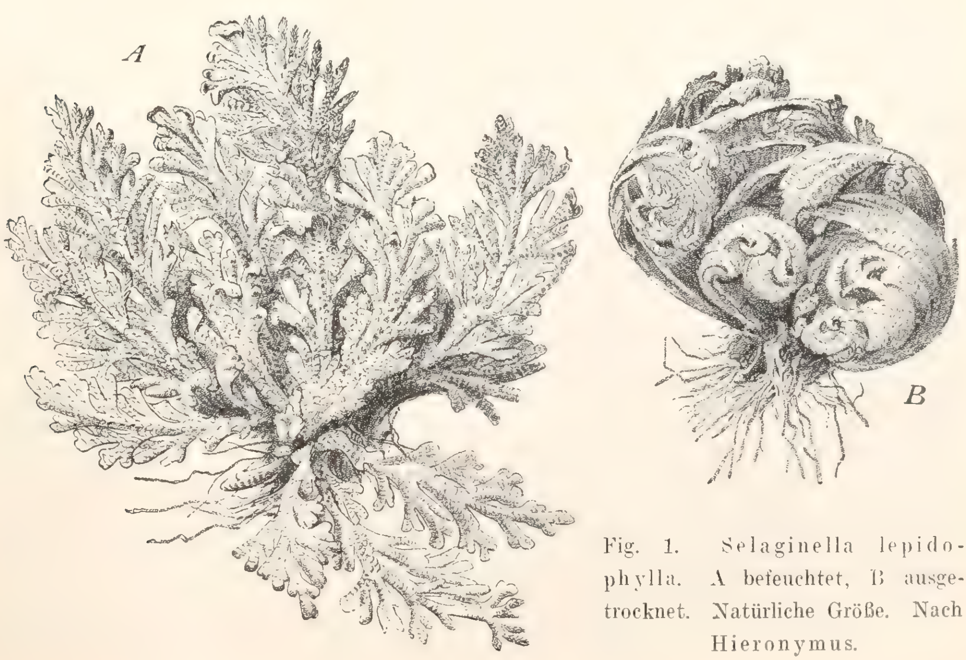


Fig. 1. Selaginella lepidophylla. A befeuchtet, B ausgetrocknet. Natürliche Größe. Nach Hieronymus.

beschreibt Volkens (1887) in den Stengeln von Wüstengewächsen mächtige Sklerenchymbildungen. In Blättern finden sich nicht selten dickwandige Faserzellen, die bei flacher Form des Blattes (Camellia, Roupala; vgl. Bd. II S. 8) zwischen den beiderseitigen Epidermen, bei zylindrischer Blattgestalt (Hakea leucoptera) zwischen Zentralzylinder und Epidermis wie Pfähle ausgespannt sind und das zarte assimilierende Gewebe vor dem Zusammenfallen in radialer Richtung schützen.

Bei gewissen Xerophyten scheint die Empfindlichkeit gegen Wasserverlust besonders gering zu sein. Sedum z. B. (Fetthenne, mit fleischigen Blättern) verträgt den Verlust von mehr als 90% seines Wassergehalts, Mais und andere Mesophyten nur von 60% (Schröder 1886).

3. Wasseraufnahme. Der Wasseraufnahme dienen die Bodenwurzeln, in Ausnahmefällen auch oberirdische Organe. Bei erschwerter Wasserversorgung ist es für die Pflanze zweckmäßig, das Wurzelsystem im Verhältnis zu den oberirdischen Organen zu vergrößern und sich so einen großen Bodenraum dienstbar zu machen. Wegen der Schwierigkeit der Beobachtung sind vergleichende Messungen im Freien noch kaum versucht. Wichtig sind deshalb die Studien von Nobbe (1875) an kultivierten jungen Nadelbäumen; die xerophile Kiefer hat danach ein Wurzelsystem, das dem der mesophilen Tanne an Länge 12mal, an Oberfläche 9mal überlegen ist. Für das in Sanddünen Nordafrikas wachsende Gras Aristida pungens gibt Schröter (1912) wagrecht streichende Wurzeln von 20 m Länge an; durch besondere Einrichtungen (vgl. unten) sollen diese Wurzeln mit ihrer ganzen Oberfläche Wasser aufzunehmen befähigt sein. Die „Offenheit" vieler xerophiler Pflanzenbestände, der lockere Stand der Individuen, der in gewissen Gegenden, z. B. in den Olivengärten in Algerien mit bestem Erfolg nachgeahmt wird, ist von dieser Seite betrachtet in seiner Wirkung leicht verständlich; die Wurzelkonkurrenz wird auf diese Weise verringert. Die meisten Wüstenpflanzen haben nach Cannon (1911) Wurzeln, die sich seitlich und nach der Tiefe weit ausdehnen und so in ihrer Gesamtheit auch bei geringer Leistung des einzelnen Wurzelzweiges beträchtliche Mengen Wasser beschaffen können; 3 bis 4 m Tiefe scheinen auch bei Sträuchern schon die äußersten Maße zu sein, wenn das Grundwasser, wie meistens in der Wüste, in unerreichbarer Entfernung, mitunter mehrere hundert Meter tief, liegt. Pflanzen, die auf Grundwasser angewiesen sind, schicken ihre Wurzeln aber in lockerem Boden in erstaunliche Tiefe, so die Bäume Prosopis und Yucca bis zu 8 bis 15 m (Coville 1893, Cannon 1911); von Tamarix sind beim Ausheben des Suezkanals Wurzeln gar in 30 m Tiefe gefunden worden. Ungewöhnlich ist bei diesen langwurzeligen Grundwassergewächsen nur die Erschwerung des Wassertransports bis zu den transpirierenden Teilen, die Gewinnung des Wassers aus dem nassen Boden ist leicht. Demgemäß ist ihr Wasserverbrauch oft bedeutend, wie aus dem raschen Welken abgetrennter Teile hervorgeht (z. B. Citrullus colocynthis in Nordafrika). — Bei der Samenkeimung entwickeln die Xerophyten oft eine Wurzel von beträchtlicher Länge, bevor die Sproßknospe sich zu entfalten beginnt (Livingston 1906).

Die Wüstenpflanzen, deren Wurzeln nicht aufs Grundwasser kommen und auch in der trockenen Zeit aus dem staubtrocken erscheinenden Boden Wasser beschaffen müssen, entwickeln im Zellsaft ihrer oberirdischen Organe mächtige osmotische Drucke, bis 100 Atmosphären und darüber (Fitting 1911). Bei einer und derselben Art ist die Höhe des osmotischen Drucks oft je nach dem Standort verschieden, besonders hoch ist der Druck an den allertrockensten Stellen. Die Erhöhung des osmotischen Drucks wird bald durch die Speicherung von Kochsalz, das in Wüstenböden vielfach reichlich vorhanden ist, bald ohne dieses durch unbekannte Stoffe erreicht. Die osmotische Energie der Wurzelzellen, die wohl nicht viel kleiner ist als die der Blattzellen, kann als Saugkraft ausgenützt werden, wenn die Wurzeln durch die Transpiration der oberirdischen Teile in einen welken Zustand versetzt werden, und wenigstens von den Blättern ist bekannt, daß sie in der Sonne regelmäßig deutlich welk werden (vgl. den Artikel „Wasserversorgung der Pflanzen").

Einen ganz anderen, dritten Typus der Wurzeltätigkeit stellen Pflanzen mit umfangreichen Wasserspeichern (vgl. unten) dar, wie die Kakteen. Sie haben großenteils ganz flach streichende Wurzeln, die in den früh austrocknenden obersten Bodenschichten, oft nur 2 bis bis 5 cm tief, liegen (Cannon) und bei länger andauernder Trockenheit wohl sehr wenig Wasser zu erreichen vermögen. Dafür können sie leichte Regenfälle ausnützen, die den Boden nur bis zu geringer Tiefe durchfeuchten. Der osmotische Druck ihrer Zellsäfte ist ungewöhnlich niedrig, manchmal noch niedriger als bei Hygrophyten; bei Kakteen z. B. 3 bis 5 Atmosphären (Livingston 1906), doch mitunter bis 12 Atmosphären (Mac Dougal 1912), bei Crassulaceen vielfach etwa 6 Atmosphären (Cavara 1905).

Wesentlich ist für diese Pflanzen, daß sie zu günstigen Zeiten große Wassermengen in sich hineinzupumpen und mit dem einmal

gewonnenen Wasser sehr haushälterisch umzugehen verstehen. Das Wurzelsystem braucht dabei nicht groß zu sein; bei Kakteen ist es manchmal ziemlich ausgedehnt, bei Testudinaria elephantipes im Kapland ist es so schwach, daß es nicht einmal zur Befestigung ausreicht und daß man die zentnerschwere Knolle ohne Mühe fortrollen kann (Marloth). Bei all diesen oberflächlichen Wurzeln müßte nach Einrichtungen gesucht werden, die Wasserverlust an den trockenen Boden verhindern; von Kakteenwurzeln gibt Mac Dougal an, daß die älteren Teile stark verkorkt sind und daß die ungeschützten Saugwürzelchen in der Trockenzeit absterben.

Die anatomischen Eigentümlichkeiten, die die Wurzeln der Xerophyten gegenüber denen der Hygrophyten auszuzeichnen pflegen, hat Freidenfelt (1904) zusammengestellt. Die Epidermis der jungen, tätigen Wurzelteile ist bei den Xerophyten oft dünnwandiger als bei verwandten hygrophilen Arten, was wohl die Wasseraufnahme erleichtert. Die starke Entwickelung der Endodermis (Schutzscheide) bei Monokotylen und des Korks bei Dikotylen ist wohl als Schutzmittel des Zentralzylinders der Wurzel gegen Wasserverlust und gegen mechanischen Druck aufzufassen. — Gewisse Gräser der nordafrikanischen Wüsten (z. B. Aristida pungens, Lygeum spartum) scheiden aus der Wurzelepidermis Schleim aus, der die benachbarten Sandkörner zu einer festen Scheide verklebt; die Wurzelhaare durchbrechen diese Scheide und bleiben auf der ganzen Länge der Wurzel erhalten, anstatt wie gewöhnlich nahe hinter der wachsenden Spitze zerstört zu werden (Price 1911).

Von Wasseraufnahme durch oberirdische Organe ist bei xerophilen Gefäßpflanzen nicht viel Sicheres bekannt geworden. Wenn Einrichtungen zur Aufnahme des atmosphärischen Wassers (Regen und Tau) der Pflanze wirklich Nutzen bringen sollen, müssen sie den Charakter von einseitigen Ventilen haben, die bei Benetzung wohl Wasser einlassen, beim Austrocknen aber verhindern, daß Wasser durch Transpiration verloren geht. Solche ventilartigen Organe sind in ausgezeichneter Ausbildung bei vielen Bromeliaceen vorhanden in Form von flachen Saugschuppen, die auf den Blättern verteilt sind (vgl. die Artikel „Blatt“ Fig. 10 und „Epiphyten“). Während die Bromeliaceen nur teilweise zur epiphytischen Lebensweise übergegangen sind, findet sich ein anderer Typus von wasseraufnehmenden Organen ausschließlich bei Epiphyten, die ebenfalls zum Teil den Xerophyten beizuzählen sind, bei Orchideen und Araceen. Hier besorgen Luftwurzeln die Wasseraufnahme mit Hilfe des „Velamen“, einer Hülle aus zahlreichen Schichten toter Zellen (vgl. den Artikel „Epiphyten“). Die Zellen des Velamen haben durchlöcherte Wände; im trockenen Zustand führen sie Luft, bei Befeuchtung saugen sie sich rasch mit Wasser voll wie ein Schwamm, weil infolge der Durchlöcherung der Membranen die Luft leicht vom Wasser vertrieben werden kann; nach dem Austrocknen bieten sie dem lebenden Teil der Wurzel einen guten Schutz gegen Transpiration. Zum selben Typus gehören die Blätter gewisser Laubmoose, wie Leucobryum, Octoblepharum; der größte Teil der Blattzellen ist hier tot, hat durchlöcherte Wände und führt Wasser oder Luft, die wenigen lebenden, grünen Zellen liegen im Innern des Blattes und sind, wenn die toten Zellen ihr Wasser abgegeben haben, von einem wenig transpirierenden Mantel umgeben.

Auch für einige erdbewohnende Xerophyten außer den Bromeliaceen ist Wasseraufnahme durch die Blätter beschrieben worden. So für Pflanzen der ägyptisch-arabischen Wüste, wie Diplotaxis harra und Heliotropium arbainense, von Volkens, für zahlreiche Crassulaceen und verschiedene Mesembrianthemum-Arten des Kaplandes von Marloth.

Die Wasser aufnehmenden Organe sollen im allgemeinen Haare sein, deren Membran ganz oder teilweise gut quellbar ist; blasenartige Epidermiszellen mit dicker Membran sind es bei Crassula decipiens, trockenhäutige Nebenblätter bei Anacampseros, Luftwurzeln bei Cotyledon cristata (alles nach Marloth). Marloths Angaben sind übrigens, wenigstens was gewisse Objekte betrifft, nicht unbestritten geblieben. Vertiefungen der Blattflächen sollen nach Weberbauer bei einigen Pflanzen der peruanischen Anden der Wasseraufnahme dienen. Ueberall wäre noch darauf zu achten, ob die aufnehmenden Organe im trockenen Zustand gegen Wasserverlust geschützt sind, was bei mehreren der beschriebenen Objekte wohl denkbar ist.

Die Vermutung von Volkens, daß aus Blättern ausgeschiedene, bei Taufall zerfließende Salze den Blättern Wasser zuzuführen vermögen, ist mit Recht abgelehnt worden. Der osmotische Druck der so entstehenden gesättigten Lösungen von Kochsalz usw. ist sicher zu hoch, als daß die Blattzellen aus diesen Lösungen Wasser entnehmen könnten.

4. Schutzmittel gegen Wasserverlust. Besonders auffällig und vielfach beschrieben sind die Einrichtungen zur Festhaltung des von den Wurzeln einmal aufgenommenen Wassers.

4a) Verkleinerung der ganzen Oberfläche. Ein sicheres Mittel ist die Verkleinerung der transpirierenden Oberfläche, wie sie in radikaler Weise bei zahllosen Pflanzen in der ungünstigen Jahreszeit durch das Abwerfen der Blätter erfolgt. In der Ausprägung des Laubwechsels finden sich bei Xerophyten eigentümliche Typen. Bei dem Strauch Fouquieria splendens z. B. in

Arizona sind Laubfall und Lauberneuerung nicht von der Jahreszeit abhängig, sondern werden unmittelbar durch das Ausbleiben und Einsetzen der Niederschläge hervorgerufen. Cannon (1905) hat an einem Exemplar zwischen Februar und August 5malige Belaubung beobachtet, die teils durch Regenfälle, teils durch künstliche Bewässerung ausgelöst wurde; die Blätter waren mitunter 3 Tage nach der Bewässerung schon fertig herangewachsen. Was die Belaubung für die Größe der Transpiration bedeutet, hat Cannon ebenfalls festgestellt; ein blattloses Sträuchlein transpirierte in 1 Stunde 2 bis 5 mg, im beblätterten Zustand 1875 mg. Umgekehrt können Zwiebel- und Knollenpflanzen des Kaplandes mehrere Jahre lang ruhen, ohne Blätter zu treiben, wenn kein Regen fällt (Marloth).

Sehr viele Pflanzen bilden, wenn sie an trockenen Standorten wachsen, kleinere Blätter als an feuchten Stellen. Das ist bei einigen kapländischen Sträuchern (Polygala, Mundia nach Marloth) zum äußersten getrieben, insofern als sie in der wüstenartigen Karroo ganz blattlos sind, während sie im feuchteren Küstengebiet noch Blätter tragen. Bei sehr vielen Xerophyten ist Kleinblätterigkeit oder Blattlosigkeit erblich fixiert, besonders wenn der Vegetationskörper ohne Veränderung seiner Form die trockene Jahreszeit überdauert. Die Blätter sind dann häufig nicht mehr, wie bei der Myrte, flach, sondern nadel-

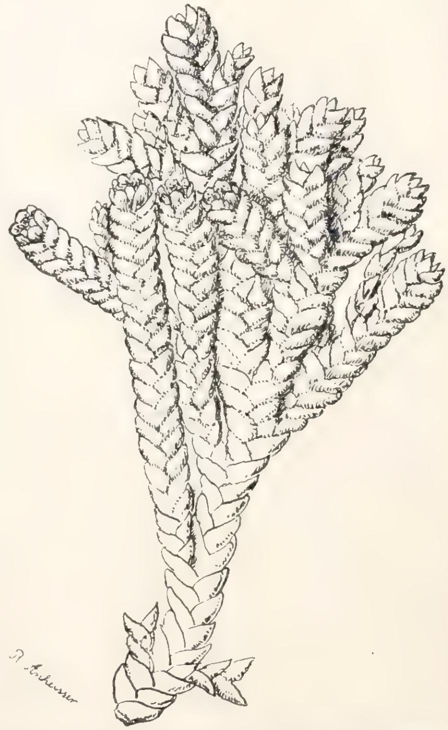
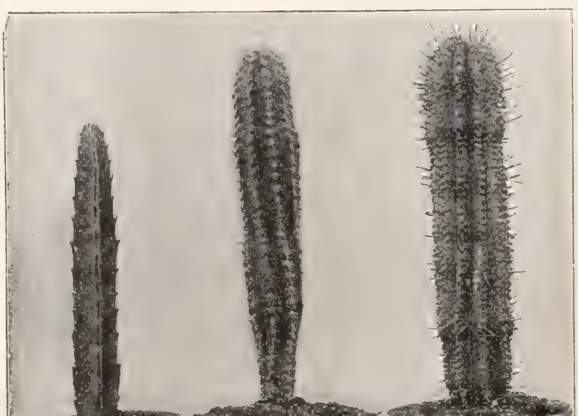


Fig. 2. Loricaria ferruginea, Komposite aus den Anden von Ecuador. Aus Schimper.



Fig. 3.



a b c

Fig. 4.

Fig. 4. Stammsukkulenten: a) Stapelia grandiflora, b) Cereus Pringlei, c) Euphorbia erosa. $^1/_5$ natürlicher Größe. Nach Fitting.

Fig. 3. Retama Retam, Rutenstrauch der Sahara, blühend. Natürliche Größe. Aus Schimper.

förmig (Pinusform: Nadelhölzer, Proteaceen; Ericaform, vgl. unten); oder sie haben die Form kleiner Schuppen, die den tragenden Achsen dicht anliegen (Zypressenform; auch bei Tamarix, bei der neuseeländischen Veronica cupressoides, bei Kompositen, Fig. 2). — Ein Gewinn für die Wasserökonomie ergibt sich durch die Verkleinerung der Oberfläche natürlich nur dann, wenn das Wurzelsystem verhältnismäßig ansehnlich bleibt; darüber ist aber noch wenig Genaues bekannt.

Im äußersten Fall werden Laubblätter überhaupt nicht mehr gebildet (oder sie sind sehr kurzlebig) und das Geschäft der Kohlensäureassimilation wird von entsprechend ausgestatteten Achsenorganen übernommen, die dann reich an Chlorophyll sind und lange ohne Korkmantel bleiben. Die Achsen sind dabei entweder dünn rutenförmig („Rutensträucher"), wie bei vielen Leguminosen des Mittelmeergebietes (Spartium junceum, Genista, Cytisus, Retama, Fig. 3), bei Ephedra, Casuarina; unter den Monokotylen finden sich blattlose, binsenartige Halme nicht bloß bei Xerophyten. Oder aber sie sind „sukkulent", d. h. mächtig aufgetrieben und saftig, als fleischige Säulen (Fig. 4) oder Kugeln entwickelt; so bei den Kakteen, vielen Euphorbien, gewissen Asklepiadeen (Stapelia, Caralluma). Abgeflacht sind die fleischigen Stengelglieder bei den Opuntien, wodurch wieder eine Annäherung an die Form der gewöhnlichen Blätter erreicht wird. Am geringsten ist die Oberfläche im Verhältnis zum Rauminhalt bei der Kugelform, wie sie die Kugelkakteen haben; die Oberfläche eines solchen 3 kg schweren Kaktus hat Noll (1893) ungefähr 300 mal kleiner gefunden als die eines ebenso schweren Sprosses von Aristolochia mit großen dünnen Blättern.

Noch häufiger als bei Sproßachsen findet sich Sukkulenz bei Blättern. Die Blätter sind dabei meistens gut ausgebildet (Fetthenne, Hauswurz; vgl. auch Bd. II S. 18 Fig. 17), mitunter sogar sehr groß (Agave, Aloë), aber wegen der Massigkeit der inneren Gewebe ist die Blattoberfläche im Verhältnis zum Volumen gering. Besonders merkwürdig sind einige kapländische Mesembrianthemumarten, bei denen je zwei Blätter zu einem kreisel- oder kugelförmigen Körper verschmelzen; der Sproßvegetationspunkt liegt in einer engen tiefen Grube dieses Körpers (Fig. 5). Diese Blattsukkulenten (Goebel) verhalten sich also zu den Sträuchern mit kleinen harten Blättern wie die Stammsukkulenten zu den Rutensträuchern. Stamm und Blätter sind beide sukkulent z. B. bei der afrikanischen Portulacaria afra, auch bei einigen Euphorbien. Nach Delf (1912) treffen bei ausgesprochenen



Fig. 5. Mesembrianthemum obconellum vom Kapland. Natürliche Größe. Aus Goebel.

Sukkulenten (Fettpflanzen) auf 1 qdm Oberfläche 5 bis 12 g Wasser, bei Halbsukkulenten 2 bis 4 g, bei Nichtsukkulenten unter 2 g.

4b) Verkleinerung der freien Oberfläche. Die vorhandenen Oberflächen des Vegetationskörpers werden dann häufig dem freien Luftzutritt teilweise noch entzogen. Die Zweige mancher Sträucher bilden in ihrer Gesamtheit dicht verflochtene, mehr oder weniger der Kugelform sich nähernde Knäuel („Kugelbuschgewächse"), so in Nordafrika bei Anabasis aretioides, in der Kapflora bei vielen Holzpflanzen. Stengel mit kleinen dichtstehenden Blättern drängen sich zu kompakten Polstern zusammen, besonders bei Felspflanzen der Gebirge (z. B. Androsace helvetica) und bei Gewächsen der Polarländer; die berühmtesten Beispiele solcher Polsterpflanzen sind die Komposite Raoulia mamillaris, die „Schafpflanze" der Alpen von Neuseeland (Fig. 6),

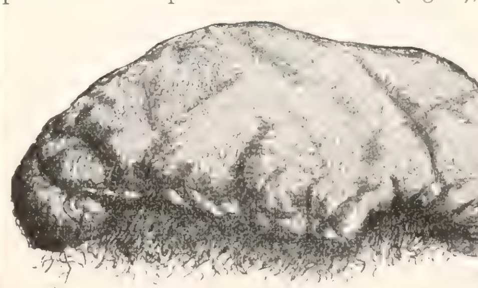


Fig. 6. Raoulia mamillaris. Polster in $^1/_6$ natürlicher Größe. Nach Schimper.

und die Arten der südamerikanischen Umbelliferengattung Azorella, deren korallenstockartige Polster so dicht und hart sind, daß man kaum mit einem scharfen Messer Stücke herausschneiden kann. Schuppenförmige Blätter lagern sich häufig dicht

übereinander, wie in den kugeligen Rosetten der Semperviven und bei den genannten Polsterpflanzen.

Auch am einzelnen Blatt wird oft noch ein Teil der Oberfläche vor dem Zutritt der austrocknenden Luft geschützt durch Einfaltung oder Einrollung. Die Nadelform des an und für sich schon schmalen Ericaceenblattes z. B. kommt dadurch zustande, daß das Blatt mit beiden Rändern nach unten eingeschlagen ist (Fig. 7); sehr eng ist die Rinne

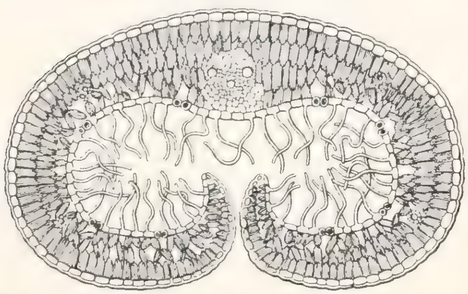


Fig. 7. Tylanthus ericoides, Rhamnacee des Kaplandes. Querschnitt des Rollblattes. 130 fach vergrößert. Nach Kerner.

der Blattunterseite bei Erica carnea, Calluna; breiter sind die „Rollblätter" von Empetrum, Rosmarinus, Lavandula. Dicht stehende Schuppenblätter, deren Oberseite dem nächstoberen Blatt angedrückt ist, während die Unterseite teilweise freiliegt, sind mitunter nach oben eingerollt, so bei der patagonischen Komposite Lepidophyllum (Goebel); in Neuseeland ist dieser Typus verbreitet (Diels), auch im Kapland kommt er in den verschiedensten Familien vor (Marloth).

Die Rollblätter des Erica- und Lepidophyllumtypus sind unbeweglich und erhalten ihre feste Rinnenform von vornherein durch die Entwickelung. Wirkliche Faltungs- und Einrollungsbewegungen, die am ausgewachsenen Blatt bei Wassermangel ausgeführt und bei guter Wasserversorgung wieder rückgängig gemacht werden, sind dagegen sehr häufig bei Gräsern, vor allem bei xerophilen, anzutreffen. Das sehr schmale Blatt von Festuca glauca z. B. ist um den Mittelnerv rinnenförmig nach oben eingefaltet, und beim Welken verengert sich die Rinne so weit, daß die beiden Blatthälften einander mit den Oberseiten fast berühren. Bei Steppen- und Wüstengräsern (Stipa, Aristida, Lygeum) ist die Oberseite der Blätter mit tiefen Längsrillen versehen; die vortretenden Riefen zwischen den Rillen rücken beim Austrocknen des Blattes mit ihren Scheiteln näher zusammen, und so rollt sich jede Blatthälfte noch nach oben ein, wenn sich das Blatt um den Mittelnerv faltet. Die Amplitude der Bewegung ist sehr groß z. B. bei Stipa capillata (Fig. 8), deren Blatt im feuchten Zustand flach ausgebreitet, im trockenen fast zylindrisch zusammengerollt ist; bei Wüstenformen wie Lygeum spartum (in Nordafrika) ist das Blatt auch bei der größten Wasserfülle schon sehr engrinnig und beim Austrocknen

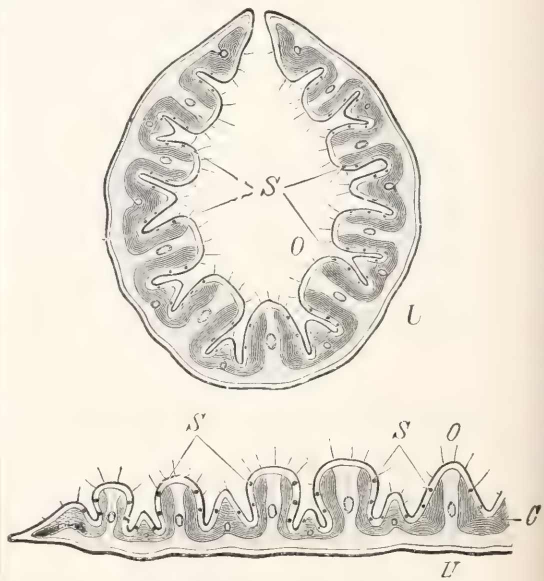


Fig. 8. Blattquerschnitte von Stipa capillata. Oben ein Blatt im geschlossenen, trockenen Zustand, unten die Hälfte eines offenen, wasserreichen Blattes. U Unterseite, O Oberseite mit Spaltöffnungen S. 30 fach vergrößert. Nach Kerner.

schließt sich die Rinne vollständig, so daß das Blatt zylindrisch wie ein Halm erscheint.

Mit den Rollblättern der Gräser sind zu vergleichen die Blätter der Laubmoosgattung Polytrichum, deren dünne Randteile beim Austrocknen über die breite, mit chlorophyllreichen Lamellen besetzte Rippe eingeschlagen werden.

4c) Verringerung der stomataren Transpiration. Die Spaltöffnungen sind an Rollblättern meistens nur oder vorzugsweise auf der eingefalteten Seite angebracht, also bei Erica unten, bei Lepidophyllum und Stipa oben. Bei anderen Gräsern mit zylindrisch zusammengefalteten Blättern (und bei Lepidophyllum) kommen auffallenderweise Spaltöffnungen auch auf der ganz ungeschützten Unterseite vor (z. B. bei Arten von Aristida). Weitaus in der Mehrzahl der Fälle ist aber doch sicher die Wirkung der Einrollung die, daß die stomatare Transpiration (mitsamt der kutikularen) verlangsamt wird, und bei den genannten Gräsern wäre erst

noch zu ermitteln, ob nicht die freiliegenden Spaltöffnungen am erwachsenen Blatt dauernd fest verschlossen sind. Die abgeschlossenen Räume in engen Falten und Rinnen sind infolge der Transpiration immer von feuchter Luft erfüllt. Die Geschwindigkeit der Diffusion des Wasserdampfes hängt aber von der Steilheit des Dampfdruckgefälles ab, und je größer die Entfernung zwischen den Orten größter und geringster Dampfspannung, also zwischen den dampfgesättigten Zwischenzellräumen und der trockenen freien Atmosphäre ist, desto weniger steil ist das Gefälle und desto langsamer bewegt sich der Dampf aus dem Blattinnern nach außen. Sind die Räume





Fig. 9. Querschnitte durch den Stengel von Ecdeicolea monostachya, Restionacee aus Westaustralien. a) Hälfte des Stengels schematisiert, schwach vergrößert; b) eine Stengelrinne mit zwei Spaltöffnungen. Stark vergrößert. Nach Renner.

über den Spaltöffnungen sehr eng, so bleibt die Luft in ihnen wohl auch bei Wind unbewegt, und im Wind wird die Verzögerung der Transpiration eines Rollblattes gegenüber der eines flachen Blattes deshalb besonders ausgiebig sein. Dicht verflochtene Haare, die in den Rinnen häufig vorkommen, tragen noch das ihrige zur Erschwerung der Luftbewegung und der Dampfdiffusion bei.

Auch bei den Rutensträuchern und bei Restionaceen (südafrikanischen und australischen Monokotylen mit assimilierenden Halmen) finden sich an den blattlosen Sproßachsen, die die Aufgaben der Blätter übernehmen müssen, gelegentlich enge tiefe Rinnen als Herberge der Spaltöffnungen (z. B. Genista murcica, Casuarina; Restionacee Ecdeicolea Fig. 9). Auch hier sind die Rillen gewöhnlich noch durch Haare verstopft und verengt.

Kleine tiefe Gruben auf der Blattunterseite entstehen manchmal durch starkes Vortreten der Nerven, auch der schwachen (bei den Espeletien der Hochgebirge Venezuelas nach Goebel; bei manchen Moraceen, wie Ficus pumila, Brosimum), und die Spaltöffnungen finden sich dann nur auf dem Grund der Gruben. Dasselbe wird erreicht durch Bildung tiefer sackförmiger „Krypten" auf der Unterseite des Blattes; die Krypten fallen wohl in die Maschen des Nervennetzes, doch werden sie nicht durch teils mehr teils weniger vorspringende Nerven gebildet, und die Blattfläche bleibt im ganzen glatt (Nerium oleander, Ficus Sect. Synoecia). Auch hier sind die Gruben wieder von feinen Haaren erfüllt oder wenigstens an der Mündung durch solche verschlossen, wodurch eine Häufung der Transpirationsschutzmittel erreicht ist.

Anstatt größerer Epidermisflächen mit zahlreichen Spaltöffnungen wird häufig die einzelne Spaltöffnung dadurch, daß die anstoßenden Epidermiszellen das Schließzellenpaar überwallen, unter die Oberfläche des Blattes oder der Sproßachse eingesenkt (Hakea Fig. 10; Aloë; Nadelhölzer). Die

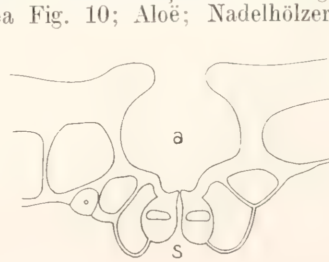


Fig. 10. Kleines Stück eines Blattquerschnittes der australischen Proteacee Hakea suaveolens. s Schließzellen einer Spaltöffnung, a äußere Atemhöhle. Stark vergrößert. Nach Renner.

Grube, auf deren Grund die Spaltöffnung liegt, die sogenannte „äußere Atemhöhle", öffnet sich manchmal nur mit enger Mündung nach außen. In einzelnen Fällen wird der Kanal noch durch Wucherungen der begrenzenden Epidermiszellenwände stellenweise

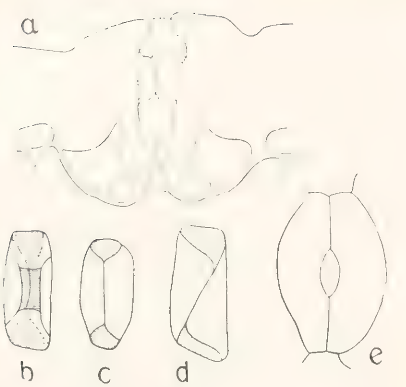


Fig. 11. Spaltöffnungen der Liliacee Dasylirion acrotrichum. a Ansicht im Blattquerschnitt; b bis d äußere Atemhöhle von der Fläche gesehen; die nicht verstopften Teile mit punktierten Linien schraffiert, in b der äußere Eingang mit ausgezogenen Linien schraffiert; e Schließzellen von der Fläche. Stark vergrößert. Nach Renner.

so stark verengert, daß nur schmale Durchgänge für den Gaswechsel freibleiben (z. B. Dasylirion Fig. 11). Besonders lang sind die Kanäle über den Spaltöffnungen einzelner australischer Sträucher mit dicken Nadelblättern (Hakea leucoptera und verwandte Arten Fig. 12). Diese Kanäle laufen nicht senkrecht zur Blattoberfläche, sondern sie sind wie die ganze Epidermis in der Längsrichtung des Blattes verschoben. Gegebene Tiefe der Epidermiszellen vorausgesetzt, wird damit die Länge des Kanals größer, und weil die Diffusionskapazität einer Röhre umgekehrt proportional der Länge ist, wird durch einen schiefen Kanal die Transpiration stärker vermindert als durch einen senkrechten.

Derselbe Erfolg wie durch Versenkung der Spaltöffnung unter die Oberfläche wird erreicht durch die Bildung eines Ringwalles aus Wachs um die Spaltöffnung (Euphorbia Tirukalli, Haberlandt).

Ein anderes Prinzip der Verminderung der stomataren Transpiration ist bei manchen Restionaceen (Pfitzer 1870, Fig. 13) und Kakteen (Vöchting 1873) verwirklicht. Die Atemhöhlen sind hier lange, seitlich geschlossene, nur im unteren Teil durch Interzellularen sich öffnende Räume, und die sie begrenzenden Wände sind dick und kutikularisiert; die „Schutzzellen" werden selber wenig transpirieren; der Dampf ist deshalb nur auf dem Grund der Atemhöhle gesättigt, unter den Schließzellen schon verdünnt, und dadurch wird die Diffusionsgeschwindigkeit verringert (Renner 1910).

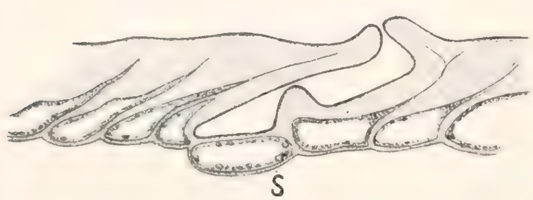


Fig. 12. Hakea purpurea. Epidermisstück von einem Längsschnitt des Blattes; die Blattspitze würde links liegen. s eine Schließzelle der Spaltöffnung längs getroffen, darüber die schiefe, durch einen Wulst noch verengerte äußere Atemhöhle. Stark vergrößert. Nach Renner.



Fig. 13. Elegia sp., Restionacee vom Kap. Längsschnitt durch den äußeren Teil der Sproßachse. Eine Spaltöffnung ist längs getroffen, darunter die tiefe, von Schutzzellen eingefaßte Atemhöhle. Links von dem Längsschnitt eine Spaltöffnung im Querschnitt, rechts eine solche von der Fläche. Stark vergrößert. Nach Renner.

Ueber die Ausgiebigkeit des Transpirationsschutzes, den die Kutinisierung tiefer Atemhöhlen (Restionaceentypus) und die Unterbringung der Spaltöffnungen in geschützten Räumen gewährt, sind empirische zahlenmäßige Daten aus verschiedenen Gründen schwer zu erhalten. Theoretisch und nach Erfahrungen an Modellen, die zwar einer ganz anderen Größenordnung angehören, aber wohl doch vergleichbar sind, hat Renner (1910) die Depression der Transpiration durch die betreffenden Einrichtungen zu 20 bis 70 % berechnet. Das gilt für maximal geöffnete Spaltöffnungen und für Wind; denn mit der Verengerung der Spalten muß die Wirksamkeit der Einrichtungen geringer werden, und ebenso ist sie geringer in ruhiger Luft.

Eine ähnliche, wenn auch

meist wohl weniger ausgiebige Wirkung als die Verbergung der Spaltöffnungen in geschützten Räumen haben dichte Haarkleider, wenn sie in Form von filzartig verwobenen Decken auftreten. Weit verbreitet ist starke Behaarung bei den Xerophyten der Mittelmeerländer, auch bei den Bewohnern der hohen Gebirge (Edelweiß). Ungewöhnlich stark ist die Haarbekleidung der Blätter der Komposite Espeletia auf den Anden Venezuelas (Goebel; vgl. dieses Handwörterbuch Bd. II S. 14 Fig. 12). In dem Haarfilz ist die Diffusion des Wasserdampfes etwas erschwert, vor allem aber wird bei Wind die bewegte Luft in einiger Entfernung von den Spaltöffnungen gehalten. Experimentell ist die Wirkung der Behaarung an Blättern untersucht von Haberlandt, an Modellen von Wiegand (1910). Die Verzögerung der Verdunstung ist im direkten Sonnenlicht und im Wind bedeutender als in diffusem Licht und in ruhiger Luft.

Ein wirksames Mittel, die stomatare Transpiration niedrig zu halten, ist natürlich auch die Ausbildung weniger und dazu kleiner Spaltöffnungen, wie wir sie tatsächlich bei Xerophyten gewöhnlich finden. Zudem sind die parenchymatischen Gewebe der Assimilationsorgane bei den Xerophyten im allgemeinen dichter als bei den Mesophyten, d. h. die lufterfüllten Zwischenzellräume sind sehr eng und palisadenartiges Gewebe herrscht gegenüber lockerem Schwammgewebe vor. Dadurch wird vielleicht die Gasbewegung und die Transpiration verlangsamt.

Eine höchst merkwürdige ernährungsphysiologische Anpassung zeigen gewisse Sukkulenten (Crassulaceen, Kakteen, Mesembrianthemen), die bei Nacht das zur Atmung dienende organische Material nur bis zu organischen Säuren oxydieren, aus denen erst im Licht vollends Kohlensäure entsteht. So erreichen sie, daß sie ohne die Stomata zu öffnen, also ohne transpirieren zu müssen, bei Tagesanbruch einen Vorrat von Kohlensäure für die Photosynthese bereithalten, das veratmete Material gleich wieder zurückassimilieren können (z. B. Aubert 1892).

Die Langsamkeit des Wachstums, die an den Sukkulenten wie an vielen anderen Xerophyten auffällt, hängt sicher zum Teil damit zusammen, daß die Spaltöffnungen verhältnismäßig selten offenstehen und deswegen die Photosynthese während eines großen Teils der Vegetationszeit unterbunden ist.

4d) Verringerung der kutikularen Transpiration. Durch die Zusammendrängung der Organe, durch die Bildung von Rinnen und Gruben, durch Bedeckung mit Haaren wird an den betreffenden Stellen außer der stomataren Transpiration auch die kutikulare herabgedrückt. Ausschließlich die kutikulare Komponente der Transpiration wird an den freien Flächen bei den Xerophyten oft fast vollständig unterdrückt durch Ausbildung von Schichten, die nicht quellbar und deshalb für Wasser undurchlässig sind. Ganz gewöhnlich werden die Epidermismembranen dick (vgl. Fig. 10 bis 12), vor allem die Kutikula; so bei allen „Hartlaubgewächsen“ (Sklerophyllen) mit lederartigen Blättern, wie Myrte, Lorbeer, Oelbaum, an den Nadeln der Nadelhölzer, an blattlosen Rutenzweigen, aber auch an fleischigen Blättern, wie denen von Agave, und an sukkulenten Stämmen, wie bei Kakteen, Euphorbien. Auch die an die eigentliche Kutikula anschließenden Schichten der Epidermiswände werden kutinisiert oder überdies mit Wachs imprägniert.

Auf die Epidermiswände wird nicht selten Wachs aufgelagert, das die Oberhautzellen ausschwitzen. Die Wachsschichte ist oft nur ein dünner „Reif“ (Sedumarten); beim Kapernstrauch in der libyschen Wüste wird sie mit dem Fortschreiten des Sommers zu einer immer dickeren Kruste (Volkens); bei den Blättern der Wachspalme (Copernicia cerifera) erreicht sie gar 5 mm Dicke und wird technisch verwertet. Harzige Substanzen, die zunächst in flüssigem Zustand ausgeschieden werden und beim Eintrocknen einen lackartigen Ueberzug auf den Blättern bilden, hat Volkens (1890) beschrieben. Solche „lackierten Blätter“ finden sich vor allem bei Pflanzen der südlichen Halbkugel und sind den Reisenden durch ihren Glanz schon frühe aufgefallen; Namen wie Larrea nitida und Rhus lucida weisen auf diesen Glanz hin.

Ausdauernde oberirdische Organe, die nicht assimilieren, also kein durchsichtiges Hautgewebe brauchen, werden durch mitunter mächtige Korkmäntel vor Verdunstung geschützt. Bei Sarcocaulon vom Kap ist die glasig erscheinende Korkschichte zudem mit Wachs getränkt, so daß man den lebenden Strauch anzünden kann („Kerzenstrauch“; Marloth). Auch Erdwurzeln haben oft dicke Korkbekleidung und können eine solche in Berührung mit sehr trocken werdendem Boden wohl brauchen. Ebenso sind tief in der Erde steckende Zwiebeln gegen Wasserverlust an den völlig trockenen Wüstenboden mitunter durch zentimeterdicke Lagen vertrockneter Schuppen geschützt (im Kapland; nach Marloth).

Einzelne Pflanzen des Kaplandes schützen ihre Blätter dadurch vor Verdunstung, daß sie sie mit Ausnahme der äußersten Spitzen im Sand verborgen halten (Marloth); dadurch wird auch ein Lichtschutz erreicht, wie unten auszuführen sein wird.

4e) Verringerung der Dampfspannung. Hoher osmotischer Druck des Zellsaftes, wie er

bei gewissen Wüstenpflanzen vorkommt (vgl. oben), kann die Transpiration nur dann herabsetzen, wenn die transpirierenden Zellen gewelkt sind. In diesem Fall setzt sich die Dampfspannung der Membran mit der des Zellsaftes ins Gleichgewicht, während sie bei voller Turgeszenz der Zelle in der Membran nicht geringer ist als in reinem Wasser. Die Dampfspannungserniedrigung einer Lösung, deren osmotischer Druck 100 Atmosphären beträgt, ist etwa 7,5%. Bei einer relativen Luftfeuchtigkeit von 50% wäre also die Transpiration einer welken Pflanze mit solchem osmotischen Druck um fast 15% geringer als bei sehr niedrigem osmotischem Druck. — Das meiste was über die Wirkung von schleimigen Zellsäften und von verschleimten Innenmembranen der Epidermis gesagt worden ist, hält einer genaueren Prüfung nicht stand. Schleim ist bei Xerophyten, besonders bei Sukkulenten, so verbreitet, daß ihm wohl irgendeine Bedeutung zukommen muß. Der osmotische Druck einer kolloidalen Lösung nimmt nun mit abnehmendem Wassergehalt rascher zu als der einer isotonischen Lösung eines Kristalloids von kleinem Molekül; vielleicht verringert sich beim Welken die Dampfspannung in schleimigen Zellsäften merklich.

4f) **Abwehr des Lichtes.** Der Wasserverlust durch Transpiration ist in hohem Maß von der Temperatur der Pflanze abhängig, es ist deshalb für die Xerophyten wichtig, daß sie nicht zuviel strahlende Energie absorbieren, d. h. einerseits den direkten Sonnenstrahlen nicht zuviel Fläche darbieten und andererseits die auffallende Strahlung teilweise reflektieren. Das erste wird erreicht durch aufrechte Stellung der Blätter (bei vielen Gräsern und anderen schmalblätterigen Monokotylen) und der flachen fleischigen Sprosse (Kaktee Opuntia), auch der säulenartigen sukkulenten Stämme (Kakteen, Euphorbien usw.). Breitere Blätter sind bei den Xerophyten nie so gestellt, daß sie am Mittag der Sonne die ganze Fläche bieten, vielmehr kehren sie oft eine Kante genau nach oben, so bei lederblätterigen Holzpflanzen besonders von Australien, bei zahlreichen Pflanzen des Kaps; die Blattfläche liegt dann in einer senkrechten Ebene, einerlei ob die Längsachse des Blattes aufwärts, wagerecht oder abwärts (Eucalyptus) gerichtet ist. Die senkrechte Lage entzieht gerade beim höchsten Sonnenstand die Flächen der Bestrahlung durch steil auffallendes Licht, und was das für die Energieabsorption bedeutet, hat Stahl (1909) an den Flachsprossen von Opuntia geprüft, die bei senkrechter Besonnung um 9° wärmer wurden als bei schrägem Lichteinfall. Besonders merkwürdig sind die „Kompaßpflanzen" (Stahl 1881), die ihre Blattflächen nicht bloß senkrecht, sondern dazu sämtlich in eine Ebene, und zwar in die Meridianebene, stellen, so daß sie am Mittag der Sonne nur die Blattkanten zukehren. In unserer Flora gehört hierher der wilde Lattich (Lactuca scariola), in Nordamerika die Umbellifere Silphium laciniatum, die in den Prärien als Kompaß benützt wird; im Kapland verhält sich gleich die dickblätterige Crassula (Rochea) falcata, deren Zuwachs wieder in die Nordsüdrichtung einbiegt, wenn man den Stengel aus der Meridianebene bringt (Marloth).

Anstatt daß die Oberflächen des Vegetationskörpers in eine feste Lage gebracht werden, die beim höchsten Sonnenstand die Bestrahlung verhältnismäßig am meisten herabsetzt, können die Blätter (wie bei vielen Nichtxerophyten) auch beweglich sein und den Winkel, unter dem das Licht auf sie auffällt, selbsttätig verändern. Das ist besonders der Fall bei den zusammengesetzten Blättern mancher Leguminosen (z. B. Acacia) und Zygophyllaceen. Die Blättchen, deren Stiele als bewegungsfähige Gelenke ausgebildet sind, bieten schwachem Licht die volle Fläche, grellerem Sonnenlicht die Kante dar.

Auffallendes Licht wird großenteils reflektiert durch glatte, glänzende Oberflächen, wie sie an lederigen Blättern ganz gewöhnlich sind und noch mehr an den „lackierten" Blättern auffallen. Im selben Sinn wirken die braunen, spiegelnden Schuppenhaare vieler Farne (z. B. von Ceterach) und tote, luftführende, eben wegen der starken Lichtreflexion weiß erscheinende Haare (Edelweiß), von denen schon in anderem Zusammenhang die Rede war; die Funktion dieser Haardecken ist also eine mehrfache, ebenso wie die von Wachsüberzügen, die ebenfalls Licht zurückwerfen. Daß die Erwärmung der Blätter im Licht durch Haare usw. merklich vermindert wird, hat Baumert (1907) experimentell nachgewiesen.

Erwähnenswert ist hier der Silberbaum (Leucadendron argenteum, eine Proteacee des Kaplands), dessen Haare bei trockenem Wetter dem Blatt dicht anliegen und stark spiegeln, bei feuchtem sich mit Hilfe einer Gelenkzelle am Grund aufrichten und das Blatt viel weniger hell erscheinen lassen (Marloth). Die großen blasenförmigen Haare der schon genannten Crassula falcata füllen sich in der Heimat der Pflanze mit Luft (in unseren Gewächshäusern bleiben sie meistens lebend) und bieten dann einen guten Lichtschutz. Auch die Salzkrusten, die auf den Blättern einiger in Salzwasser wurzelnden Wüstenpflanzen (z. B. Tamarix, Reaumuria) infolge des Eintrocknens salzhaltigen Guttationswassers sich bilden, sind wirksame Lichtreflektoren.

Die Abwehr des Lichtes ist übrigens nicht nur wegen der Beeinflussung der Transpiration wichtig, sondern bei sehr schwach transpirierenden Pflanzen auch unmittelbar wegen des Maßes der Erwärmung. Stahl fand nämlich, daß ein Cereus (Kaktee) in Jena bei normaler aufrechter Stellung gut fortkam, aber stellenweise getötet wurde, als er in horizontaler Lage mehrere Stunden

lang von der Mittagssonne senkrecht bestrahlt wurde. Infolge der schwachen Transpiration stieg hier die Temperatur der Gewebe bis zu einer tödlichen Höhe.

Sehr merkwürdige Lichtschutzeinrichtungen hat Marloth (1909) bei einigen kapländischen Wüstenpflanzen entdeckt. Die kurzen, dicken „Fensterblätter" dieser Gewächse (Bulbine mesembrianthemoides, Haworthia truncata, Mesembrianthemum opticum und andere Arten der Gattung) stecken fast ganz im Sandboden, nur das stumpfe oder flach abgestutzte Ende des Blattes ragt heraus. Chlorophyll ist nur in einer schmalen Schicht an den im Boden verborgenen Seiten des Blattes entwickelt, alles übrige Gewebe, auch die Spitze des Blattes, ist farblos. Das Licht fällt also von oben her wie durch ein Fenster in die farblose Blattmasse, und die grünen Randteile erhalten nur diffuses Licht, das ihnen durch Reflexion seitlich zugeworfen wird.

4g) Transpirationsgröße. Vergleichende Messungen der Transpirationsgrößen von Xerophyten und Nichtxerophyten liegen noch nicht viele vor. Sicher ist, daß viele Xerophyten mindestens bei Wassermangel auf die Flächeneinheit sehr wenig transpirieren. Noll fand z. B. bei einem Kaktus die Transpiration, auf die Flächeneinheit bezogen, 20mal kleiner als bei den Blättern einer Aristolochia, Holtermann fand sie auf Ceylon bei einem Kaktus 50mal kleiner als bei Tabak. Zeitweise erreicht aber die Transpiration gewisser Xerophyten die von Mesophyten. Nach Bergen transpirieren Mesophyten wie Erbse, Ulme kaum mehr als hartlaubige Immergrüne; nach Delf sollen fettblätterige Sedumarten sogar stärker transpirieren als die zarten Blätter von Wicke, Bingelkraut (Mercurialis). Es geht also keineswegs an, die Xerophyten im allgemeinen als Wassersparer zu bezeichnen. Charakteristisch ist immerhin für viele — aber wahrscheinlich nicht für alle — Xerophyten die Fähigkeit, die Transpiration zeitweise sehr weit zu vermindern. Das geschieht jedenfalls durch dichten Verschluß der Spaltöffnungen, wonach bei dem Vorhandensein einer leistungsfähigen Kutikula, also bei sehr geringer kutikularer Transpiration, der Wasserverlust im ganzen verschwindend klein wird.

5. Wasserspeicherung. Eine bei Xerophyten weit verbreitete Eigentümlichkeit ist die Bildung von Wasserspeichern. Gewöhnlich sind das lebende, chlorophyllfreie Einzelzellen oder Gewebe mit weichen, nicht starren Wänden, die bei reichlicher Wasserversorgung sich prall mit Wasser füllen, bei Wassermangel zusammensinken und aus ihrem (oft schleimigen) Zellsaft Wasser an die transpirierenden Gewebe abgeben. Solche Wasserzellen sind häufig in der Epidermis untergebracht und müssen dann gut gegen eigene (kutikulare) Transpiration geschützt sein, wenn ihr Wasservorrat den an Interzellularräume stoßenden Binnenzellen zugute kommen soll. Zu mächtigen Blasen umgebildete Haare finden sich bei einigen Mesembrianthemen (das einjährige M. cristallinum z. B. hat seinen Namen von den wie Tauperlen glänzenden Blasen; Fig. 14); ähnliche

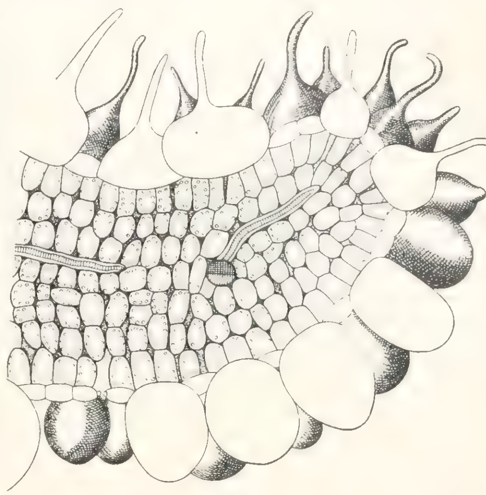


Fig. 14. Mesembrianthemum cristallinum, Teil eines Blattquerschnittes mit Blasenhaar, 30 fach vergrößert. Nach Volkens.

Blasenhaare haben z. B. in der nordafrikanischen Wüste Arten von Aizoon, Resedaceen und Chenopodiaceen (Volkens). Nicht hierher gehören die verkieselten Epidermisblasen von Crassula falcata, weil sie infolge der Starrheit ihrer Wände kein Wasser abgeben können. Wird die ganze Epidermis großzellig, so kann sie bei genügender Nachgiebigkeit der Seitenwände wohl als Wasserspeicher fungieren. Farblose großzellige Schichten unter der Epidermis der Blätter, einerlei ob sie entwickelungsgeschichtlich dem Hautgewebe (Ficus, Peperomia, Begonia, Gesneraceen) oder dem Mesophyll (Nerium, Commelinaceen, Bromeliaceen, Rhizophora, Fig. 15) angehören, bilden häufig mächtige Wassergewebe, die bei Wassermangel vor anderen Geweben des Blattes schrumpfen (Westermaier 1884).

Noch öfter wird das Wassergewebe nach innen verlegt, innerhalb der grünen Gewebe, vor allem bei den ausgeprägtesten Sukkulenten, von denen bei Besprechung der Oberflächenverkleinerung schon die Rede war. Die inneren Gewebe der sukkulenten Blätter und Sproßachsen sind immer zum größten Teil als Wasserspeicher entwickelt, und darin liegt die Hauptbedeutung der



Fig. 15. Rhizophora mucronata aus der Mangrove von Java. Blattquerschnitt mit starkem Wassergewebe auf der Oberseite. 70 fach vergrößert. Nach Schimper.

Sukkulenz (vgl. die Blattquerschnitte von Aloë und Salsola, Handwörterbuch 9. Bd., S. 1228). Auch Stämme stattlicher, laubwechselnder Bäume haben mitunter Wasserspeicher dieser Form; das sind z. B. gewisse Bombaceen (Chorisia ventricosa, Bombax globosum) der brasilianischen Catingawälder, die in der Trockenzeit das Laub abwerfen, aber trotzdem tonnenförmig angeschwollene Stämme mit massigem Mark besitzen (Goebel 1889). Das Schrumpfen infolge von Wasserverlust ist z. B. bei mexikanischen Kakteen sehr auffallend; man kann ohne weiteres messen, wie die Längsrippen an den dicken Stämmen während der Trockenzeit immer näher zusammenrücken. Mac Dougal und Spalding maßen während der Regenzeit z. B. an einem 6 m hohen Cereus giganteus eine Vergrößerung des Stammumfanges von 144 cm auf 171 cm, was einem Wassergewinn von 412 Liter entsprach. Natürlich müssen die Sukkulenten, um mit dem aufgestapelten Wasser lange haushalten zu können, auch die Transpiration beträchtlich einzuschränken vermögen, also gut entwickelte Kutikula und dicht verschließbare Spaltöffnungen besitzen. Die bis 1 m im Durchmesser erreichende oberirdische Knolle von Testudinaria elephantipes ist gar durch einen dicken, gefelderten Korkmantel geschützt.

Bei lange dauerndem Wassermangel werden mitunter die älteren Organe zugunsten der jüngeren geopfert, d. h. ältere Blätter oder Seitensprosse geben ihr Wasser an den fortwachsenden Gipfel ab.

Saftige Gewebe als Wasserspeicher sind auch in unterirdischen Organen sehr verbreitet. Die Zwiebeln, Knollen, Wurzelstöcke speichern nicht nur Stärke und andere plastische Substanzen, sondern auch Wasser. Auch die Wurzeln werden nicht selten zur Speicherung verwendet. Marloth z. B. beschreibt für die Kapwüsten eine große Zahl von Pflanzen, die dicke, im Verhältnis zu den oberirdischen Sprossen riesige Wurzeln bezw. Rhizome besitzen (Fig. 16);



Fig. 16. Pachypodium bispinosum aus der Karroo, mit wasserspeichernden Wurzeln. $^1/_7$ natürlicher Größe. Nach Marloth. — In einem Falle wogen die Sprosse 28 g, die Wurzel über 9 kg.

der Name Elephantorrhiza, den man einer solchen Pflanze gegeben hat, spricht für sich.

Auch diese unterirdischen Speicherorgane sind gegen Wasserverlust gut geschützt, weil sie in einem zeitweise sehr trockenen Boden liegen. Die schützende Hülle besteht entweder aus Kork oder, bei Zwiebeln, aus einer mitunter zentimeterdicken Schichte von vertrockneten, aufeinander gepreßten Zwiebelschuppen (Marloth).

Tote Gewebe als Wasserspeicher sind vor allem die Holzkörper der Holz-

pflanzen, die nicht den Xerophyten allein eigentümlich sind. Das Wasser kann den Gefäßen vollständig entnommen werden, sobald dehnbare Blasen von Wasserdampf oder Luft sich in ihnen bilden, und auch das Quellungswasser der Holzmembranen ist teilweise verfügbar (vgl. den Artikel „Wasserversorgung"). Demselben „tracheidalen" Typus gehören die „Speichertracheiden" an, tote weite Zellen, die in Blättern von Xerophyten nicht selten vorkommen. Sie stehen entweder im Zusammenhang mit Gefäßbündelendigungen und ihre Wände sind dann dick und mit Hoftüpfeln versehen (Capparis und andere Wüstenpflanzen; Volkens); oder sie liegen frei im Mesophyll, mitunter zu ganzen Schichten vereinigt, und ihre zur Hauptsache dünnen Wände tragen isolierte Verdickungsleisten, so bei epiphytischen Orchideen (vgl. Physosiphon, Handwörterbuch Bd. II S. 17).

Einen ganz anderen Typus stellt das schon erwähnte Velamen der Luftwurzeln von epiphytischen Orchideen und Araceen dar, das als wasseraufnehmendes ebenso wie als wasserspeicherndes Organ fungiert. Die Durchlöcherung der Wände der toten Zellen macht es möglich, daß von außen Luft in dem Maß in sie eindringt, wie sie das aufgenommene Wasser an das lebende, zentrale Gewebe der Wurzel abgeben. Ebenso verhält sich das wasserabsorbierende und wasserspeichernde tote Gewebe in den Blättern einiger Laubmoose, wie Leucobryum, Octoblepharum. Man könnte diese Art von Wasserspeicher als Schwamm- oder auch als Sphagnumtypus bezeichnen, nach den Torfmoosen (Sphagnen), die seine bekanntesten (allerdings gar nicht xerophilen) Vertreter sind; bei den ausgesprochenen Xerophyten findet er sich nicht. — Urnenförmig umgebildete Blätter oder Blattabschnitte als Wasserbehälter sind nur Epiphyten eigen und kommen bei erdbewohnenden Xerophyten nicht vor; ebenso Blattrosetten mit krugförmig geschlossenem Grund („Zisternen").

6. Keimverbreitung und Schutz gegen Tierfraß. Zu erwähnen sind noch einige biologische Besonderheiten, die bei Xerophyten vorkommen, ohne mit der Wasserversorgung in unmittelbarem Zusammenhang zu stehen. Die nächste Beziehung dazu hat noch die Erscheinung, daß die Samen bezw. Früchte bei Mesembrianthemum, Anastatica, Asteriscus bei Befeuchtung, nicht wie sonst fast immer beim Austrocknen der Früchte freigegeben werden („Hygrochasie", „Feuchtstreuer"); die genannten Wüstenpflanzen sind einjährig (sogar ephemer) und die Samen werden erst bei Beginn der Regenzeit aus ihren schützenden Hüllen entlassen, worauf sie sofort keimen.

Pflanzen, deren oberirdische Teile ausdauern, und vor allem wasserspeichernde, saftige Gewächse brauchen in einer ausgedorrten Umgebung einen besonders wirksamen Schutz gegen hungrige Tiere. So ist die ungewöhnliche Dornbewehrung, die z. B. viele Kakteen, sukkulente Euphorbien und auch nichtsukkulente Sträucher der Wüsten für weidende Tiere unnahbar macht, als wertvolle Anpassung zu verstehen. Auch die Milchsäfte der Euphorbien sind bei solchen Wüstenformen, die über schwachen mechanischen Schutz verfügen, außerordentlich scharf und giftig. Im Schutz von Dornsträuchern und ähnlichen unangreifbaren Pflanzen finden dann ganz unbewehrte „Vasallenpflanzen" (Massart) ihre einzige Zuflucht; so Zollikoferia resedifolia in Nordafrika unter giftigen Euphorbien, kapländische Arten von Kleinia und Mesembrianthemum nur unter dornigen oder sonstwie starren Büschen. Auch absonderliche Beispiele von Schutzfärbung und -gestalt kommen im Kapland bei mehreren Mesembrianthemen vor, deren Sprosse bezw. Blätter den Steinen ihres jeweiligen Standortes (bald runden Kieseln, vgl. Figur 5, bald eckigen Steinbrocken) in Form und Farbe so ähnlich sehen, daß sie nur mit Mühe davon zu unterscheiden sind; diese „Mimikry" wird wieder einen wirksamen Schutz gegen Tierfraß vermitteln.

7. Xeromorphie bei Pflanzen feuchter Standorte. Zahlreiche Pflanzen zeigen allerhand von den für Xerophyten charakteristischen Eigentümlichkeiten des Habitus und der anatomischen Struktur, trotzdem sie an Standorten wachsen, die dauernd oder wenigstens während des längsten Teiles der Vegetationszeit sehr reich an Bodenfeuchtigkeit sind.

7 a) Wintergrüne Pflanzen. Am leichtesten ist das zu verstehen bei solchen Pflanzen kälterer Gegenden, die ihre Blätter während des Winters behalten, wie es unsere Nadelbäume tun. Sehr kalter oder gar gefrorener Boden ist, auch wenn er viel Wasser enthält, nicht imstande die Wurzeln reichlich mit flüssigem Wasser zu versorgen, er ist „physiologisch trocken" (Schimper), und weil kalte Winde oft sehr trocken sind, ist die Gefahr des Vertrocknens für nicht vom Schnee bedeckte Pflanzen größer als man zunächst annehmen möchte; das sogenannte Erfrieren ist vielfach ein Vertrocknen. Es leuchtet deshalb ein, warum alle wintergrünen Holzgewächse bei uns derbe Lederblätter mit starker Kutikula haben: die Nadelbäume, deren Spaltöffnungen zudem eingesenkt sind und noch durch Wachspfropfen verschlossen werden, und weniger ausgeprägt Stechpalme, Epheu, Buchs. In den Polargegenden und auf hohen Gebirgen kann sogar während der Vegetationszeit der Boden dauernd so kalt sein, daß er die Wasserentnahme schwer macht, und wenn dazu noch heftige Winde kommen, läuft die Pflanze bei allem Wasserreichtum

des Bodens Gefahr zu vertrocknen (Kihlmann 1890, Goebel 1891). Die oben wegen ihrer außerordentlich starken Behaarung genannten Espeletien und die schönsten Polsterpflanzen (Azorella usw.) sind Bewohner solcher kalten, stürmereichen Gegenden.

7b) Moorpflanzen. Ferner erinnern an Xerophyten viele Bewohner der Moore, besonders der Hochmoore. Das Heidekraut (Calluna vulgaris), Ledum, Empetrum haben Rollblätter, Vaccinium uliginosum hat Lederblätter mit Wachsüberzug; sie kommen aber auch an trockenen Stellen vor und sind deshalb weniger wichtig als die anderen Ericaceen mit lederigen, wachsbedeckten Blättern, die ganz auf das nasse Hochmoor beschränkt sind: Andromeda polifolia, Vaccinium oxycoccos. Diese Pflanzen sind wieder alle wintergrün, es ist also möglich, daß sie im Sommer stark transpirieren und von ihrem Vermögen, die Transpiration zu vermindern, nur im Winter Gebrauch machen. Sommergrün sind dagegen allerhand grasartige Gewächse, die durch auffallende Reduktion der transpirierenden Flächen ausgezeichnet sind: Trichophorum alpinum und caespitosum, die sehr kleine Blätter besitzen und zur Hauptsache mit dem Halm assimilieren; Eriophorum vaginatum mit sehr schmalen Blättern; Scheuchzeria palustris mit zylindrischen Blättern; Carex limosa mit von Papillen überdeckten Spaltöffnungen usw. Auch im Wiesenmoor sind Pflanzen mit auffallend schmalen oder sonstwie an Xerophyten erinnernden Blättern nicht selten; es mögen nur Spiraea ulmaria mit unterseits dicht behaarten Blättern genannt sein, Cladium mariscus mit dicken, lederigen Grasblättern und Primula farinosa mit Blättern, die besonders unterseits mit feinkörnigem Wachs bedeckt sind. Daneben finden sich freilich typische Hygrophyten ohne Anzeichen xerophiler Anpassung, wie Hydrocotyle vulgaris. Wie Yapp (1912) betont hat, leben aber niedrige Pflanzen wie Hydrocotyle in einer viel feuchteren und ruhigeren Atmosphäre als die oberen Teile hochwüchsiger Pflanzen, wie es Spiraea ist; ebenso sind bei Spiraea nur die oberen Blätter durch dichte Behaarung als xerophil gekennzeichnet, die unteren kahl.

Ob diese Moorpflanzen auf die Flächeneinheit weniger transpirieren als andere Pflanzen feuchter Standorte und ob sie imstande sind bei ungenügender Wasserzufuhr die Transpiration beträchtlich einzuschränken, ist noch nicht bekannt. Um sie mit gutem Recht als xerophil bezeichnen zu können, müßte man aber wohl nachweisen, daß die transpirierende Oberfläche im Verhältnis zur Größe des aktiven Wurzelsystems klein und daß die Fähigkeit, die Transpiration gut zu regulieren, vorhanden ist. Bis jetzt hat man sich mit dem sicher nicht genügenden Augenschein begnügt und nach Ursachen gesucht, die die Moorpflanzen zwingen könnten, das Wasser wenigstens zeitweise zu sparen. Man hat darauf hingewiesen, daß nasser Boden kalt ist, was allerdings wohl nur in höheren Breiten ins Gewicht fallen wird, daß der torfige Moorboden das Wasser sehr festhält und im Sommer oberwärts häufig recht trocken wird, daß die Wurzeltätigkeit durch Mangel an Sauerstoff, durch die sogenannten Humussäuren und andere schädliche Stoffe des Moorwassers (nach Dachnowski wären es Stoffwechselprodukte von Bakterien) beeinträchtigt wird.

Das Wichtigste wäre aber die Feststellung, ob die Aehnlichkeit zwischen Moorpflanzen und Xerophyten nur äußerlich ist oder wirklich ein Ausdruck der Uebereinstimmung in den Wasserversorgungsverhältnissen. Wachsüberzüge z. B. (bei Primula farinosa, Andromeda polifolia, Vaccinium uliginosum und oxycoccos) und Papillen über den Spaltöffnungen (verschiedene Carexarten, Lysimachia thyrsiflora) haben sicher auch die Wirkung, daß Benetzung der Blätter und damit Verstopfung der Spaltöffnungen durch Wasser verhindert wird, sie könnten also gerade ein Mittel zur Förderung der Transpiration sein. Und wenn Pflanzen wie Calluna, Ledum, Empetrum außer im Hochmoor auch auf trockenem Heideboden vorkommen, so kann das Gemeinsame der beiderlei Standorte in etwas ganz anderem als in dem Maß der Wasserversorgung liegen. Die Frage der „Xeromorphie" der Moorpflanzen ist also noch recht dunkel.

7) Salzpflanzen (Halophyten). Ein Merkmal, das bei extremen Xerophyten eine große Rolle spielt, nämlich Sukkulenz, ist auch bei den Halophyten sehr verbreitet, den Pflanzen solcher Böden, die viel lösliche Salze, vor allem Kochsalz, enthalten und dabei gewöhnlich, so am Meeresstrand und an salzigen Gewässern im Binnenland, auch sehr feucht sind. Blattsukkulenten sind z. B. Suaeda maritima, Salsola Kali, Glaux maritima, Cakile maritima, Aster tripolium; ein Mittelding zwischen Blatt- und Stammsukkulente ist Salicornia herbacea (Fig. 17). Die Mangrovenbäume der schlammigen tropischen Meeresküsten haben großenteils Lederblätter und mitunter gut ausgebildetes Wassergewebe darin (vor allem Rhizophora, Fig. 15). Sehr kleine Blätter haben die Tamarisken. Auch Wachsüberzüge auf Blättern und Stengeln kommen vor, so bei Eryngium maritimum, Elymus arenarius.

Die Transpiration dieser Salzpflanzen ist wenigstens zeitweise sehr beträchtlich; bei unseren einheimischen Seestrandpflanzen

nach Delf, bei Mangroven nach Holtermann und nach v. Faber. An heißen Tagen überwiegt mitunter die Transpiration über die Wasseraufnahme, so daß z. B. bei den Mangroven das Wassergewebe zusammen-

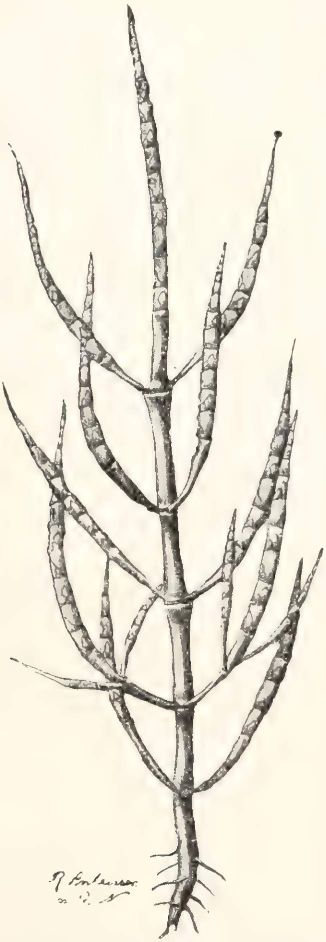


Fig. 17. Salicornia herbacea vom Nordseestrand. Natürliche Größe. Nach Schimper.

sinkt (Holtermann). Die Wasseraufnahme ist den Halophyten nämlich durch den Salzgehalt des Substrates erschwert. Die meisten Salzpflanzen nehmen wohl beträchtliche Mengen Salz in ihren Zellsaft auf; eine Ausnahme macht z. B. die Dattelpalme, die kein Salz speichert, wenn sie auf Salzboden wächst. Gewisse Wüstenpflanzen scheiden bei Nacht mit dem Guttationswasser gelöste Salze durch Salzdrüsen aus, ihr Plasma muß also für die Salze recht leicht permeabel sein. Daß die Halophyten durch die Salzaufnahme nicht geschädigt werden, ist ihnen eigentümlich, denn für die anderen Pflanzen ist Kochsalz in größeren Mengen giftig. Aber es ist doch ziemlich sicher, daß keine Salzpflanze sich die Bodenlösung in der Form aneignet, wie sie ihr geboten wird, sondern daß alle Halophyten verhältnismäßig mehr Wasser als Salz dem Boden entziehen. Dabei müssen die Wurzeln gegen die osmotische Energie der Bodenlösung arbeiten, der Boden ist also trotz seinem Wasserreichtum ähnlich wie ein sehr kalter physiologisch trocken. Dem entspricht, daß die Salzpflanzen meistens sehr hohe osmotische Drucke haben; bei Strandpflanzen von Neapel (Cavara), in Salzsümpfen der algerischen Wüste (Fitting), bei Mangroven auf Java (v. Faber) sind Drucke von 60 bis 70 Atmosphären gemessen worden. Bei vorübergehender starker Transpiration werden deswegen Wasserspeicher den Salzpflanzen gute Dienste tun. Im welken Zustand vermögen manche Halophyten wie echte, xerophile Sukkulenten dem Austrocknen lange zu entgehen und sich lebend zu erhalten. Sie müssen also die Fähigkeit besitzen, im Notfall die Transpiration weit einzuschränken. Bei den Salzpflanzen können wir demnach mit Fug und Recht von xerophilen Anpassungen sprechen.

Die habituellen und anatomischen Eigentümlichkeiten der Salzpflanzen sind zum Teil durch den Standort, an dem der Salzgehalt der wesentliche Faktor ist, unmittelbar in der Ontogenie des Individuums bedingt. Auf salzarmem Boden ist die Sukkulenz meist schwächer ausgeprägt; bei Mangroven wird im Süßwasser das Wassergewebe schwach entwickelt (Holtermann); der osmotische Druck des Zellsafts ist allgemein niedriger bei Salzarmut des Substrats, mitunter am selben Ort je nach der Jahreszeit, d. h. nach der Konzentration der Bodenlösung verschieden (Cavara, Fitting, v. Faber). Umgekehrt nehmen Pflanzen, die normalerweise nicht auf Salzboden wachsen, bis zu gewissem Grad die Eigentümlichkeiten der Halophyten an, wenn sie in salzreichen Boden geraten; vor allem werden die Blätter etwas sukkulent (so bei Lotus corniculatus, Convolvulus arvensis).

Literatur. **Cannon,** *Root habits of desert plants, Carnegie Inst. Washington, Publ. Nr. 131, 1911.* — **Fitting,** *Die Wasserversorgung und die osmotischen Druckverhältnisse der Wüstenpflanzen, Zeitschr. f. Bot.,* 3, *1911.* — **Goebel,** *Pflanzenbiologische Schilderungen. Marburg 1889 bis 1891.* — **Haberlandt,** *Physiologische Pflanzenanatomie, 4. Aufl. Leipzig 1909.* — **Holtermann,** *Der Einfluß des Klimas auf den Bau der Pflanzengewebe. Leipzig 1907.* — **Livingston,** *The relation of desert plants to soil moisture and to evaporation, Carnegie Inst., Publ. Nr. 50, 1906.* — **Mac Dougal and Spalding,** *The water-balance of succulent plants, Carnegie Instit., Publ. Nr. 141, 1910.*

— **Marloth**, *Das Kapland. Jena 1908.* — **Pfeffer**, *Pflanzenphysiologie, 2. Aufl. Leipzig 1897.* — **Renner**, *Beiträge zur Physik der Transpiration, Flora,* **100**, *1910.* — **Rikli**, *Lebensbedingungen und Vegetationsverhältnisse der Mittelmeerländer und der atlantischen Inseln. Jena 1912.* — **Rikli und Schröter**, *Vom Mittelmeer zum Nordrand der Sahara. Zürich 1912.* — **Schimper**, *Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena 1898* — **Volkens**, *Die Flora der ägyptisch-arabischen Wüste. Berlin 1887.* — **Warming**, *Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. Berlin 1901.* — **Derselbe**, *Oecology of plants. Oxford 1909.* — **Yapp**, *Spiraea ulmaria and its bearing on the problem of xeromorphy in marsh plants, Ann. of bot.,* **26**, *1912.*

O. Renner.

Xiphosura.

1. Die Klasse Xiphosura (Merostomata, Palaeostraka, Schwertschwänzler). Seit den grundlegenden Arbeiten von Straus-Dürkheim (1829), van Beneden (1871), Dohrn (1871) und Lankester (1881) pflegt man die sonst vielfach den Crustaceen angegliederten Xiphosuren oder Merostomen als Ahnenverwandte der Arachnoideen zu betrachten und sie mit diesen als Chelicerata Pulmonata oder Euchelicerata (vgl. den Artikel „Arthropoda" Band I S. 555) zusammenzufassen. Nebst den ebenfalls zu den Cheliceraten gehörenden Pantopoden (siehe dort) zeichnen sich Xiphosuren und Arachnoideen allen anderen Arthropoden gegenüber dadurch aus, daß mehrere Paare ihrer cephalen (oder prosomalen) Gliedmaßen die primäre lokomotorische Funktion dauernd beibehalten haben, während die thorakalen und abdominalen Extremitäten entweder anderen Funktionen angepaßt oder rückgebildet sind. An Stelle der Fühler findet sich ein Paar im Dienste der Nahrungsaufnahme stehender, dem zweiten Antennenpaar der Krebse homologer Cheliceren. Von den Arachnoideen unterscheiden sie sich unter anderem durch den Besitz freier, blattartig verbreiteter, mit lamellösen Kiemen versehener thorakaler (oder mesosomaler) Extremitäten, durch paarige Geschlechtsöffnungen und durch große, multicorneale Seitenaugen. Die seither bekannt gewordenen Merostomen schwanken in der Größe zwischen einigen Zentimetern und fast 1½ m und gehören mit Ausnahme der noch heute lebenden Limuliden den paläozoischen Erdschichten an.

2. Morphologie. 2a) Segmentierung. Der vorderste Körperabschnitt (Vorderleib, Kopf, Prosoma, fälschlich auch Cephalothorax genannt) wird bei allen hierher gehörigen Arthropoden von einem einheitlich chitinisierten Schilde, dem Carapax, bedeckt und trägt sechs Paare normal gegliederter Extremitäten, die mit Ausnahme des ersten (der Cheliceren) an den Hüftgliedern mit Kauladen versehen sind. Gegen den Rumpf ist der Kopfabschnitt beweglich abgegrenzt. Die Segmente des Rumpfes bleiben entweder einzeln frei, oder sie verwachsen teilweise oder vollständig miteinander. Bei den Eurypteriden und Limuliden scheint das Prägenitalsegment bis auf seine den prosomalen Extremitäten als eine Art Unterlippe angeschlossenen Extremitätenreste (Metastom, Chilaria) atrophiert zu sein. Die vorderen 6 bis 7 Rumpfsegmente sind durch den dauernden (oder vorübergehenden) Besitz von Extremitäten ausgezeichnet und werden deshalb als Mesosoma oder Mittelleib zusammengefaßt. Ihnen folgen die beinlosen metasomalen oder Hinterleibssegmente, deren höchste Zahl (6) die Eurypteriden aufzuweisen haben. Ein schwert- oder schaufelförmiger Schwanzanhang (Telson) ist beweglich mit dem Rumpfe verbunden. Zu der nebenstehenden Tabelle, die eine Uebersicht über die Homologie der Körpersegmente bei den Gigantostraken, Xiphosuren und Skorpionen gibt, sei noch bemerkt, daß die von einer Klammer zusammengefaßten Segmente von einem einheitlichen Rückenschilde bedeckt werden.

2b) Extremitäten. In übereinstimmender Weise sind bei den Gigantostraken und Xiphosuren die prosomalen Extremitäten wesentlich anders gestaltet als die mesosomalen. Die ersteren sind sogenannte Stabbeine und zeigen eine Gliederung, die in den Grundzügen dieselbe ist wie bei anderen mehrgliedrigen Arthropodenbeinen. Bei den Limuliden bestehen die fünf hinteren prosomalen Beinpaare aus je sechs freien Gliedern, die nachweislich den Gliedern Coxa, Trochanter, Femur, Tibia, Basi- und Telotarsus der Thorakalbeine der Dekapoden und der Scherenbeine der Skorpione homolog sind. Ihre Coxalglieder sind mit Kaufortsätzen versehen, die Tibia zeigt eine unvollkommene Trennung in eine basale Patella und ein distales 2. Tibiale, und die beiden Tarsalia bilden am 2. bis 5. Extremitätenpaar meist eine Schere. Die bei den Pantopoden und den Antennaten vorkommende Subcoxa fehlt hier wie bei den Arachniden gänzlich. Das 6. Extremitätenpaar endet nicht mit einer Schere, besitzt aber Dornenanhänge am Ende der beiden oder drei letzten Beinglieder, außerdem regel-

	Scorpio	Eurypterus	Hemiaspis	Limulus
Prosoma	Augensegment			Augensegment
	Deuterocerebralsegment			Deuterocerebralsegment
	Cheliceren	Cheliceren		Cheliceren
	Pedipalpen	1. Gnathopodpaar	Kopfschild	1. Gnathopodpaar
	1. Laufbeinpaar	2. ,,		2. ,,
	2. ,,	3. ,,		3. ,,
	3. ,,	4. ,,		4. ,,
	4. ,,	5. ,,		5. ,,
Mesosoma	(Prägenitalsegment)	?Metastom	1. Rumpftergit	Chilaria
	Genitalsegment	Operculum	2. ,,	Operculum
	Pectines	1. Kiemenbeinpaar	3. ,,	1. Kiemenbeinpaar
	1. Lungenpaar	2. ,,	4. ,,	2. ,,
	2. ,,	3. ,,	5. ,,	3. ,,
	3. ,,	4. ,,	6. ,,	4. ,,
	4. ,,	6. Rumpftergit	7. ,,	5. ,,
Metasoma	Letztes Präabdominalsegment	7. Rumpfsegment	1. Postabdominalsegment	Unsegmentiertes Rumpfende
	1. Postabdominalsegment	8. ,,		
	2. ,,	9. ,,	2. ,,	
	3. ,,	10. ,,		
	4. ,,	11. ,,	3. ,,	
	5. ,,	12. ,,		
Telson	Giftstachel	Schwanzstachel	Schwanzstachel	Schwanzstachel

mäßig einen coxalen Außenanhang, das sogenannte Flabellum, ein Homologon des Außenastes der Crustaceenbeine. Durch Verkümmerung des unbeweglichen Scherenfingers ist bei den Männchen mehrerer Arten an der 2. oder an der 2. und 3. Extremität ein halbscherenförmiges oder dem Greiffuß mancher Krebse ähnliches Greiforgan entstanden. Die Cheliceren sind bei den Limuliden dreigliedrig; das Grundglied entspricht dem 2. und 3., das 2. Glied mit dem unbeweglichen Scherenfinger dem 4. und 5. Gliede, das 3. endlich dem 6. Gliede der folgenden Beinpaare. Ein Rest des Coxalgliedes ist als Chitinspange in der ventralen Haut des Kopfschildes jederseits neben der Chelicere erhalten geblieben. Bei den Eurypteriden sind die prosomalen Beine zum Teil recht abweichend gegliedert. Die Cheliceren, die bei ihnen allein mit einer Schere bewaffnet sind, sollen bei Eurypterus zweigliedrig, bei Pterygotus aber achtgliedrig sein. Bei Eurypterus bestehen die drei folgenden, mit zahlreichen Dornen bewehrten Beinpaare angeblich aus 6 bis 7 freien Gliedern. Die beiden letzten Beinpaare sind 9 gliedrig; versuchen wir, ihre Glieder mit denen der Limuliden zu homologisieren, so dürften Trochanter, Femur und Tibia je zweigliedrig sein. An Größe ist das letzte Beinpaar den vier vorhergehenden bei den Gigantostraken weit überlegen und wurde offenbar nicht nur vermöge seiner mächtigen Kauladen zum Kauen, sondern auch zum Schwimmen oder Rudern verwandt, während die Limuliden dasselbe Beinpaar vornehmlich beim Wühlen im Sand oder Schlamm und beim Säubern der Kiemenfüße benutzen.

Ventralseits bildet bei den Gigantostraken eine unpaare Sternalplatte, das sogenannte „Metastom", den Abschluß des Mundkomplexes. Da dies Metastom nahezu die gleiche Lage einnimmt wie bei den Limuliden die Extremitätenstummel des Prägenitalsegmentes, die sogenannten „Chilaria", hat man es als ihr Homologon aufgefaßt. Es würde in dem Falle einen letzten Rest des anders bei den Eurypteriden nicht nachweisbaren Praegenitalsegmentes vorstellen. Die Chilaria der Limuliden sind eingliedrige, mit Dornen versehene Anhänge, die anscheinend den Coxalgliedern der prosomalen Extremitäten gleichwertig sind.

Abweichend sowohl von den prosomalen Extremitäten wie von denen des Prägenitalsegmentes gestaltet sind die Blattbeine des mesosomalen Körperabschnittes. Ursprünglich angelegt als getrennte Anhangspaare verwachsen sie im Laufe der Entwickelung paarweise zu breiten blattförmigen Gebilden, die eine oberflächliche Aehnlichkeit mit den Blattfüßen niederer Krebse zeigen und wie jene aus einem inneren und äußeren Ast (Endo- und Exopodit) bestehen. Die breiten, blattförmigen Abschnitte der Rumpf-

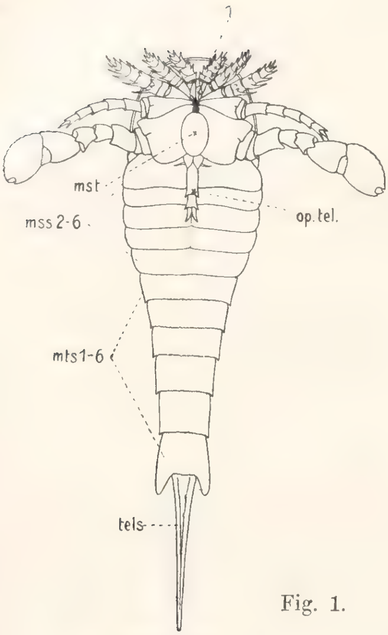


Fig. 1.

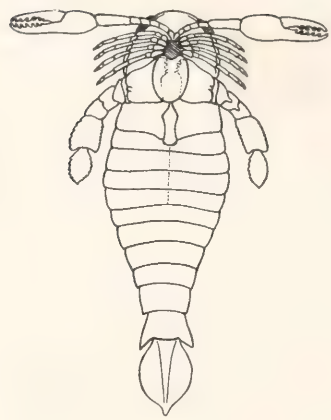

Fig. 2.


Fig. 3.

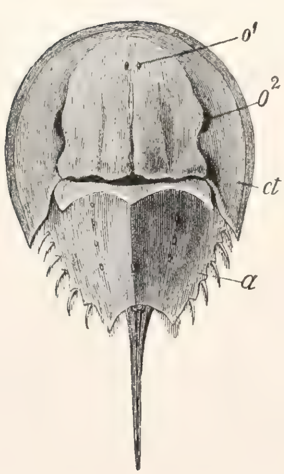


Fig. 4.

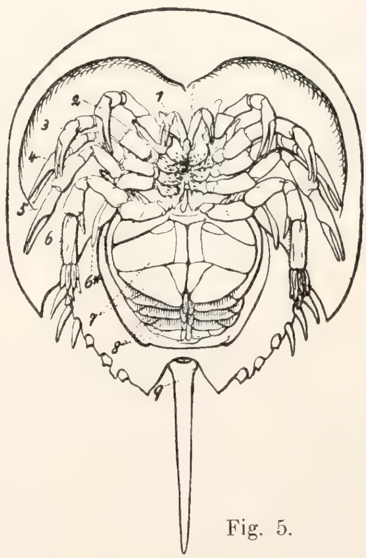

Fig. 5.


Fig. 6.

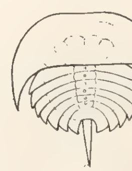

Fig. 7.

Fig. 1. Eurypterus fischeri Eichw. Aus dem Obersilur von Oesel. Restaurierte Bauchansicht. ½ natürlicher Größe. Nach Holm. 1 Cheliceren, mss 2 bis 6 Blattbeine des 2. bis 6. Rumpfsegmentes, mst Metastom, mts 1—6 die 6 letzten Rumpfsegmente, op. tel. Telopoditglieder des Operculums (mss 2), tels Telson.

Fig. 2. Pterygotus anglicus Agassiz. Aus dem Oldredsandstone Schottlands. Restaurierte Bauchansicht. Etwa $^1/_6$ natürlicher Größe. Nach Woodward, verändert und schematisiert.

Fig. 3. Hemiaspis limuloides Woodw. Obersilur von Leintwardine, England. $^2/_3$ natürlicher Größe. Nach Woodward.

Fig. 4. Tachypleus gigas (Müller) = Limulus moluccanus Latr. ♂ in der Rückenansicht. o_1 Medianaugen, o_2 Lateralaugen, ct Kopfschild, a Rumpfschild. Aus Hertwig, Lehrbuch der Zoologie.

Fig. 5. Dieselbe Art wie in Figur 4, aber ♀ in der Bauchansicht. 1 bis 6 die 6 prosomalen Beinpaare, 6a Exopodit des prosomalen Hinterbeines, 7 Operculum, 8 Kiemenbeine, 9 Telson.

Fig. 6. Neolimulus falcatus Woodw. Obersilur, England. ½ natürlicher Größe. Nach Woodward.

Fig. 7. Prestwichia rotundata Prestw. Carbon, England. $^2/_5$ natürlicher Größe. Nach Woodward.

beine sind offenbar modifizierte Coxalglieder, an denen sekundär Faltenbildungen aufgetreten sind, die eine Gliederung in mehrere Segmente vortäuschen. Dies geht nicht nur aus einem Vergleich der Blattbeine der Eurypteriden und Limuliden, sondern auch daraus hervor, daß die anfangs ungegliederten, den Chilarien ähnlichen Anhänge an den kiementragenden Segmenten mit dem Auftreten neuer Kiemenlamellen reicher gegliedert werden. Allein der terminale Lappen (Fig. 11) ist wahrscheinlich dem coxalen Anhang des letzten prosomalen Beinpaares zu vergleichen und so als Exopodit zu deuten. Ob andererseits ein Teil der basalen Schnürstücke als subcoxaler Abkunft aufzufassen ist, bleibt zurzeit fraglich. Die Mittelzipfel der Blattbeine sind dem auf die Hüfte folgenden endwärtigen Beinabschnitt (Telopodit, Paramer oder Taster) homolog, sie bleiben bei den Limuliden getrennt, während sie bei den Eurypteriden paarweise verwachsen sind. Das 1. und zugleich größte Blattbeinpaar trägt auf der Hinterseite die paarigen Genitalöffnungen und überdacht als „Operculum“ die folgenden rückseits mit Kiemenlamellen ausgestatteten Blattbeine.

2c) Chitinskelett und Muskulatur. Ihrer oft sehr beträchtlichen Größe entsprechend ist der Chitinpanzer der Xiphosuren fest und dick, indessen nicht wie bei den Krebsen durch Einlagerung von Kalksalzen verhärtet. Seine Oberfläche kann mit Haaren (Limulus) oder dornen- bis schuppenartigen Bildungen (Eurypteriden) besetzt sein, und wie bei den Arachniden und anderen Arthropoden wird er von zahllosen feinen Porenkanälen durchzogen, die die Hautsinnesorgane (Haare, Sinnesstäbchen, Spaltorgane) für äußere Reize empfindsamer machen.

Wie bei anderen Arthropoden sind paarige innere Fortsätze des Chitinpanzers bei den daraufhin allein untersuchten rezenten Limuliden an der Basis der 5 hinteren prosomalen Extremitätenpaare (sogenannte „Entocoxite“), in 6 (zum 2. bis 7. Rumpfsegment gehörigen) Paaren an der Basis der mesosomalen Blattbeine (sogenannte „tendinous stigmata“) und in 7 (zum 2. bis 8. Rumpfmetamer gehörigen) Paaren am opisthosomalen Rückenschilde (sogenannte „Entapophysen“) ausgebildet, die als Stützpunkte bestimmter Muskelgruppen dienen. Außerdem sind knorpelige Sehnenbildungen (Entosternal- oder Entochondritgebilde) vorhanden, und zwar erstens eine große reichgelappte prosomale Platte (Endocranium, Entosternum), die die prosomale Ganglienmasse überlagert und zugleich mit einer hinteren Ventralspange die in den Rumpf abgehenden Nervenstränge umspannt; sodann in Korrespondenz zu den mesosomalen Blattfüßen unpaare subneurale und paarige laterale Knorpelplättchen. Am pronomalen Endocranium inserieren nicht nur die meisten prosomalen Muskeln, sondern auch die Beugemuskeln des Kopfschildes, die im Rumpf fächerartig an die 7 dorsalen Entapophysen, an die 6 subneuralen Knorpelplättchen und an Sternalspangen zwischen und hinter den Blattbeinen ausstrahlen. An den subneuralen Rumpfknorpeln sind außer den genannten noch je ein Paar medioventraler Kiemen- und schräg vertikaler Dorsoventralmuskeln befestigt. Die ventralen Entapophysen (tendinous stigmata) sind durch lange Muskelbündel mit dem Kopfschilde verbunden. Seitlich von ihnen finden sich dann die 6 paarigen lateralen Rumpf- oder Kiemenknorpel (des 2. bis 7. Rumpfsegmentes), die durch zahlreiche Muskeln sowohl mit dem dorsalen Kopf- und Rumpfschilde und den Entapophysen des letzteren, wie mit den Blattbeinen in Verbindung stehen. Die dem 1. Rumpfmetamer zugehörigen lateralen Knorpel der sogenannten Chilaria (vorderste Rumpfextremität) sind dem prosomalen Endocranium angewachsen.

Näher auf die Muskulatur der Limuliden einzugehen, verbietet sich hier mit Rücksicht auf den beschränkten Raum; es sei nur noch erwähnt, daß den Beugern des Kopfschildes 2 Paare kräftiger intertergaler Streckermuskeln entgegenwirken, daß der Bewegung des Schwanzstachels und der einzelnen Segmente der Extremitäten besondere Muskeln dienen und weitere Muskeln für die ektodermalen Abschnitte des Darmtraktus und das Perikardium (Veno-perikardial-Muskeln) beschrieben worden sind. Im Ganzen betrachtet erscheint die Muskulatur der Limuliden in vielen Punkten hochspezialisiert, was in Zusammenhang mit der Verwachsung der Rumpfsegmente zu bringen sein dürfte. Für die leider ausgestorbenen Eurypteriden wären jedenfalls ursprünglichere Verhältnisse anzunehmen, wie sie teilweise bei den Skorpionen und Pedipalpen erhalten geblieben sind.

2d) Nervensystem. Bei Limulus besteht das Zentralnervensystem aus einer prosomalen Ganglienmasse und einer opisthosomalen Kette von 6 Ganglienpaaren. Die prosomale Ganglienmasse umfaßt die Ganglienpaare des prosomalen und der beiden ersten mesosomalen Metamere, also außer den optischen und olfaktorischen Zentren jene der 6 prosomalen Beinpaare, der Chilarien und des Operculums. Präoral liegen die Querkommissuren der drei vordersten Metamere einschließlich der Cheliceren-ganglien, die übrigen liegen postoral, doch bleibt merkwürdigerweise jene des 4. prosomalen Metamers (2. prosomale Extremität) frei, so daß die zentrale Ganglienmasse von zwei Fenstern durchbrochen erscheint. Von den Rumpfganglien gehören die ersten fünf Knoten zu den Segmenten der kiemen-

tragenden Blattfüße, der letzte, aus drei Ganglienpaaren verschmolzene Knoten zum metasomalen Rumpfende. An der Basis des Vorderhirns entspringen ventral die beiden Chelicerennerven (1 in Fig. 9); an seinem Vorderrande gibt das Gehirn die zarten olfaktorischen und den aus paariger Wurzel stammenden Nerv der Medianaugen, dorsal die starken Nerven der Lateralaugen sowie dicht neben ihnen ein Paar feiner rücklaufender Integumentnerven (Fig. 8 und 9) ab. Die Hauptmasse des Gehirns bilden die sogenannten Corpora pedunculata, die hier weit komplizierter gegliedert sind als bei irgendeinem anderen Arthropod, was indessen kaum Schlüsse auf eine besonders hohe Entwicklung des Intellektes bei den Limuliden zuläßt. Ferner gehen von der präoralen Schlundkommissur drei Rostralnerven und von kleinen, zum selben Metamer (der Cheliceren) gehörigen dorsalen Ganglien ein paar Nerven zum Oesophagus und Vormagen ab. Obwohl die Nervengruppen der einzelnen Metamere (Neuromere) gewisse Unterschiede zeigen, die in dem verschiedenartigen Bau der Körpersegmente begründet sind, lassen sich nach Patten und Redenbough doch die pro- und mesosomalen Neuromere auf nahezu gleiche Schemata zurückführen. Die Ganglien geben danach in den beintragenden Segmenten je einen vorderen dorsalen und einen hinteren ventralen Hauptnerven ab (Fig. 8). Der letztere innerviert die Extremitäten und ihre Organe; der erstere wendet sich nach Abgabe feiner Nerven an verschiedene Longitudinal- und Vertikalmuskeln und an das Intestinum zunächst laterad und spaltet sich dann (vom letzten prosomalen Segment ab analwärts) in einen unteren integumentalen Ast und in einen oberen Ast, der sich in der Rückenmitte mit dem medianen Herznerven verbindet und kleine Seitenzweige an die dorsolateral gelegenen perikardialen und den ventrolateral gelegenen sympathischen Längsnerven abgibt, wodurch ein reich gegliedertes Nervennetz besonders im mesosomalen

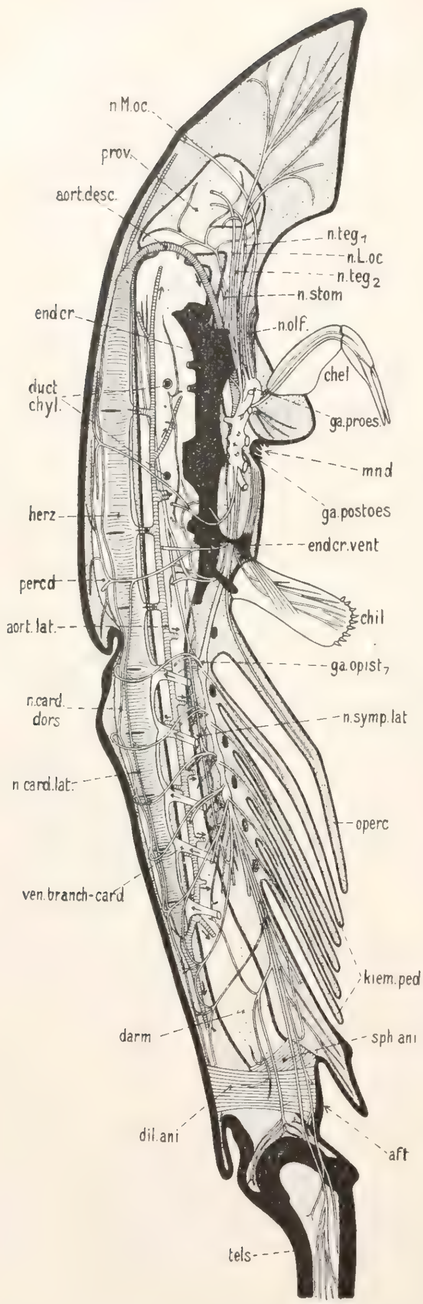


Fig. 8. Limulus polyphemus L. Rechtsseitige Ansicht eines schematisierten Körperlängsschnittes, kombiniert nach Patten und Redenbough. Es fehlen in der Figur fast alle Muskeln, mit Ausnahme der von der ventralen Spange des Endocraniums (endcr. vent.) an Mund (mnd) und Chilaria (chil.) gehenden Muskeln und der beiden Aftermuskeln (dil. ani, Dilatator, sph. ani, Sphincter ani). Schwarz ausgefüllt sind die prosomale Endocranialplatte (endcr) und die mesosomalen subneuralen Knorpel. Herz und Aorten (aort.) sind geringelt, die ins Pericard (percd) mündenden Branchio-Cardialvenen (ven. branch.-card.) einfach schwarz konturiert. Der Darmtraktus (darm, prov.) ist schwarz konturiert mit lichter Punktierung; duct. chyl. deuten die beiden Mündungsrohre des Chylusdarmes an. Das Nervensystem ist einfach schwarz konturiert; näher bezeichnet sind nur die prosomale Ganglienmasse (ga. proes., postoes.), das 1. Rumpfganglion (ga.opist. 1), der sympathische (n. symp. lat.) und der cardiale (n. card. lat.) laterale Längsstrang, der mediodorsale Herznerv (n. card. dors.) und die vom Gehirn abgehenden Haut-, Riech-, Augen- und Magennerven (n. teg. 1 u. 2, n. olf., n. L. oc., n. M. oc., n. stom.). kiem. ped. Kiemenfüße, operc Operculum, aft After, tels Telson.

Körperteil zustande kommt. Den prosomalen Metameren fehlt zumeist der obere Ast des dorsalen Hauptnerven, umgekehrt im Metasoma der ventrale Hauptnerv entsprechend dem Fehlen metasomaler Extremitäten.

2e) Sinnesorgane. Limulus besitzt nach den Untersuchungen von Patten

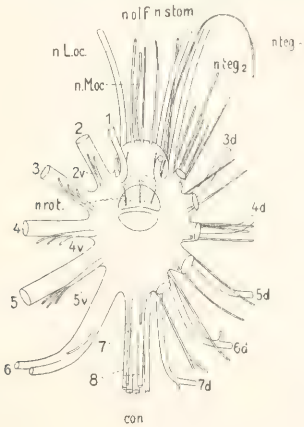


Fig. 9. Limulus polyphemus L. Prosomale Ganglienmasse, Ventralansicht. 1 bis 8 Nerven der 6 prosomalen Extremitäten, der Chilarien und des Operculums, 3d bis 7d dorsale (oder hämale) Nervenäste, 2v bis 5v ventrale Nervenäste, con Konnektiv von Kopf- und Rumpfganglion, n. L. oc. Nerv der Seitenaugen, n. M. oc. Nerv der Medianaugen, n. olf. Riechnerven, n. rot. Rostralnerven, n. stom. Magennerv, n. teg. 1, 2 die beiden den Nerven 3d bis 7d entsprechenden Hautnerven. Nach Patten und Redenbough.

verschiedenartige, über die ganze Körperoberfläche zerstreute Hautsinnesorgane. Sie sollen vornehmlich dem Geruch- und Geschmackssinn, teilweise auch zur Wahrnehmung von Temperaturunterschieden dienen. Wie bei anderen Arthropoden sind einzellige Hautsinnesorgane von mehrzelligen zu unterscheiden; die ersteren finden sich besonders zahlreich an den Scheren der Beine und an den Dornen der coxalen Kauladen, Ansammlungen der mehrzelligen Organe dagegen an den coxalen Kauladen und vor den Cheliceren; diese letzteren werden von drei dem Gehirn entspringenden Riechnerven, die anderen von Abzweigungen der Beinnerven innerviert. Dem Tastsinn dürfte wenigstens ein Teil der feineren einfachen oder gewimperten Haare angepaßt sein, mit denen die Extremitäten und der Körperrand besetzt sind.

Ein eigenartiges, schräg vor den Lateralaugen gelegenes Organ findet sich bei den jungen Limuluslarven. Es besteht aus hohem Zylinderepithel und zeigt einen kreisförmigen Umriß. Dies als „Dorsalorgan" bezeichnete Larvenorgan unbekannter Funktion wird später rückgebildet.

Mit den altertümlichen Arachniden stimmen Gigantostraken und Limuliden im Besitz medianer und lateraler Augen überein. Die beiden Medianaugen sind klein und liegen dicht beisammen, die Lateralaugen sind weit größer und dem Rande des Kopfschildes genähert (Fig. 4, 14, 15). Erstere entstehen auf dem Wege eines komplizierten Einstülpungsprozesses und gleichen somit weitgehend den Median- oder Hauptaugen der Skorpione, Pedipalpen und Araneen. Letztere bestehen aus einer großen Zahl getrennter, einfach organisierter Einzelaugen (Fig. 10), die von einer gemeinsamen, äußerlich ungegliederten Linse überwölbt werden. Jedes Einzelauge ist aus einer zentralen Ganglienzelle und 10 sie umgebenden, das Rhabdom absondernden Retinazellen zusammengesetzt, an die sich die corneagenen Hypodermiszellen unmittelbar anschließen. Hier bleibt also der primäre Bau einer einfachen hypodermalen Augeneinsenkung dauernd erhalten. Beim Embryo

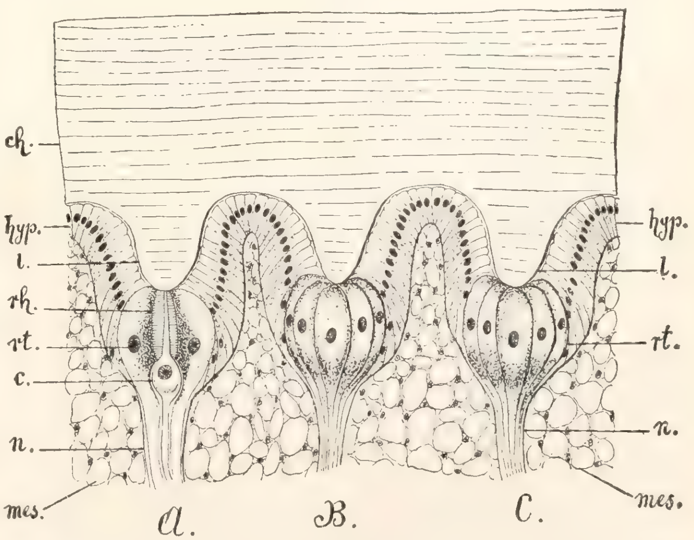


Fig. 10. Drei Ommatidien des Seitenauges von Limulus, in A längsdurchschnitten. c zentrale Ganglienzelle, ch Chitindecke, hyp Hypodermis, l Linsenkegel von ch, mes Mesodermgewebe, n Nerv, rh Rhabdom, rt Retinula. Nach Watase. Aus Korschelt-Heider.

ist die Anlage der Seitenaugen durch eine Y-förmige Furche begrenzt, deren große Zellen das Material für die neu zu bildenden Einzelaugen oder Ommatidien liefert.

2f) Darmtraktus. Der hinter den Cheliceren gelegene Mund führt bei Limulus zunächst in einen ziemlich horizontal gelagerten Oesophagus, der sich in der vorderen Hälfte des Kopfes zu einem stark muskulösen, aufsteigenden Vormagen oder Proventriculus erweitert (Fig. 7). Dieser Vor- oder Saugmagen öffnet sich oberseits mit einer Art Pylorus in den das ganze Tier zwischen Herz und Ganglienkette von vorn bis hinten durchziehenden dünnwandigen Mitteldarm, der seinerseits mit einem kurzen Rektum vor dem Schwanzstachel nach außen mündet. Mit dem etwas erweiterten Vorderteil des Mitteldarmes stehen oberhalb des Endocraniums und der Coxaldrüsen durch 2 Paar Kanäle die reich verzweigten Divertikel des Chylusdarmes in Verbindung, der von manchen Autoren als Hepatopankreasdrüse aufgefaßt wird, aber offenbar ein Homologon des bei der Nahrungsassimilation beteiligten Chylusdarmes der Arachniden ist. Die Wandung des Mitteldarmes ist übrigens mit einer Muscularis versehen, aber im Innern nicht mit Chitin bekleidet, wie es für die übrigen ektodermalen Teile des Darmtraktus zutrifft. Malpiphische Gefäße fehlen.

2g) Respirationsorgane. Die Limuliden atmen durch Kiemenanhänge der mesosomalen Blattbeine und, nach den Befunden an Eurypterus zu schließen, besaßen die fossilen Vertreter der Merostomen die gleichen Respirationsorgane. Die Kiemen bestehen beim erwachsenen Limulus aus einer großen Anzahl häutiger Lamellen, die wie die Blätter eines Buches lateral an der Hinterseite der 5 hinteren Blattbeine hängen (Fig. 11). Die bei der jungen Limuluslarve

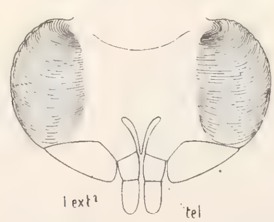


Fig. 11. Kiemenbein von Limulus, Rückansicht. kiem Kieme, l. ext Außenast, tel Telopoditabschnitt des Kiemenbeines. Kombiniert nach Patten und Redenbough.

nur am 2. Blattbeinpaar und in geringer Zahl (4) vorhandenen Lamellen werden mit fortschreitender Entwickelung auch an den folgenden Blattbeinen angelegt und im Laufe zahlreicher Häutungen durch Zuwachs am proximalen Ende der Kieme auf die definitive Zahl erhöht. Die Kiemenlamellen sind mit sehr zartem Chitin bekleidet und im Innern außer einem äußerst flachen Plattenepithel (der Hypodermis) mit mesodermalen Filamenten versehen, die ein System feiner Stützbalken mit dazwischen liegenden Blutlakunen bilden. Die Bewegung der Kiemenlamellen erfolgt, wie bei den coxalen und subcoxalen Kiemenanhängen der Crustaceen, indirekt durch die Muskulatur der Blattbeine, innerviert werden sie von besonderen Zweigen der zugehörigen Beinnerven. Morphologisch sind sie den coxalen Kiemenanhängen gewisser Decapoden vergleichbar, zeigen indessen nähere strukturelle und genetische Uebereinstimmung nur mit den Lamellen der „Lungen“ der pulmonaten Arachniden, als deren Homologa sie zu gelten haben.

2h) Zirkulationssystem. Die Limuliden besitzen ein langgestrecktes, schlauchförmiges, hinten blind geschlossenes, mit 8 durch Klappen verschließbaren Ostienpaaren versehenes Herz oder Rückengefäß. Vorn verlängert sich das Herz in eine feine Arteria frontalis und zwei weite absteigende Aorten (Arteriae anteriores), die sich ventral zu der das Bauchmark begleitenden Arteria ventralis vereinigen. Unterhalb der 4 vorderen Ostienpaare entspringen 4 weitere Arterienpaare, die sich jederseits zu einem horizontalen Seitengefäß, der Arteria collateralis, verbinden, von dem Aeste an die anliegenden Körperorgane abgehen; die beiden Seitengefäße vereinigen sich hinter dem Herzen zur oberen Rumpfarterie. In diesen Blutbahnen wird das arterielle Blut den Organen in kardiofugaler Richtung zugeführt. Es gelangt dann aus Lakunen im Körpergewebe in zwei ventrale venöse longitudinale Hohlräume, die von einem zarten, mit den weiter oben erwähnten Veno-perikardial-Muskeln in Verbindung stehenden Gewebe überwölbt werden und das venöse Blut den Kiemen zuleiten, von wo es durch 5 sogenannte Branchiokardialkanäle dorsalwärts in das das Herz umgebende Perikard und durch die Ostien ins Herz zurückbefördert wird (Fig. 8).

2i) Nephridien (Coxaldrüsen). Unter dem Chylusdarm, dem Endocranium aufgelagert, liegt bei Limulus eine im Leben lebhaft rot gefärbte, aus 4 segmental angeordneten Lappen bestehende Drüse, deren Lappen durch einen tubulösen Längsstrang verbunden sind; am hinteren Ende läuft derselbe in einen dünnen, vielfach gewundenen Schlauch aus, der sich nach vorn wendet, um schließlich durch ein weites rückläufiges Rohr an der Basis der vorletzten prosomalen Extremität nach außen zu münden (Fig. 12). Die Coxaldrüsen fungieren als Nieren. Sie entsprechen den Coxaldrüsen der Arach-

niden, sowie den Antennen- oder Maxillardrüsen der Crustaceen, teilen mit den gleichnamigen Drüsen der Skorpione sogar die gleiche Lage der Außenöffnung. Als Homologa der Segmentalorgane der Peripatiden sind sie als modifizierte Cölomodukte aufzufassen.

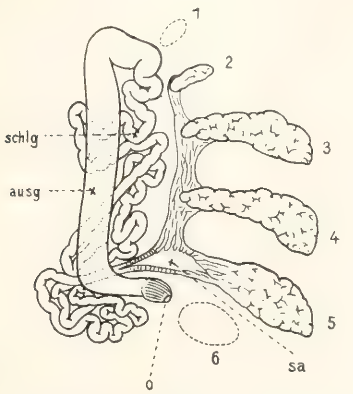


Fig. 12. Linke Coxaldrüse von Limulus, Ventralansicht. 1 bis 6 Drüsenlappen der sechs prosomalen Extremitäten, davon 1 und 6 atrophiert. sa Endbläschen, schlg Schleifengang, ausg Ausführungsgang, o Außenöffnung. Kombiniert nach Patten und Hazen.

2k) Geschlechtsorgane. Die Gonaden der Limuliden sind netzartig verzweigte, im Kopf- und Rumpfabschnitt ausgebreitete, ursprünglich paarige Organe, die durch paarige Ausführungsgänge rückseits an der Basis des 1. Blattbeines, des Operculums, nach außen münden. Die Ovidukte sind vor ihrer Mündung mit einer taschenartigen Erweiterung versehen. Beim Männchen wird das Netzwerk von den Samenleitern gebildet, denen die kleinen Testikel wie Bläschen in großer Zahl aufsitzen. Die Limuliden sind getrenntgeschlechtlich. Das kleinere Männchen unterscheidet sich vom Weibchen in den Gattungen Limulus (Xiphosura) und Tachypleus überdies durch modifizierte Scheren des 2. oder 2. und 3. prosomalen Beinpaares. Gewisse Unterschiede in Form und Größe des Mittelzipfels des Operculums sind auch bei den Eurypteriden als sekundäre Sexualcharaktere gedeutet worden.

3. **Ontogenie.** Limulus verläßt das Ei im sogenannten Trilobitenstadium (Fig. 14), das äußerlich u. a. durch eine rudimentäre Gliederung des Rumpfschildes, durch die Kleinheit des Telsons und durch das Fehlen der beiden letzten Blattbeinpaare gekennzeichnet ist. Nach der ersten Häutung (Fig. 15) sehen wir das Telson schwanzartig verlängert, die Segmentierung des Rumpfes mehr verschwinden und die hinteren Blattbeinpaare auftreten; man hat dies Stadium mit der paläozoischen Hemiaspidengattung Prestwichia verglichen. Nach wenigen weiteren Häutungen gleicht der junge Limulus abgesehen von den sekundären Sexualcharakteren schon im wesentlichen dem ausgebildeten Tier.

Die Embryonalentwickelung zeigt weitgehende Aehnlichkeit mit jener der altertümlichen Arachniden. Die Eier sind anfangs von einer dicken, lederartigen, mehrschichtigen Membran (Chorion) umhüllt. Später reißt dieselbe ein, und der Embryo wird dann von einer inzwischen vom Blastoderm abgeschiedenen Cuticula blastodermica eingeschlossen, aus der er im Trilobitenstadium ausschlüpft. Das Ei zerfällt nach wiederholter Teilung der Furchungskerne zunächst in ungleiche, mit Nahrungsdotter erfüllte Furchungskugeln. Die Bildung des Blastoderms beginnt an der Stelle des späteren Primitivhügels und dehnt sich von hier auf die übrige Oberfläche des Eies aus. Ein großer Teil der mit Dotter erfüllten Furchungselemente bleibt im Innern des Eies zurück und liefert später das Entoderm. Das Mesoderm nimmt seine Entwickelung vom Primitivhügel des Eies aus, den es anfangs als heller Hof umgibt. Die so entstandene Keimscheibe schreitet dann zur Differenzierung der prosomalen Metamere, in kaudaler Richtung fortschreitend treten die ersten Anlagen der prosomalen und vorderen mesosomalen Extremitäten auf, Mund und After werden vorgebildet, an Stelle der Primitivrinne tritt die Neuralrinne und seitlich von der Keimscheibe, etwa neben den Anlagen des 4. und 5.

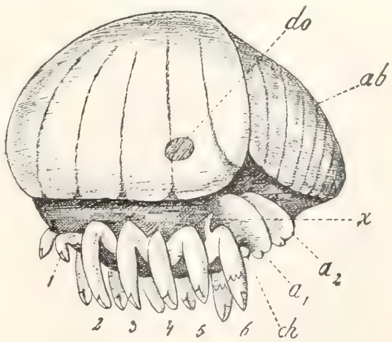


Fig. 13. Seitenansicht eines Limulus-Embryos. 1 bis 6 Die prosomalen Beinpaare, a_1 und $_2$ Operculum und ein Kiemenbein, ab Rumpf, ch Chilaria, do Dorsalorgan, x Außenast des prosomalen Hinterbeines. Nach Kingsley. Aus Korschelt-Heider.

Extremitätenpaares, das paarige Dorsalorgan in Erscheinung. Mit zunehmender Größe der Embryonalanlage wachsen auch die Extremitäten, die Cheliceren rücken vor die Mundöffnung und das Rumpfende wird ventralwärts eingekrümmt, bis schließlich bei fortschreitender Resorption des Nahrungsdotters auch die Rückenhälfte des Embryos nebst den Augen ausgebildet wird und die Extremitäten und übrigen Körperorgane ihre definitive larvale Gestalt annehmen.

Die Entwickelung des Nervensystems vollzieht sich nach dem für die Arthropoden allgemein gültigen Schema; die anfangs normal metamer gelagerten Ganglienpaare trennen sich

erst später nach Maßgabe der definitiven Verhältnisse in eine prosomale und opisthosomale Gruppe, wobei sich die Ganglien der beiden ersten Rumpfmetamere (Chilaria und Operculum) der

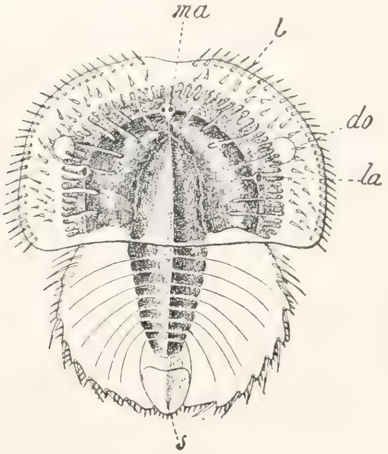


Fig. 14. Erstes Larven- oder Tilobitenstadium von Limulus. do Dorsalorgan, l Divertikel des Chylusdarmes, la Lateralaugen, ma Medianaugen. Nach Watase. Aus Korschelt-Heider.

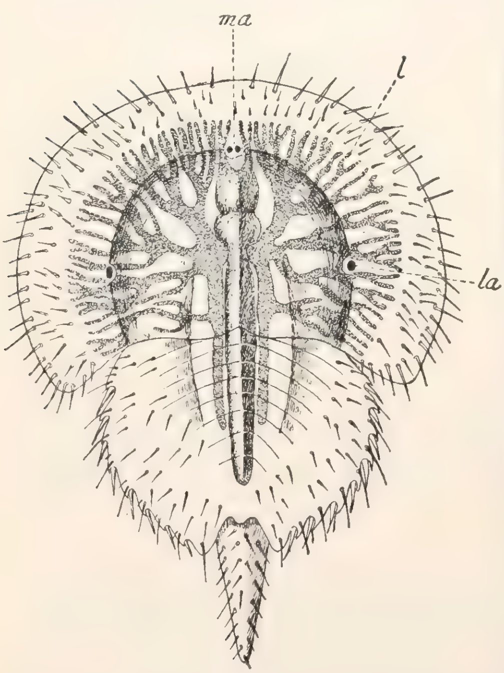


Fig. 15. Zweites Larven- oder Prestwichiastadium von Limulus. Nach Watase. Aus Korschelt-Heider.

prosomalen Ganglienmasse angliedern. Entwickelungsgeschichtlich ist die Zusammensetzung des Vorderhirns aus Proto- und Deuterocerebrum im Sinne der Antennaten und Arachniden noch nicht sicher nachgewiesen. Mehrere Forscher haben die Cheliceren der 1. Antenne der Krebse gleichgesetzt, indessen harmonieren damit nicht die neuerdings bei Arachnidenembryonen festgestellten Tatsachen vom vorübergehenden Auftreten eines selbständigen deuterocerebralen prächeliceren Metamers, wonach das Chelicerensegment dem 2. Antennensegment der Kruster oder dem rudimentären Prämandibularsegment der Tracheaten homolog sein würde.

Der Mitteldarm gelangt, wie beim Skorpion, erst sehr spät zur definitiven Ausbildung. Die aus polygonalen Dotterzellen bestehende Entodermmasse bewahrt längere Zeit die Kugelgestalt, später paßt sie sich der Form des Embroys an und wird von einer dem Mesoderm entstammenden splanchnischen Schicht bedekt. Durch seitlich einwandernde prosomale Mesodermsepten wird sie im Prosoma in Lappen gegliedert, die als die ersten Anlagen des vielverzweigten Chylusdarmes aufzufassen sind. Schließlich ordnen sich die inzwischen vermehrten oberflächlich gelegenen Dotterzellen zu einem einschichtigen Epithel, das sich von der zentralen Dottermasse abhebt, die allmählich verflüssigt und resorbiert wird. Dann wird zunächst die Verbindung mit dem ektodermalen Vorderdarm, zuletzt jene mit dem gleichfalls ektodermalen Enddarm hergestellt.

Im Mesoderm treten während der Entwickelung in mehreren Segmenten paarige Cölomhöhlen auf, die später durch Einwanderung von retikulärem Bindegewebe oder Auflösung ihrer Wandungen größtenteils wieder verschwinden. Die definitive Leibeshöhle ist hier wie bei anderen Arthropoden ein gemischter Körperhohlraum, ein sogenanntes Mixocöl. Nur in den Coxaldrüsen und den Gonodukten bleiben Reste des primären Cöloms erhalten. Die letzteren entstehen als Cölomdivertikel im Opercularsegment, wo sie gegen das Ektoderm vorwachsen und mit einer flachen Ektodermeinstülpung in Verbindung treten. Die Ausführungsgänge der Coxaldrüsen sind Derivate des Cölombläschens des vorletzten prosomalen Metamers, während die Drüsenlappen selbst nach Patten und Hazen aus mesodermalen Anlagen entstehen, die ursprünglich in allen sechs beintragenden prosomalen Metameren als Differenzierungen der medianen somatischen Cölomwände gefunden werden, von denen aber die Anlagen des ersten und letzten Segmentes atrophieren (Fig. 11).2 Mesodermaler Abkunft sind des weiteren alle muskulösen und bindegewebigen Elemente, mithin auch das Herz, das als eine längsverlaufende Verdickung entsteht, sobald die dorsad emporsteigenden Mesodermplatten in der Rückenmitte aneinanderstoßen. Im Innern der Herzanlage tritt frühzeitig ein Lumen auf, in das einzelne von der Herzwand sich ablösende Zellen als Mutterzellen der Blutkörperchen einwandern.

4. **Biologie.** Wie die Anatomie und Entwickelungsgeschichte ist auch die Biologie nur bei den Limuliden näher erforscht. Diese leben in der Nähe der Küsten in mittlerer Meerestiefe von etwa 4 bis 12 m, steigen aber zur Eiablage bis an die Flutgrenze empor. Sie sind echte Schlammwühler und dieser Wühlarbeit vortrefflich angepaßt. Den Schwanzstachel benutzen sie mit Vorteil, um sich wieder in Normal-

lage zu bringen, sobald sie aus irgendeinem Anlaß auf den Rücken gefallen sind. Die jungen Larven, die dasselbe Leben führen wie die Alten, schwimmen dagegen in Ermangelung des Schwanzstachels in solchem Falle mit Hilfe der Blattfüße empor, um sich dann beim Sinken auf die Füße niederfallen zu lassen. Ihre Nahrung besteht aus weichen Würmern, Mollusken und anderen Meerestieren, die sie mit ihren Kauladen vor dem Verschlucken gründlichst zerkleinern. Zur Paarungszeit tragen die Weibchen die Männchen auf dem Rücken, und diese halten sich dort fest, indem sie die Klauen ihrer modifizierten vorderen Extremitäten um den Rand des Kopfschildes ihres Weibchen legen. Das Weibchen von Limulus (Xiphosura) polyphemus wühlt in den Meeressand ein Loch, läßt seine Eier hineinfallen und vom Männchen mit Sperma übergießen, worauf sich das Paar wieder ins tiefere Wasser zurückzieht. Die Weibchen von Tachypleus (Limulus) gigas und Carcinoscorpius rotunticauda sollen dahingegen nach Willemoes-Suhm ihre Eier an den Blattfüßen befestigt mit sich herumtragen.

Die Junglarven schlüpfen in der Natur wahrscheinlich bereits nach wenigen Wochen aus, da sie zur Ebbezeit an der Flutgrenze günstiger Sonnenwirkung ausgesetzt sind. In der Gefangenschaft kann die Entwickelung aber um fast ein Jahr verzögert sein. Die jungen Tiere sollen im Freien noch vor dem Winter in der Regel 5 bis 6 Häutungen durchmachen, aber erst nach drei oder mehr Jahren geschlechtsreif werden. Auch dann finden noch wiederholt Häutungen statt, und es darf angenommen werden, daß die erwachsenen Tiere mehrere Jahre am Leben bleiben und in regelmäßigen (vielleicht jährlichen) Perioden zur Fortpflanzung schreiten.

Schlammbewohner dürften auch die fossilen Gigantostraken und Hemiaspiden gewesen sein, da ihre ganze Organisation zu sehr mit jener der Limuliden übereinstimmt, als daß sie im Gegensatz zu ihnen ausgezeichnete Schwimmer gewesen sein könnten. Interessanterweise finden sich die silurischen und devonischen Merostomen in Gesellschaft von marinen Phyllocariden, Ostracoden und Ganoidfischen, jene der produktiven Steinkohlenformation zusammen mit Landpflanzen, Skorpionen, Insekten, Fischen und Süßwasseramphibien, woraus zu schließen ist, daß die karbonischen Formen an Brack- und Süßwasser angepaßt gewesen sind, vielleicht teilweise sogar ein amphibisches Leben geführt haben.

5. Systematik. Geographische Verbreitung. Die Klasse der Schwertschwänzler trägt meist den Namen der Merostomata oder Palaeostraka. Sie zerfällt in zwei Ordnungen oder Unterklassen: I. die †**Gigantostraka** mit langgestrecktem aus 12 (13) Segmenten bestehenden Rumpf, dessen sechs hinteren Segmente ringförmig gestaltet sind und der Gliedmaßen entbehren, mit sternumartigem Metastom, scherentragenden Cheliceren und auffallend stark entwickelten prosomalen Hinterbeinen (Fig. 1, 2). II. Die **Xiphosura** mit ärmer segmentiertem oder ungegliedertem Rumpf, dessen gliedmaßenfreies Ende nur drei oder weniger Segmente umfaßt, nach Maßgabe der Limuliden mit den beiden Chilarien an Stelle des Metastoms und weniger ungleichen, mit Ausnahme des letzten Paares scherentragenden postcheliceren prosomalen Beinpaaren (Fig. 3 bis 7).

Die Gigantostraken sind ausschließlich paläozoisch und mit über 50 Arten aus den kambrischen, silurischen, devonischen und Karbonschichten Europas und Nordamerikas bekannt. Man unterscheidet mehrere Gattungen, von denen Eurypterus und Pterygotus die wichtigsten sind und als typische Vertreter der beiden Familien Eurypteriden und Pterygotiden — erstere mit kleinen, armgliedrigen, letztere mit langen, mehrgliedrigen Cheliceren — gelten können.

Die Xiphosuren treten mit den Hemiaspiden zuerst im oberen Silur auf und haben sich mit den Limuliden bis in die Gegenwart erhalten. Hemiaspiden und Limuliden unterscheidet man am besten nach der Gestaltung des Rumpfes, der bei jenen in ein dreigliedriges Metasoma endet, dessen Segmente von den mesosomalen gestaltlich wesentlich abweichen (Fig. 3), während bei den Limuliden die metasomalen Rumpfsegmente den mesosomalen, abgesehen vom Fehlen der Gliedmaßen, ähnlich gestaltet sind, also Meso- und Metasoma äußerlich nicht getrennt erscheinen und in der Tat bei den jüngsten Vertretern völlig miteinander verwachsen sind. Zu den †Hemiaspiden gehören die Gattungen †Hemiaspis (Fig. 3) und †Bunodes aus dem oberen Silur Englands und der Insel Oesel. Die Limuliden umfassen: a) die †Neolimulinen mit sechs getrennten mesosomalen und drei freien oder verwachsenen metasomalen Rumpftergiten; hierher gehören u. a. die Gattungen †Neolimulus (Fig. 6) aus dem Obersilur und †Belinurus aus Devon und Karbon. — b) Die Limulinen mit unbeweglich aneinander gereihten oder völlig verwachsenen Rumpftergiten; ihr ältester bekannter Vertreter ist die Gattung †Prestwichia (Fig. 7) aus dem Karbon Europas und Nordamerikas. Fossile Angehörige der noch heute lebenden Tribus der Limulini sind aus der Trias (Buntsandstein der Vogesen), aus dem Jura (lithographischer Schiefer Bayerns) und aus dem Oligocän (Braunkohlensandstein) bekannt geworden. Die rezenten Limulini werden auf drei Gattungen verteilt, deren Unterschiede u. a. auf Merkmale des Genitaloperculums und der prosomalen Hinterbeine, sowie auf sekundäre Sexualcharaktere begründet sind. Die Gattung Limulus (Xiphosura) lebt mit der Art polyphemus an der Ostküste Nord- und Mittelamerikas, die Gattungen Tachypleus (mit den Arten gigas, tridentatus und hoeveni) und Carcinoscorpius (mit der Art rotundicauda) an den Küsten der orientalischen Meere von der Ostküste Asiens bis zu den Molukken, Philippinen und Neuguinea (Torresstraße).

6. Phylogenie. Wie schon eingangs hervorgehoben worden ist, bestehen zwischen den Arachniden und Merostomen so viele Uebereinstimmungen in der Organisation und Ontogenie, daß man beide als Euchelicerata oder Chelicerata pulmonata zusammengefaßt hat. Engere verwandtschaftliche Beziehungen zu den Antennaten dürften kaum nachweisbar sein, doch hat es nicht an Forschern gefehlt, welche die Merostomen

den Trilobiten anzugliedern vorgeschlagen haben. In der Tat besteht eine gewisse äußere Aehnlichkeit zwischen manchen Merostomen und Trilobiten. Sobald man aber versucht, Homologien zu begründen, so stellen sich näheren Vergleichen erhebliche Schwierigkeiten in den Weg. Den Merostomen fehlen wie allen Cheliceraten die Antennen der Antennaten, ihre Cheliceren werden neuerdings als Homologa der 2. Antennen der Crustaceen aufgefaßt. Die anamorphe Entwickelung mesosomer Rumpfsegmente, wie sie bei den Trilobiten die Regel bildet, vermissen wir bei den Merostomen, und es muß sehr fraglich erscheinen, ob das Pygidium der Trilobiten dem Rumpfabschnitt der zweifellos einseitig spezialisierten Limuliden gleichwertig ist. Auch das Kopfschild umfaßt bei Merostomen und Trilobiten eine verschiedene Zahl von Segmenten. Die spaltfüßigen Extremitäten der Trilobiten stimmen, soweit die zurzeit vorliegenden Untersuchungen ein Urteil zulassen, weitgehend mit denen der Krebse überein, während jene der Merostomen teilweise nach ganz anderer Richtung modifiziert worden sind. So bleiben bei kritischer Prüfung zwischen Merostomen und Trilobiten nur ganz allgemeine Arthropodencharaktere als Erbteil ihrer phylogenetisch jedenfalls weit zurückliegenden gemeinsamen Ahnenformen übrig.

Literatur. ***N. Anandale***, *The habits of the Indian King-crab. Rec. Ind. Mus., Vol.* 3, *1909.* — ***C. Beecher***, *Discovery of Eurypterid remains in the cambrian of Missouri. Geol. Magaz., Vol.* 8, *1901.* — ***E. van Beneden***, *Sur la place que les Limules doivent occuper dans la classification des Arthropodes. Ann. Soc. ent. Belge, Vol.* 15, *1872.* — ***W. Benham***, *On the testis of Limulus. Trans. Linn. Soc., Vol.* 11, *1883.* — ***C. Börner***, *Arachnologische Studien III. Zool. Anz., Bd. XXV, 1902.* — ***Derselbe***, *Die Gliedmaßen der Arthropoden, in A. Langs Handbuch der Morphologie, Bd.* IV, *1913.* — ***E. Bouvier***, *Observations sur l'anatomie des système nerveux de la Limule polyphème. Bull. Soc. Phil. Paris, T.* 3, *1892.* — ***A. Dohrn***, *Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Arthropoden XII. Jenaische Zeitschr., Bd.* 6, *1871.* — ***G. Holm***, *Ueber die Organisation des Eurypterus fischeri. Mém. Acad. St. Petersbourg, T.* 8, *1899.* — ***J. Kingsley***, *The embryology of Limulus. Journ. Morph., Vol.* 7 *u.* 8, *1892/93.* — ***R. Kishinoye***, *On the developments of Limulus longispinus. Journ. Coll. Sc. Univ. Japan, Vol.* 5, *1892.* — ***E. Korschelt und K. Heider***, *Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Jena 1892.* — ***E. R. Lankester***, *Limulus an Arachnid. Quart. Journ. micr. Sc., Vol.* 21, *1881.* — ***Derselbe***, *On the sceletotrophic tissues and coxal glands of Limulus, Scorpio and Mygale. Ibidem, Vol.* 24, *1884.* — ***Lankester and A. Bourne***, *The minute structure of the lateral and the central eyes of Scorpio and of Limulus. Quart. Journ. micr. Sc., Vol.* 23, *1883.* — ***Lankester, Benham and Beck***, *On the muscular and endoskeletal Systems of Limulus and Scorpio. Transact. Zool. Soc. Lond., Vol.* 11, *1885.* — ***M. Laurie***, *The anatomy and relations of the Eurypteridae. Trans. R. Soc. Edinb., Vol.* 37, *1893.* — ***A. Milne-Edwards***, *Recherches sur l'anatomie des Limules. Ann. Sc. nat., Vol.* 17, *1873.* — ***H. L. Osborn***, *The metamorphosis of Limulus polyphemus. John Hopkins Univ. Circ., Vol.* 5, *1885.* — ***A. Packard***, *The anatomy, histology and embryology of Limulus polyphemus. Anniv. Mem. Boston Soc. Nat. Hist., 1880.* — ***Derselbe***, *Further studies on the brain of Limulus polyph., with notes on its embryology. Mem. Nat. Ac. Sc. Washington, Vol.* 6, *1891.* — ***W. Patten***, *On the morphology and physiology of the brain and sense organs of Limulus. Quart. Journ. micr. Sc., Vol.* 35, *1894.* — ***Patten and A. Hazen***, *The development of the coxal glands, branchial cartilages and genital ducts of Limulus polyph. Journ. Morph., Vol.* 16, *1900.* — ***Patten and W. Redenbaugh***, *Studies on Limulus. I und II. Ibidem, Vol.* 16, *1900.* — ***R. Pocock***, *The taxonomy of recent species of Limulus. Ann. Mag. nat. Hist., Vol.* 9, *1902.* — ***A. Viallanes***, *Études histologiques et organologiques sur les centres nerveux et les organes des sens des animaux articulés. Ann. Sc. nat., T.* 14, *1893.* — ***C. Wallcott***, *Cambrian Geology and Paleontology. II. Middle Cambrian Merostomata. Smithonian miscell. Collect., Vol.* 57, *1911.* — ***S. Watase***, *On the Morphology of the Compound Eyes of Arthropods. Stud. Biol. Laborat. John Hopk. Univ., Vol.* 4, *1890.* — ***H. Woodward***, *A monograph of British fossil Crustacea belonging to the order Merostomata. Palaeontograph. Soc., Vol.* 1 – 5, *1866—1878.* — ***K. v. Zittel***, *Grundzüge der Paläontologie. 3. Aufl. (neu bearbeitet von F. Broili), I. Invertebrata. München-Berlin 1910.*

C. Börner.

Xiphosura.

Paläontologie.

1. Allgemeines. 2. Systematik. 3. Geologisches Vorkommen.

1. Allgemeines. Die Xiphosuren umfassen eine Reihe altertümlicher Krebsformen, von denen nur die eine Gattung Limulus in der heutigen Tierwelt noch vertreten ist. Sie haben eine Reihe von Charakteren mit den Trilobiten gemeinsam. So zeigt ihr Panzer eine Dreiteilung der Quere nach. Der Länge nach sind dagegen nur zwei (bei den Trilobiten drei) Körperregionen unterschieden, nämlich der Kopf oder Prosoma und der Rumpf oder Mesosoma + Metasoma (die Trilobiten haben außerdem noch ein Abdomen). Der große Kopfpanzer, zeigt bei allen hierhergehörigen Formen eine mehr oder weniger deutlich abgegrenzte Glabella.

Neben dieser liegen die Augen, zu denen noch zwei oder mehr Punktaugen, welche median liegen, hinzutreten können. Auf der Unterseite des Kopfschildes liegt ein vorderes Scherenpaar (Antennen, Cheliceren) und fünf kräftige Gehfüße (Gnathopodpaare).

An das Kopfschild schließt ein aus 8 bis 9 Segmenten bestehender Thorax und ein langer spitzer Endstachel oder Telson. Die Thorakalsegmente sind entweder alle gegeneinander beweglich oder fest miteinander verbunden, namentlich bei den geologisch jüngeren Formen. Die Gliederung des Thorax in Meso- und Metasoma ist bei den fossilen Formen nicht durchführbar. Zur Bildung eines (dem der Trilobiten homologen) Abdomens kommt es nicht.[1])

Von den Trilobiten entfernen sich die Xiphosuren dadurch, daß die gesamten hinter dem Kopfschild gelegenen Segmente zu einem namentlich bei den jüngeren Formen einheitlichen Thorakalpanzer verschmelzen. Ein weiterer bedeutsamer Unterschied liegt darin, daß bei den Trilobiten die Kopfgliedmaßen nur zur Nahrungsaufnahme, bei den Xiphosuren zur Nahrungsaufnahme und zur Fortbewegung dienen.[2])

2. Systematik. †Hemiaspidae, †Belinuridae, Limulidae. Der diese drei Familien trennende Charakter liegt in dem Verhältnis der Thorakalsegmente zueinander. Bei den †Hemiaspidae sind alle Segmente frei und gegeneinander beweglich, bei den †Belinuridae sind mehrere oder alle Thorakalsegmente miteinander verschnolzen, aber doch so, daß die ursprüngliche Begrenzung der Segmente deutlich zu erkennen ist. Bei den Limulidae sind alle Thorakalsegmente zu einem einheitlichen Thorakalpanzer verschmolzen.

2a) †Hemiaspidae. Im Kambrium von Wisconsin ist der älteste Xiphosure †Aglaspis Hall gefunden. Es ist eine durchaus trilobitenähnliche Form mit kurzer dreieckiger Glabella, vor der zwei kleine Augen liegen. Acht gleichartige Thorakalsegmente und ein Telson sind vorhanden. †Neolimulus Woodw. aus dem Silur von Schottland entfernt sich etwas mehr von den Trilobiten. Das Kopfschild mit eigenartig differenzierter Glabella, mit Gesichtsnaht und kurzen Wangenstacheln. Neun gleichartige und gegeneinander frei bewegliche Thorakalsegmente sind vorhanden. Neolimulus — Silur von Schottland — stellt eine Uebergangsform zu den Belinuridae dar. Die ebenfalls silurischen kaum voneinander verschiedenen Gattungen †Bunodes Woodw. (Oesel) und †Hemiaspis Woodw. (England) stellen einen besonderen Seitenzweig unter den †Hemiaspiden dar. Sie haben den gemeinsamen Charakter, daß auf die 6 vorderen trilobitenartigen (dreiteiligen) Thorakalsegmente noch drei weitere Thorakalsegmente ohne oder doch mit rudimentären Pleuren folgen. Die verbindende Form zwischen Hemiaspis und Neolimulus stellt vielleicht †Pseudoniscus Nieszkowski dar, bei dem die drei hinteren Pleuren stark rückwärts gekrümmt sind.

2b) †Belinuridae. Sie umfassen oberdevonische und vor allem oberkarbonische Formen, die wohl an †Neolimulus anschließen. Diesem in der Gestalt des Rückenpanzers sehr ähnlich, unterscheiden sie sich einmal durch die lang ausgezogenen Wangenstacheln und vor allem durch die Thorakalsegmente, die entweder teilweise oder sämtlich verschmolzen sind. Bei †Belinurus Koenig sind acht Thorakalsegmente und ein Telson vorhanden. Nur die fünf vorderen sind frei beweglich. Oldredsandstein und Oberkarbon. Protolimulus Packard nähert sich den echten Limuliden bereits beträchtlich.

2c) Limulidae. Der heute noch lebende Limulus Müller tritt fossil zuerst im Buntsandstein der Vogesen auf. Limulus Walchi Desm. ist aus den lithographischen Schiefern von Bayern, Limulus Decheni Zinck. aus dem Braunkohlensandstein von Teuchern bei Merseburg bekannt geworden.

3. Geologisches Vorkommen. Die fossilen Xiphosuren finden sich zur Hauptsache nur auf der Nordhemisphäre. Sie finden sich in echt marinen Ablagerungen (Oberkarbon von Frankreich, Trias) sehr selten. Im allgemeinen sind sie auf Seichtwasserbildungen beschränkt, aber auch aus diesen überall nur in wenigen und seltenen Arten nachgewiesen.

[1]) Ueber die Ausbildung der Thorakalgliedmaßen siehe S. 680ff.

[2]) An eine nähere Verwandtschaft der Trilobiten mit den Xiphosuren ist auch auf Grund des fossilen Materiales nicht zu denken (vgl. den Artikel „Gigantostraca" Bd. V S. 39ff.).

Literatur. *Vergleiche die Zusammenstellung in* **Zittel**, *Grundzüge der Paläontologie. I. Abteilung Invertebrata. 3. Aufl. München 1910.*

R. Wedekind.

Y.

Young
Thomas.

Geboren am 13. Juni 1773 in Milverton, Somersetshire, gestorben am 10. Mai 1829 in London. Er lebte von 1787 bis 1792 als Hauslehrer in Youngsbury in Hertfordshire, studierte dann Medizin in London, Edinburg und Göttingen, sich daneben schon mit mathematischen, physikalischen und botanischen Studien beschäftigend. Nachdem er einen Onkel beerbt hatte, privatisierte er einige Jahre, ließ sich 1800 in London als praktischer Arzt nieder, war aber nebenbei von 1801 bis 1804 Professor der Physik an der Royal Institution. In den Jahren 1809 und 1810 war er Lektor am Middlesex-Hospital, von 1811 bis zu seinem Tode Arzt am St. Georges-Hospital in London, von 1818 an auch Sekretär des Board of Longitude und mit der Herausgabe des Nautical almanac beauftragt. Schon als junger Student schrieb Young eine Abhandlung, die sich mit der Akkommodation des Auges beschäftigte. Akustische Untersuchungen folgten, und 1801 erschien eine Abhandlung Of the coalescence of musical Sounds, die, obwohl von akustischen Problemen ausgehend, durch die wichtige Entdeckung der Interferenz der Wellenbewegung für die Theorie des Lichts epochemachend wurde. In einer 1802 erschienenen Abhandlung sagt er sich auf Grund dieser Entdeckung ganz von der Emissionstheorie los und wendet sich mit Ueberzeugung der Wellentheorie des Lichts zu. Ein Jahr später dehnte er seine Theorie auf die Farben dünner Blättchen aus. Die Fortführung seiner optischen Untersuchungen zeitigten die Dreifarbentheorie des Sehens und die Theorie der Interferenzerscheinungen bei Kristallen. Er drang auch zu der Erkenntnis durch, daß Wärme- und Lichtstrahlen sich nur durch die Wellenlänge unterscheiden. Auch auf die Elastizitätserscheinungen dehnte er seine Untersuchungen aus und gab 1805 eine Theorie der Oberflächenspannung. Young hat ferner eine Reihe Abhandlungen über ~~Papyruskunde~~ veröffentlicht.

Literatur. ***Peatock,*** *Life of Thomas Young. London 1855.* — ***Arago,*** *Biographien Bd.* I; *deutsch Leipzig 1854.*

E. Drude.

Z.

Zähne.

1. Der Begriff „Zähne". 2. Die Bezahnung der Wirbeltiere und ihre Entwickelung. a) Fische. b) Amphibien. c) Sauropsiden. d) Säugetiere. 3. Der Aufbau des Säugetierzahnes: a) Anatomie und Entwickelung: b) Histologie. c) Histogenese der Zahngewebe. d) Immerwachsende Zähne. e) Zahnwechsel. f) Bezahnung der Monotremen. g) Bezahnung der Beuteltiere. h) Bezahnung der Monodelphier. 4. Die Theorien über die Entstehung komplizierter Zahnformen: a) Differenzierungstheorien. b) Konkreszenztheorien. 5. Zusammenfassung.

1. Der Begriff „Zähne". Unter Zähnen verstehen wir in der Mundhöhle der Wirbeltiere gelegene Hartgebilde der Mundschleimhaut, die in organische Grundsubstanzen abgelagerte Kalkverbindungen, nämlich Schmelz, Dentin und Zement enthalten. Wir begreifen also unter Zähnen nicht jene Hornbildungen mit, die sich als Abscheidungen der obersten Schicht der Epidermis im Munde der Cyclostomen und bei Amphibienlarven ausbilden. Die Zähne haben mit verknöcherten Hartgebilden des Integumentes, die man bei Haien als „Plakoidschuppen" bezeichnet, den gleichen Ursprung, denn die Mundschleimhaut ist nichts anderes als eine Einstülpung des Integumentes in die Mundhöhle. Auch der Bau der Zähne und der Hautverknöcherungen sowie ihre Entwickelung ist in den allgemeinen Grundzügen die gleiche, jedoch sind infolge der verschiedenartigen Funktionen beider Bildungen mancherlei Differenzierungen entstanden.

2. Die Bezahnung der Wirbeltiere und ihre Entwickelung. 2a) Fische. Als primitivste Form der Integumentverknöcherungen in der Mundhöhle ist das Mundschleimhautgebiß bei Haien anzusehen, das aus einer großen Zahl von Plakoidschuppen besteht, die aber bereits mehr oder minder lokalisiert sind. Sie sind der Ausgangspunkt für alle übrigen Gebißformen, indem durch Funktionswechsel die Zähne der Mundhöhle mehr und mehr in den Dienst der Ernährung getreten sind. Dieser Funktionswechsel hat eine Größenzunahme, Aenderungen der Form und eine zunehmende Lokalisation der Zähne besonders auf die Kieferränder bedingt. Die primitivsten Gebisse finden wir bei manchen Knochenfischen, so beim Hecht. Hier sitzen die Zähne auf verschiedenen Knochen der Mundhöhle und entwickeln sich, indem sich die Epidermis verdickt, und indem dann darunter aus einer Anhäufung mesodermaler Zellen eine kegelförmige Cutispapille entsteht, die Dentin absondert und zur Zahnpulpa wird. Die Zahnpulpa bleibt in enger Verbindung mit dem darunter liegenden Mesoderm. Dieser unmittelbar in der Mundschleimhaut gebildete sehr primitive Zahn erhält dann noch ein zartes

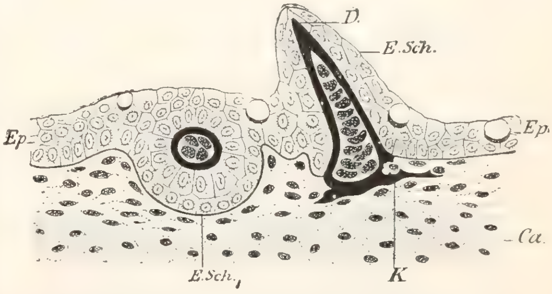


Fig. 1. Schnitt durch den Zwischenkiefer eines Hechtembryos. D Zahnbein, K Zahnsockel, Ca Knorpel, Ep Kieferepithel, Esch oberste Schicht desselben. Nach Friedmann.

Hütchen von Schmelz (Fig. 1). Im Unterkiefer des Hechtes findet insofern eine Komplikation statt, als der die Cutispapille überziehende Bezirk der Epidermis sich in die Tiefe senkt. Der Zahn wird also nunmehr in größerer Tiefe gebildet und durchbricht die Kieferschleimhaut erst, nachdem er zu ziemlicher Größe herangewachsen ist. Seit-

lich nach innen (lingualwärts) von jeder Zahnanlage tritt eine neue Zahnanlage auf, die mit der ersten durch eine in die Tiefe eingesenkte Epidermisfalte verbunden ist. Labialwärts davon entstehen an der Epidermiszelle immer neue Zahnanlagen, die die vorhergehenden zu ersetzen bestimmt sind. Die Ersatzzahnanlagen eines Zahnes stehen also wohl unter sich durch labialwärts verlaufende Epithelleisten in Verbindung, aber nicht mit denen benachbarter Zähne.

Demgegenüber ist das Gebiß der Selachier in vielen Punkten nicht mehr so primitiv, sowohl im Bau wie in der Entwickelung. Wenn wir von dem gering entwickelten Mundschleimhautgebiß absehen, finden sich Zähne nur auf den Kiefern vor. Diese Kieferzähne entstehen an einer zusammenhängenden leistenartigen Epitheleinsenkung, der Zahnleiste (Fig. 2). Eine seichte Furche an der Kieferoberfläche, die Zahnfurche, deutet die Einsenkung dieser Zahnleiste in das mesodermale Bindegewebe an. An der labialen Seite der Zahnleiste entstehen wellenförmige Vorwölbungen, indem die darunter liegende Cutis Papillen bildet. Das sind die ersten Zahnanlagen. Die oberflächlich gelegenen Cutiszellen scheiden Dentin ab und nach außen von ihm legt sich eine von den meisten Autoren als Schmelz aufgefaßte Schicht an, die von anderen indessen als eigentümlich umgeformte äußere Dentin-

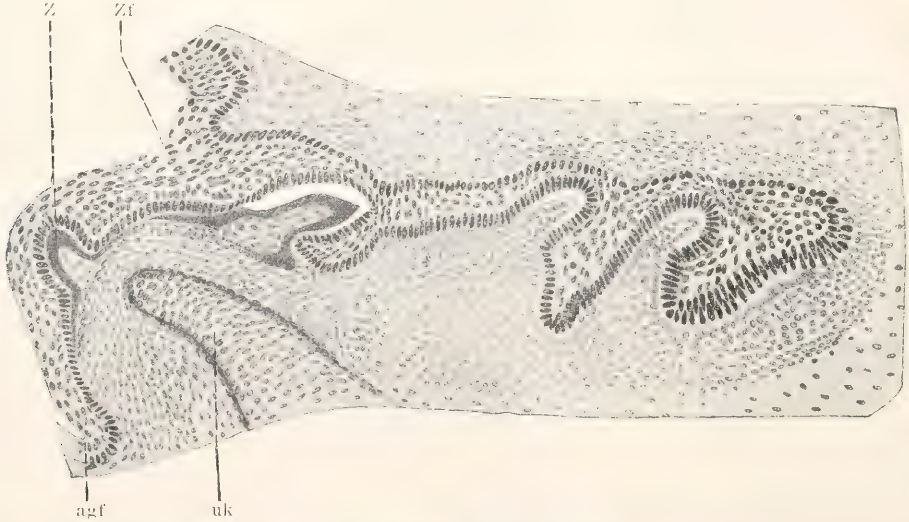


Fig. 2. Längsschnitt durch den Unterkiefer eines Haifischembryos. Z erste Zahnanlage, agf äußere Grenzfurche, uk Unterkiefer, Zf Zahnfurche. Nach Laaser.

schicht, als Vitrodentin bezeichnet wird. Auch in der nunmehr Zahnpulpa genannten Cutispapille kommt es zur Abscheidung von Dentin, das ein Gerüstwerk bildet und Trabeculin genannt wird. Wenn die funktionierenden Zähne abgenutzt sind, so fallen sie aus und die entsprechenden lingualwärts von ihnen gelegenen Ersatzzähne treten an ihre Stelle. Eine jede solche Generation von Zähnen wird Dentition genannt. Da während des Lebens des Tieres von der Zahnleiste aus sich immer neue Zahngenerationen entwickeln, wird das Gebiß der Haie als polyphyodont bezeichnet.

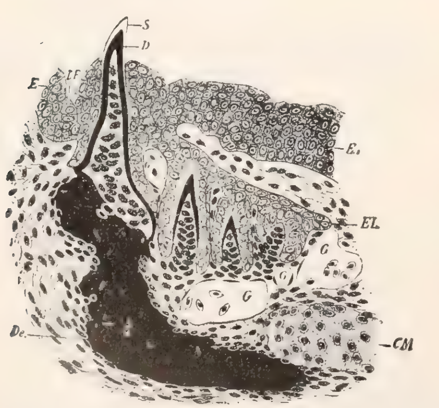


Fig. 3. Querschnitt durch den Unterkiefer eines jungen Triton cristatus. De Dentale, CM Meckelscher Knorpel, G Blutgefäße, E äußeres Epithel, E_1 Mundhöhlenepithel, LF Lippenfurche, EL Zahnleiste, S Schmelz, D Zahnbein. Nach Röse.

Die Form der Zähne ist bei den Haien sehr verschieden. So finden sich bei den Rochen oft stark verbreiterte Pflasterzähne, ohne Spitzen. Eigentümlich ist die Bezahnung des Lurchfisches Ceratodus, der 3 Paar mit ihrer knöchernen Unterlage fest verwachsene Zahnplatten besitzt, eine im Ober-

kiefer und zwei im Unterkiefer; außerdem trägt der Vomer noch ein Paar kleiner Zähne. Die Entwickelungsgeschichte hat gezeigt, daß diese Zahnplatten aus einer Verschmelzung von Einzelzähnchen entstehen.

2b) Amphibien. Die Amphibien haben ein meist aus einfachen Kegelzähnen bestehendes Gebiß, das vielfach reduziert ist, besonders bei den Batrachiern. Die Zahnleiste ist nicht immer scharf vom Epithel gesondert, sondern steht mitunter in breiter Verbindung mit ihm (Fig. 3). Außer auf den Kiefern können Zähne auch noch auf fast allen Mundhöhlenknochen vorkommen. Durch die Verschmelzung der knöchernen Zahnsockel sollen nach O. Hertwig ursprünglich die Mundhöhlenknochen entstanden sein. Bei manchen fossilen Formen dringen von der Zahnoberfläche Falten ins Innere des Zahnes, in welche der Zement hineinzieht. Solche Faltenzähne kommen bei den Stegocephalen vor.

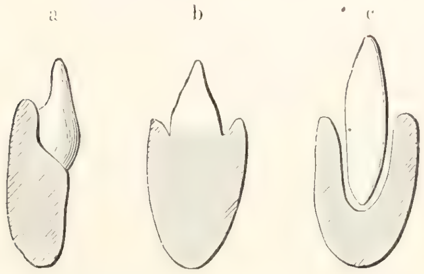


Fig. 4. Schemata der pleurodonten (a), akrodonten (b) und thekodonten (c) Bezahnung. Nach Leydig.

2c) Sauropsiden. Bedeutend reicher differenziert ist das Gebiß der Reptilien. Zwar ist auch bei ihnen die Grundform der Kegelzahn, doch kommen bei manchen Formen auch zweispitzige, sowie besonders im hinteren Teil der Zahnreihe dreispitzige, sowie mahlzahnartige Bildungen vor. Besonders bei stammesgeschichtlich älteren Formen findet sich auch ein Gaumengebiß, während jüngere meist nur noch ein Kiefergebiß besitzen. Gänzlich rückgebildet ist das Gebiß bei den Schildkröten, wo es funktionell durch Hornscheiden auf den Kiefern ersetzt wird. Entweder sind die Kieferzähne an ihrer knöchernen Unterlage festgewachsen und sitzen dann entweder am oberen freien Kieferrand (Acrodonten), oder seitlich in einer medianwärts offenen Rinne (Pleurodonten) oder in Alveolen (Thekodonten) (Fig. 4). Auch bei den Reptilien entstehen die Zähne im allgemeinen an einer Zahnleiste, doch findet sich in manchen Fällen (z. B. beim Krokodil) auch eine Zahnreihe embryonal angelegt, die direkt im Kieferepithel ihre Entstehung nimmt und vergänglicher Natur ist. Der Zahnwechsel ist sehr verschieden stark ausgebildet und wird bei manchen Formen völlig unterdrückt (z. B. beim Chamaeleon). Bei anderen findet ein mehrfach aufeinander folgender Zahnwechsel statt. Bei einigen Formen (Krokodil, Hatteria usw.) alternieren die Anlagen einer Zahnreihe in ihrem zeitlichen Auftreten, wodurch später auch der Zahnwechsel alternierend gestaltet wird. Es wird dadurch bewirkt, daß dem Tier auch während des Zahnwechsels ein annähernd gleichmäßig angeordnetes funktionsfähiges Gebiß erhalten bleibt. Besondere Ausbildung erlangen bei den Schlangen gewisse Oberkieferzähne, die zu „Giftzähnen" werden. An der Oberseite des beträchtliche Größe erlangenden, in funktionierendem Zustande mit dem Knochen verwachsenden Zahnes tritt eine äußere rinnenartige Furche auf, die durch allmähliches Umwachsen von seiten des Zahnes zu einem Kanal wird, der durch eine untere Oeffnung mit einer Giftdrüse in Verbindung steht, während durch eine obere Oeffnung das Gift heraustreten kann (Fig. 5). Jeder Giftzahn besitzt eine Anzahl immer neu sich herausbildender, beweglicher Ersatzzähne. Die Zahnleiste im Oberkiefer, welche z. B. bei der Kreuzotter die Giftzähne liefert, entsteht

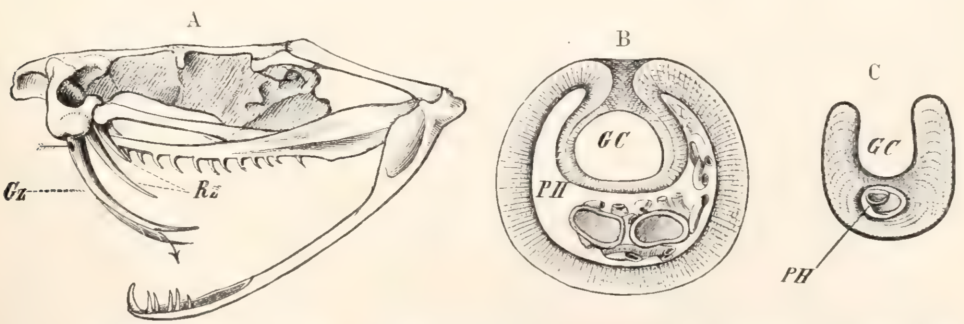


Fig. 5. Giftzähne. A Kopfskelett der Klapperschlange. B Querschnitt durch die Mitte des Giftzahnes der Sandviper. C Querschnitt durch das vordere Ende desselben. GC Giftkanal. Gz Giftzahn. PH Pulpahöhle. Rz Ersatzzähne. Aus Wiedersheim.

gesondert und unabhängig von der der Gaumen- und Flügelbeinzähne, und ebenfalls gesondert von ihr bildet sich in der Region des Zwischenkiefers eine Zahnleiste aus, welche die Eizähne liefert. Eizähne kommen nicht nur bei Schlangen sondern auch bei Eidechsen vor, gehören der ersten Generation an, und einer von ihnen wird rückgebildet, während der andere zum Durchbruch gelangt und zum Zerbrechen der Eischale benutzt wird. Bei anderen Reptilien, (Hatteria, Chelonier) findet sich statt dieses echten Zahngebildes ein der Spitze des Zwischenkiefers aufsitzendes horniges Gebilde, die Eischwiele, welcher die gleiche Funktion zukommt. Bei einer eierfressenden Schlange (Rhachiodon scaber) sind die Zähne rückgebildet. Dafür treten einige Apophysen der ersten Wirbel durch die Schlundwand und besorgen das Zerquetschen der Eier.

Eine Besonderheit im Zahnersatz der Krokodile, die übrigens auch bei fossilen Reptilien vorhanden war, ist das Ausstoßen des Vorgängers durch den Ersatzzahn, indem dieser sich von der lingualen Seite her in die Pulpa des Vorgängers einschiebt und ihn dadurch entfernt.

Den Schildkröten fehlt ein Gebiß vollkommen, doch sind embryonale Zahnanlagen, die später rudimentär werden, bei Trionyx gefunden worden, und bei Chelone soll vorübergehend eine Zahnleiste auftreten.

Die Vögel haben keine Spur einer Bezahnung aufzuweisen, und auch das behauptete Vorkommen einer Zahnleiste bei gewissen Vogelembryonen wird bestritten. Fossile Vögel (Odontornithes) haben indessen ein wohlausgebildetes gleichartiges (homodontes) Gebiß besessen.

2d) Säugetiere. Das Zahnsystem der Säugetiere ist äußerst mannigfaltig gestaltet, und den sehr verschiedenen funktionellen Anforderungen, die es zu erfüllen hat, in ganz hervorragendem Maße angepaßt. Die Zähne der Säugetiere lassen meist eine Krone, einen Hals und eine oder mehrere Zahnwurzeln unterscheiden und sitzen in Alveolen, die in einigen Fällen durch Verschwinden der trennenden knöchernen Zwischenwände zu Rinnen zusammenfließen können. Das Gebiß ist fast stets heterodont, d. h. es haben sich die Zähne differenziert in meist meißelförmige Schneidezähne (Incisivi), kegelförmige Eckzähne (Canini), und mehrhöckerige Backzähne (Molares). Indessen gibt es auch Säugetiere mit homodontem Gebisse, so z. B. die Zahnwale, doch ist in diesem Falle dessen Ursprung aus einem ursprünglich heterodonten Gebisse nachgewiesen worden. Schließlich kann bei den Säugetieren, wie in den anderen Wirbeltierklassen auch, das Gebiß völlig schwinden, doch ist dies ebenfalls ein sekundärer Zustand. Das ursprüngliche Säugetiergebiß ist das heterodonte. Die oberen Schneidezähne sind fast stets im Zwischenkiefer eingepflanzt, während der darauffolgende Eckzahn bereits jenseits der Grenznaht von Zwischen- und Oberliefer in letzterem liegt. Doch sind Zähne und darunter liegende Kieferknochen nicht so abhängig voneinander wie man früher glaubte. Der Eckzahn des Unterkiefers kommt vor den oberen zu liegen. Die vorderen Backenzähne, welche beim Zahnwechsel mit beteiligt sind, heißen Prämolaren und die dahinter liegenden nicht gewechselten: Molaren. Man kann das Gebiß eines heterodonten Säugetieres in einer Formel ausdrücken, indem man die Zahl der Incisiven, des Caninus und der Prämolaren und Molaren hintereinander schreibt, so heißt z. B. die Zahnformel 3 1 4 3, daß in diesem Gebisse 3 Incisiven, 1 Caninus, 4 Prämolaren und 3 Molaren vorhanden sind. Finden sich Verschiedenheiten im Ober- und Unterkiefer, so wird die Zahnformel komplizierte, indem ein horizontaler Strich die Oberkiefer- und Unterkieferzahnformel scheidet. Auch kann die Zahnformel dahin erweitert werden, daß jeder Zahn besonders erwähnt wird, was für die Darstellung der Zahnhomologien sehr wichtig ist. So z. B. ist das Gebiß des Opossums folgendermaßen darstellbar:

$$J\,\frac{1\;2\;3\;4\;5}{1\;2\;3\;4\;0}\;C\,\frac{1}{1}\;P\,\frac{1\;2\;3\;4}{1\;2\;3\;4}\;M\,\frac{1\;2\;3\;4}{1\;2\;3\;4}$$

Schließlich kann in eine Zahnformel auch Milchgebiß und bleibendes Gebiß zusammengefaßt werden. So z. B. kann das Gebiß des Eichhörnchens folgendermaßen dargestellt werden:

$$\begin{matrix} id_1 & \overset{J_2}{-} & id_3 & cd & pd_1 & \overset{P_2}{pd_2} & \overset{P_3}{pd_3} & \frac{M_1M_2M_3}{M_1M_2M_3} \\ id_1 & \underset{J_2}{id_2} & - & cd & - & pd_2 & \underset{P_3}{pd_3} & \end{matrix}$$

Das heißt also, daß im Milchgebiß des Eichhörnchens oben 2 Schneidezähne, 1 Eckzahn und 3 Prämolaren auftreten, unten 2 Schneidezähne, 1 Eckzahn und 2 Prämolaren, während das Ersatzgebiß außer den 3 Molaren oben und unten, nur einen Incisivus und einen Prämolaren unten aufzuweisen hat. In welcher Weise die einzelnen Zähne zu homologisieren sind, ist ebenfalls aus obiger Zahnformel zu ersehen. Die Form der Zähne kann sehr verschieden sein. Insbesondere sind es die Backenzähne, welche in der Ausbildung ihrer Kaufläche sehr abweichen. Sind die einzelnen Höcker abgerundete isolierte Kegel, so heißen diese Zähne bunodont (z. B. beim Schwein), sind sie zugespitzt und schneidend bei alternierender Stellung der Molaren, so haben wir sekodonte Zähne vor uns (Insektenfresser und Raubtiere), werden

die Höcker durch Querleisten verbunden, so entsteht der lophodonte Zahntypus, und wenn diese Bildungen „V“-förmige Gestalt erhalten und durch Abrundung halbmondförmig werden, so ist der selenodonte Zahn gegeben (Wiederkäuer). Durch weitere Faltungen entstehen die plicidenten Backenzähne.

Den Backenzähnen gegenüber haben die Schneidezähne und Eckzähne im allgemeinen eine einfache Krone und eine einfache Wurzel aufzuweisen, wenn auch einzelne Ausnahmen vorkommen können.

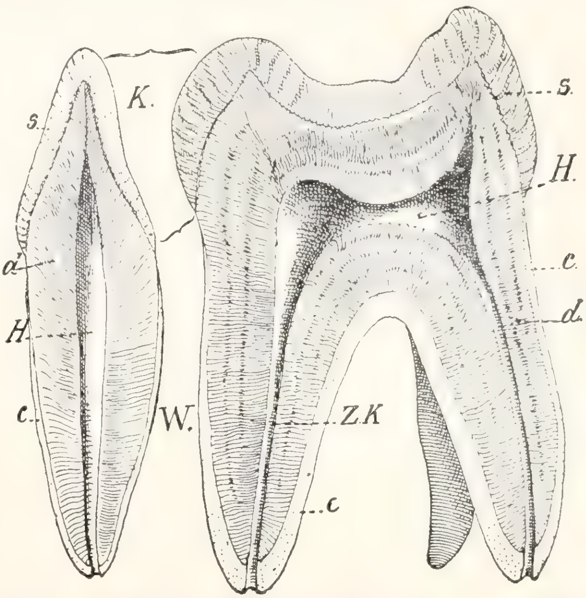


Fig. 6. Längsschnitt durch einen Schneidezahn und einen Backenzahn des Menschen. K Krone, W Wurzel, s Schmelz, d Zahnbein, c Zement, H Pulpahöhle, ZK Zahnkanal. Aus Weber.

3. Der Aufbau des Säugetierzahnes. 3a) Anatomie und Entwickelung. Der Bau eines typischen Säugetierzahnes ist folgender: Es lassen sich drei Teile unterscheiden: Zahnkrone, Zahnhals und Zahnwurzel. Die Krone wird außen vom Schmelz umhüllt, welcher das nach innen davon gelegene Zahnbein (Dentin) umschließt. Die Wurzel, welche mehrästig sein kann, und den Zahn in der Alveole befestigt, ist von Zement umgeben (Fig. 6). Die Schmelzbildung schließt mit dem Durchbruch der Zähne meist ab, dagegen dauert die Dentinbildung länger an und die vom Zahnbein umschlossene Zahnpulpa wird immer kleiner und hängt mit dem Mesoderm, aus dem sie entstanden ist, nur durch einen feinen Kanal zusammen. Auch die Zementbildung kann noch längere Zeit fortdauern. Auch die Zähne der Säugetiere bilden sich wie die der anderen Wirbeltiere an einer Zahnleiste aus, die aber nicht eine solide Lamelle darstellt, sondern, wie schon vielfach bei Reptilien, netzartig durchbrochen ist. Die schräg und lingualwärts gerichtete Zahnleiste weist zunächst nahe ihrem unteren Ende, aber labialwärts davon, eine kleine Verdickung auf, welche bald anschwillt und erst knospenförmig, dann kappenförmig und endlich glockenförmig

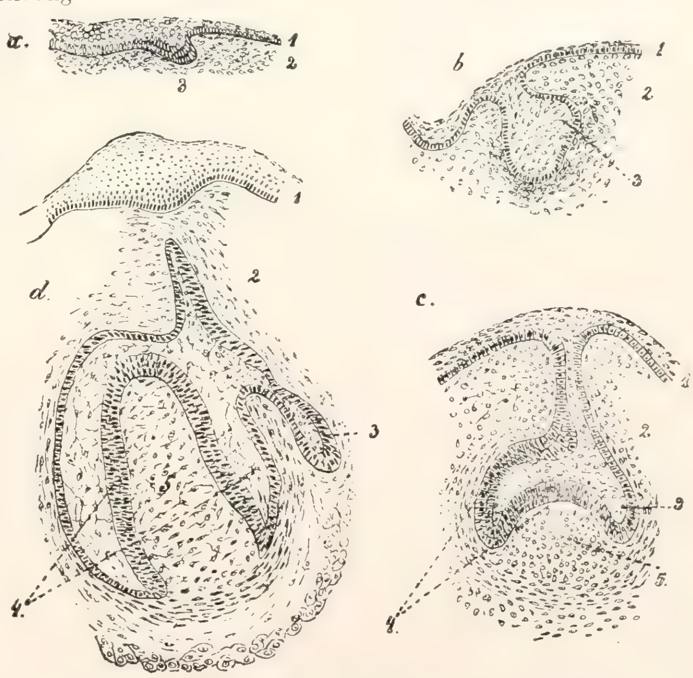


Fig. 7. Vier Stadien der Zahnentwickelung. a) Einstülpung der leiste (3), b) der Schmelzkeim differenziert sich, c) kappenförmiges, d) glockenförmiges Stadium. 1 Epidermis, 2 Korium, 3 Zahnleiste, 4 Schmelzorgan, 5 Zahnpapille. Aus Weber.

wird (Fig. 7). Das ist das Schmelzorgan, und die in dem eingestülpten Teil sich ausbildende mesodermale Papille wird zur Zahnpulpa. Der innere Teil des Epithels der Zahnleiste, der dem Rete Malpighi der Epidermis entspricht, wird zum inneren Schmelzepithel, dessen einzelne Zellen bei den Säugetierzähnen schmal und hoch werden. Diese Schicht hat den Schmelz abzuscheiden und wird auch als Ameloblastenschicht bezeichnet. Das äußere Schmelzepithel hat mit der Schmelzabscheidung nichts zu tun und besteht aus niedrigen Epidermiszellen. Die zwischen beiden Schichten liegenden Epidermiszellen scheiden eine transparente Zwischensubstanz aus, in welcher einzelne sternförmige Zellen mit langen Ausläufern liegen. Diese Bildung wird mit einem nicht glücklich gewählten Ausdrucke „Schmelzpulpa" genannt. Die Schmelzpulpa grenzt nicht unmittelbar an das umgebende Schmelzepithel an, sondern dazwischen findet sich eine weniger stark differenzierte Schicht: das Stratum intermedium.

Nach Abscheidung des Schmelzes geht das Schmelzorgan meist völlig zugrunde. Nur bei den immerwachsenden Zähnen bleibt sein unterster Teil als epithelialer Ring um die Zahnbasis, „Hertwigsche Epithelscheide" genannt, erhalten. Als Reste des Schmelzorganes sind die im Mesoderm liegenden sogenannten „Epithelperlen" aufzufassen.

3b) Histologie des Säugetierzahnes. Wir wollen uns nunmehr mit dem feineren Aufbau des Säugetierzahnes beschäftigen. Der fertige Zahn ist aufgebaut von der Zahnpulpa, dem Zahnbein und außen dem Schmelz. Mit der Ausbildung der Zahnwurzel tritt noch das knochenähnliche Zementgewebe hinzu.

Die Zahnpulpa besteht aus Bindegewebe, in welchem zahlreiche Gefäße und Nerven eingelagert sind. Elastische Fasern fehlen vollkommen. Zahlreiche spindelförmige Zellen lagern im Innern der Pulpa, während an ihrer Oberfläche eine epithelartige Anordnung schmaler Zylinderzellen zu bemerken ist: die Odontoblasten. Jeder Odontoblast sendet einen langen Fortsatz in das anliegende Dentin hinein, der in einem Zahnbeinkanälchen verläuft. Außer Arterien und Venen finden sich in der Zahnpulpa auch Lymphgefäße. Die von der Wurzel her eintretenden Nerven verzweigen sich in ein langgezogenes Geflecht, dessen letzte Enden zwischen den Odontoblasten bis dicht unter das Zahnbein vordringen können. Nach einigen Autoren sollen die Nerven auch in das Dentin eintreten können, wie das Morgenstern, O. Römer, Mummery u. a. behauptet haben, doch wird das von anderer Seite bestritten. Zur Erklärung der hohen Empfindlichkeit des Zahnbeines wird von Tomes wie von Walkhoff und von v. Ebner darauf hingewiesen, daß das Zahnbein überall von protoplasmatischen Fortsätzen der Odontoblasten durchzogen ist, deren Zellkörper mit Nervenenden in Berührung stehen.

Das Zahnbein (Dentin) ist histologisch schon dadurch vom Knochen unterschieden, daß es keine Zellen umschließt, sondern nur die Zellfortsätze der die innere Begrenzung bildenden Odontoblasten, die in Zahnkanälchen gelagert sind. Die Stellung dieser Zahnkanälchen ist eine im großen und ganzen radiäre, doch weisen sie meist 2 Hauptkrümmungen und außerdem zahlreiche Wellenbiegungen auf (Fig. 8). Die Kanäl-

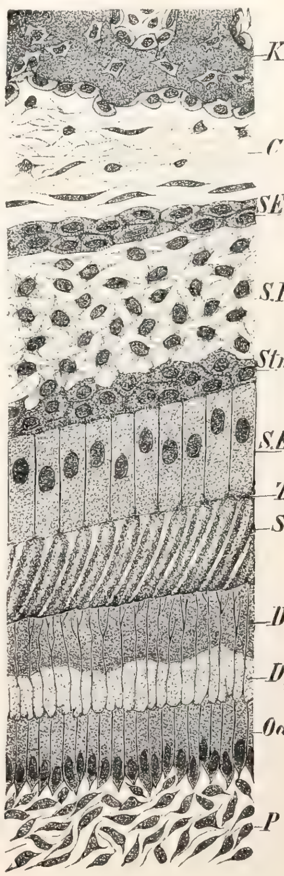


Fig. 8. Längsschnitt durch die Anlage eines Molaren des Opossums. P Pulpa, Od Odontoblasten, D_1 unverkalktes, D verkalktes Dentin, S Schmelz, T Tomessche Faser, SEi Ameloblastenschicht, Stri Stratum intermedium, SP Schmelzpulpa, SEa äußeres Schmelzepithel, C Bindegewebe, K Knochen der Alveolen. Nach Röse.

chen verästeln sich mehrfach und enden im Wurzelteil in einem feinen Geäst, im Kronenteil geht ein Teil noch ein Stück weit in den Schmelz hinein. Ausgekleidet sind die Zahnkanälchen von den Neumannschen Scheiden.

Während man früher die Grundsubstanz des Zahnbeines als homogen auffaßte, hat man neuerdings eine fibrilläre Struktur er-

kannt. Nach v. Ebner sind diese leimgebenden Fibrillen durch einen Kitt miteinander verbunden, der die Kalksalze enthält, aber außerdem eine organische Grundlage enthält, die mit den Neumannschen Scheiden zusammenhängt. Letztere hängen übrigens auch mit einer Membran zusammen, welche die Innenfläche des Zahnbeines auskleidet. Im Dentin finden sich zahlreiche Lamellen, die während der Entwickelung des Zahnes der jeweiligen Pulpaoberfläche parallel laufen und außerdem kommt noch eine undeutliche Streifung vor, die durch die sogenannten „Schregerschen Linien" bewirkt wird. Unverkalkte Stellen im Zahnbein sind die Interglobularräume, die zu einer sogenannten „Körnerschicht" zusammenfließen können. Das umgrenzende Zahnbein springt mit halbkugeligen Vorsprüngen gegen diese Interglobularräume vor. In der Krone sind die Interglobularräume vielfach reihenweise angeordnet und bilden Schichten, die man als Konturlinien wahrnehmen kann. Modifikationen des Zahnbeines sind das Vasodentin, welches von Blutkapillaren durchzogen wird, aber keine Zahnkanälchen enthält, das Plicidentin, bei dem es zu Faltungen der Zahnpapille kommt, wodurch schließlich Teile derselben mit Gefäßen von Dentin umschlossen werden, das Vitrodentin, das an der Außenfläche des echten Zahnbeines als eine der Zahnbeinkanälchen entbehrende dichte Schicht erscheint, das Osteodentin, das Trabekulardentin, sowie das sogenannte irreguläre Dentin.

Der Schmelz bedeckt die Oberfläche der Zähne und bildet deren härtestes Gewebe, wie er das härteste Gewebe des tierischen Körpers überhaupt ist. Nur 3 bis 5% organische Substanz finden sich in ihm vor. Die Hauptmasse der anorganischen Substanz ist dreibasisch phosphorsaurer Kalk. Seine Oberfläche ist bedeckt mit dem Schmelzoberhäutchen, auch „Nasmithsche Membran" genannt, einer strukturlosen, verkalkten Cuticula. Der Schmelz selbst wird zusammengesetzt aus Schmelzprismen, die mehrfach gebogen zur Schmelzoberfläche verlaufen, und die im Querschnitt auf der einen Seite von konvexen, auf der entgegengesetzten von konkaven Bogenlinien begrenzt sind; manchmal ist auch der Querschnitt mehr polygonal, und die Schmelzprismen erhalten dann die Form kannelierter Säulen. Eine Kittsubstanz, die größtenteils verkalkt ist, verbindet die Schmelzprismen, doch finden sich auch büschelartig angeordnete Blätter unverkalkter, flüssigkeitsreicher Kittsubstanz, die von der Dentingrenze in den Schmelz hineinziehen. Die eigentümliche Anordnung der Schmelzprismen ruft eine besondere als Schregersche Faserstreifung bezeichnete Erscheinung hervor, außerdem gibt es aber noch eine andere Art von Streifen, die Retziusschen Streifen. Diese gelblich bis braun erscheinenden Streifen laufen einander parallel und finden sich am Seitenteile des Schmelzes, von der Oberfläche schräg nach der Tiefe des Schmelzes verlaufend. Sie sollen durch die schichtenweise Ablagerung des Schmelzes zu erklären sein. v. Ebner leitet ihre Entstehung von einem Stehenbleiben des Schmelzgewebes auf einer embryonalen Entwickelungsstufe ab.

Zu den beiden Hartgebilden Dentin und Schmelz gesellt sich als drittes der Zement, der aus echter Knochensubstanz besteht. Die Bildung des Zementes ist an das Auftreten einer Zahnwurzel geknüpft. Der Schmelz verliert sich am oberen Rande der Zahnwurzel und der von der Wurzelhaut abgeschiedene Zement tritt auf. In dünner Lagerung besteht der Zement fast durchweg aus dicht aneinandergereihten senkrecht zur Oberfläche stehenden, zum Teil oft noch unverkalkten Fibrillenbündeln, während im dickeren Teil des Zements eine oder mehrere, verästelte Knochenzellen umschließende Knochenhöhlen auftreten. Auch hier finden sich Fibrillenbündel Sharpeyscher Fasern. Nur bei älteren Zähnen ist das Auftreten in Haversische Kanäle eingelagerter Blutgefäße die Regel. Zement und Zahnbein sind niemals kontinuierlich miteinander verbunden, sondern nur aneinander gelagert.

Die Wurzelhaut oder das Zahnperiost verbindet die Zahnwurzel mit der umgebenden Knochenwand der Alveole und enthält kräftige Faserbündel, die sowohl in den Knochen der Alveolenwand wie in den Zement eindringen. Nur an der Wurzelspitze hören diese Faserzüge auf, und es findet sich hier ein lockeres zellenreiches Bindegewebe. Am Rande der Alveole geht die Wurzelhaut allmählich in das Zahnfleisch (Gingiva) über, dessen Bindegewebsbündel teils ringförmig, teils radiär um den Zahn verlaufen. Die Oberfläche des Zahnfleisches ist ziemlich glatt, und die von dem Mundhöhlenepithel überdeckten Papillen fehlen der dem Zahn zugewendeten Oberfläche des Zahnfleisches. Die zahlreichen Blutgefäße des Zahnfleisches stehen mit jenen der Wurzelhaut und des Knochens in Verbindung.

3c) Histogenese der Zahngewebe. In der Grundsubstanz der Zahnpulpa zeigt sich schon in früher embryonaler Zeit eine feine Faserung, die von reich verästelten Zellfortsätzen herrührt. An der Oberfläche der Papille bilden die Zellen eine dichter gedrängte Lage und über dieser erscheint eine blasse zellenlose, aber mit zahlreichen Zellfortsätzen versehene Schicht, die als Membrana praeformativa schon lange bekannt ist.

Unter ihr ordnen sich die Odontoblasten epithelartig an. Die Membrana praeformativa wird alsdann dicker und stärker lichtbrechend und zu einer Vorstufe des Zahnbeines, dem Prädentin.

Ueber die fibrilläre Struktur des Zahnbeines, die von v. Ebner zuerst nachgewiesen wurde, herrscht Einigkeit. Doch stehen sich zwei Ansichten hinsichtlich der Genese des Zahnbeines und der Zahnbeinfibrillen gegenüber. Nach der Darstellung v. Ebners sind die Zahnbeinfibrillen eine unabhängig von den Odontoblasten entstandene extrazelluläre Bildung, die aus dem Prädentin entstanden ist, während die Dentinmasse ausschließliches Produkt der Odontoblasten ist. Dagegen bestreitet v. Korff jede direkte Beteiligung der Odontoblasten an der Dentinbildung und läßt das Zahnbein aus fibrillären Fasern hervorgehen, die eine radiäre Anordnung zeigen und mit den einen regellosen Filz bildenden Fibrillen der Pulpagrundsubstanz zusammenhängen. Ihre oberflächlichste Schicht lagert sich tangential und bildet damit die v. Ebnerschen Dentinfibrillen. Nach v. Korff haben also die Odontoblasten mit der Dentinbildung direkt nichts zu tun, sie bilden die Tomesschen Fasern, durch welche das fibrilläre Dentingewebe ernährt wird. Doch kann man immerhin von einer sekundären Beteiligung der Odontoblasten am Aufbau des Dentins reden, indem sie um die von Ebnerschen Dentinfibrillen nachträglich eine maskierende interfibrilläre Kittsubstanz bilden und die Stoffzuleitung bei der Verkalkung bewirken.

Zwischen beiden Ansichten steht die Studnitzkas in der Mitte. Er bestätigt die tatsächlichen Befunde v. Korffs, hält aber eine direkte Abstammung der Dentinfibrillen von den Pulpafibrillen für ausgeschlossen. Vielmehr soll sich die Hauptmasse der ersten Zahnbeinfibrillen durch Verdichtung aus einer von den Odontoblasten gelieferten formlosen Grundsubstanz entwickeln. Im wesentlichen eine Rückkehr zur alten Auffassung von der Entstehung des Dentins ist die Ansicht von Disse. Das Protoplasma des Odontoblasten sondert sich nach ihm in 2 Abschnitte, von denen der äußere, nach dem Schmelzorgan zu gerichtete, hell und hyalin ist und sich später von der Zelle trennt. Durch Verschmelzung dieser hyalinen Abschnitte der Odontoblasten bildet sich das „Prädentin".

Nach A. und E. Lickteig ist die Bildung der Zahnbeingrundsubstanz und des Dentins ein kontinuierlicher Vorgang. Das stärkere Wachstum des ektodermalen Schmelzepithels ruft eine Spannungsdifferenz hervor, indem der Turgor des Schmelzorganes größer ist als der der Zahnpulpa. Es liegt also eine starke Dehnung des Schmelzepithels vor, zu deren Ausgleich rege Zellteilungen erfolgen. Das Schmelzepithel des Umschlagrandes wird dadurch in immer tiefere Partien des Mesoderms hineingedrängt. Die Gestaltung der äußeren Zahnform ist also in erster Linie auf die Tätigkeit des Schmelzorganes zurückzuführen. Bereits v. Brunn hatte festgestellt, daß das Wachstum des Schmelzepithels dem der oberflächlichen Mesodermschichten vorauseilt und nicht nur auf die Orte späterer Schmelzbildung sondern auch auf die Wurzelanlagen übergreift. Es ist also das Schmelzorgan gewissermaßen die Form, der sich die mesodermalen Gewebe von der Kronenspitze bis zum Wurzelende anzupassen haben. Die äußere Form des Zahnes ist also schon fertig, bevor sich Hartsubstanzen gebildet haben. Die Dentinbildung wird eingeleitet in den oberflächlichsten Schichten der mesodermalen Papille, deren Gewebe eine dichte Grundsubstanz mit zerstreuten Zellen ist. Diese bipolaren Zellen haben Ausläufer aufzuweisen, die mit denen benachbarter Zellen zu Bündeln zusammentreten, so daß die Grundsubstanz stark fibrillär wird. In der oberflächlichsten Zone ordnen sich die Zellen und ihre Fortsätze bald regelmäßig an, und setzen sich mit der Oberfläche des Schmelzepithels in Verbindung. Die Zellen werden dadurch mit dem äußersten Ende ihrer Fortsätze fixiert und stellen sich senkrecht zum Schmelzepithel ein. Infolge der durch das stärkere Wachstum des ektodermalen Epithels zwischen Epithel und Mesoderm entstehenden Spannungsdifferenz erfolgt eine Ausdehnung der Oberflächenschicht der Pulpa, und es entsteht eine helle, zellenfreie Grenzschicht, die aus Grundsubstanz, radiär gestellten Zellfortsätzen und Fibrillen besteht. Das ist die erste Stufe zur Dentinbildung, die zuerst in dieser Grenzschicht erfolgt. Es wandelt sich die Grenzschicht in eine ebenfalls radiärfibrilläre Dentinanlage um. Diese Struktur schwindet mit der weiteren Entwickelung des Dentins, das aus einer oberen verkalkten und einer unteren unverkalkten Zone besteht. Die etwas von den Odontoblasten abgehobene Dentinschicht ist außer durch die Odontoblastenfortsätze noch durch zahlreiche Fibrillen und Fasern mit der Papille verbunden. Das Zahnbein steht also schon von Anfang an mit der Grundsubstanz der Pulpa in Verbindung. Infolge der starken Entwickelung der Odontoblasten beschränkt sich später diese Verbindung mehr und mehr auf die schmalen Zwischenräume, welche die Odontoblasten frei lassen. Es kann also die Dentinmasse als Endprodukt des Differenzierungsprozesses der Pulpasubstanz bezeichnet werden. In innigem Zusammenhang

mit der Dentinbildung steht die Entwickelung der Odontoblasten, deren basale Plasmateile sich in eine Substanz umwandeln, die dem vorhandenen Rest der Pulpagrundsubstanz eingelagert wird. Dadurch werden diese Reste und damit auch die in ihnen vorhandenen Fibrillen bald vollkommen maskiert, und die erste kontinuierliche Dentinanlage ist fertig. Die Grundsubstanz mit ihren Fibrillensträngen wird also nicht räumlich verdrängt, sondern in die Grundsubstanz mit einbezogen, die von den Odontoblasten geliefert wird. Es ist danach die Bildung der Dentingrundsubstanz von der ersten Anlage an bis zur Vollendung des Wachstumsprozesses eine Funktion der Odontoblasten.

Die Entwickelung des Schmelzes erfolgt ungefähr gleichzeitig mit der des Dentins. An der inneren Fläche einer jeden Schmelzzelle erscheint eine homogene kutikulare Bildung, die mit denen der benachbarten Zellen verschmilzt, und gleichzeitig sondert sich eine faserige Substanz als Fortsetzung des Protoplasmakörpers jeder Zelle ab, die zu einem Schmelzprisma verkalkt. Zwischen diesen Prismen findet sich ursprünglich noch reichlich, später spärliche unverkalkte Kittsubstanz.

3d) Immerwachsende Zähne. Die große Verschiedenheit des Gebisses bei den einzelnen Säugetiergruppen zwingt zu einer gesonderten Behandlung derselben, doch mag hier vorweggenommen werden, daß bei verschiedenen Gruppen eine besondere Modifikation einzelner Zähne auftritt, indem diese zu immerwachsenden Zähnen werden. Solche immerwachsende Zähne treten bei den verschiedensten Gruppen auf, vereinzelt bei Beutlern, so dem Wombat, ferner bei Gürteltieren, Faultieren und Erdferkeln, als Stoßzähne beim Flußpferd, Schweinen und Elefanten, ferner beim Walroß und beim Narwal, als Nagezähne bei Nagern und beim Fingertier. Schon aus diesem bei so vielen Gruppen erfolgenden Auftreten läßt sich entnehmen, daß diese immerwachsenden Zähne keine primitiven Bildungen sind, sondern unabhängig voneinander entstandene Konvergenzerscheinungen. Sie sind entstanden zu denken durch immer mehr sich verzögernden Abschluß des Wurzelwachstums. Es sind daher auch die sonst vorhandenen Abschnitte des Säugetierzahnes Krone, Hals und Wurzel verschwunden, und der immerwachsende Zahn stellt ein einheitliches Gebilde dar, mit dauernd offen bleibender Pulpa. Entwickelungsgeschichtlich zeigt es sich, daß bei allen immerwachsenden Zähnen das Schmelzorgan in seinem untersten Teile (der sogenannten Hertwigschen Epithelscheide) erhalten bleibt.

3e) Zahnwechsel. Bei den meisten Säugetieren findet sich ein einmaliger Zahnwechsel, und man bezeichnet das als Diphyodontie, im Gegensatz zu der Polyphyodontie der Selachier und der Oligophyodontie vieler Reptilien. Das zuerst auftretende Gebiß, das Milchgebiß, hat vielfach die Merkmale fossiler Vorfahren bewahrt und stellt eine phylogenetisch ältere Zahngeneration mit ursprünglicherem Gepräge dar als das Ersatzgebiß. In der Regel werden nur die Schneidezähne, Eckzähne und die vorderen Backzähne gewechselt. Es lassen sich daher bei den Backzähnen zwei Gruppen unterscheiden, eine im vorderen Kieferabschnitt, die Prämolaren, welche gewechselt werden, und eine im hinteren Kieferabschnitt, erst später durchbrechende, die Molaren, die keinen Zahnwechsel aufzuweisen haben.

Nicht immer aber treten beide Dentitionen auf, es kann vielmehr die eine unterdrückt werden und nur die andere persistieren. So ist z. B. bei fast allen Beutlern die Ersatzzahnserie bis auf den letzten Prämolaren unterdrückt, und das Milchgebiß funktioniert das ganze Leben des Tieres hindurch, ohne ersetzt zu werden. Ebenso ist bei den Zahnwalen die zweite Dentition unterdrückt. Bei anderen Formen kann dagegen das Milchgebiß unterdrückt werden, so erfolgt bei manchen Insektenfressern, Pinnipediern und Chiropteren der Zahnwechsel intrauterin, so daß die Milchzähne überhaupt nicht zur Funktion kommen. Das alles sind Anpassungen an spezielle Lebensbedingungen. Das gleiche gilt für die völlige Unterdrückung des Gebisses, die wir innerhalb verschiedener Säugetiergruppen wahrnehmen können. Hier sind es in erster Linie Ameisen und Termiten fressende Säugetiere, wie Ameisenigel, Ameisenbär und Schuppentier, oder Planktonfresser, wie die Bartenwale, oder sich von Cephalopoden nährende Wale, wie die meisten Schnabelwale, welche das Gebiß verloren haben. Daß wir hier spezialisierte Fälle vor uns haben, die einen Endprozeß darstellen, ergibt sich aus der Entwickelungsgeschichte dieser Formen, die rudimentäre Zahnanlagen aufzuweisen vermag.

In einzelnen Fällen kann eine Vermehrung der Zahnzahl dadurch erfolgen, daß an der nach hinten wachsenden Zahnleiste immer neue Zähne entstehen. Einen Uebergang zu dieser Neubildung von Zähnen am Hinterende der Zahnleiste bildet der horizontale Zahnwechsel, den einige Säugetiere aufzuweisen haben. So haben im Gebiß des Elefanten nicht alle Backenzähne auf einmal Platz und folgen allmählich von hinten her, während der verbrauchte Zahn ausfällt. Doch ist in diesem Falle die Zahl der Backenzähne beschränkt. Eine Weiterbildung dieses

Prozesses zeigen die Lamantine, bei denen sich immer wieder neue Backenzähne am Ende der Zahnleiste anlegen und allmählich nach vorn rücken, während die vordersten ausfallen. In diesem Falle kann die Zahl der Backenzähne in jeder Kieferhälfte allmählich bis auf 30 insgesamt steigen. Da sich auch bei den Tieren mit horizontalem Zahnwechsel die Zähne in Alveolen befinden, muß die jeweilig vordere Alveolenwand resorbiert und hinter der Wurzel des neugebildeten Zahnes neu ergänzt werden (Fig. 9).

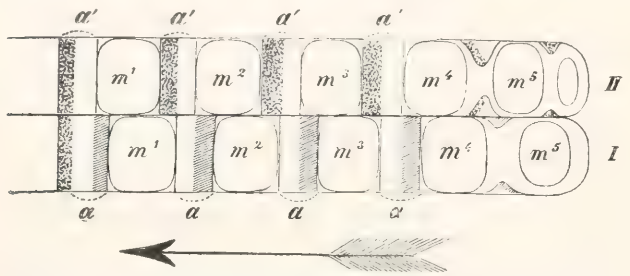


Fig. 9. Schema des horizontalen Zahnwechsels beim Lamantin. Schraffierung bedeutet Resorption, Punktierung Neubildung der Alveolenwände a. m^1—m^5 Molaren. Nach Hartlaub.

Diese Neubildung von Zähnen beruht also auf dem Vermögen der Zahnleiste, am hinteren Ende zu persistieren und produktiv zu bleiben. Ein anderer Fall, in dem es aber nicht zu einem horizontalen Zahnwechsel kommt, findet sich bei Zahnwalen. Die große Zahl der Zähne in einer Kieferhälfte, die bei manchen Delphinen auf mehr als fünfzig steigen kann, wird durch die Anlage neuer Zähne am Hinterende des Kiefers hervorgerufen, doch überschreitet in diesem Falle die Zahl der Zähne immerhin nicht ein gewisses Maß.

3f) Bezahnung der Monotremen. Bei den Monotremen ist das Gebiß rudimentär geworden. Beim Ameisenigel ist es gänzlich geschwunden und nur die Zahnleiste legt sich an, und außerdem findet sich ein zum Zerschneiden der Eischale bestimmter Eizahn; beim Schnabeltier dagegen werden in jedem Kiefer 4 Backzähne angelegt, von denen beim jungen Tier oben 2, unten 3 jederseits durchbrechen. Diese Backzähne sind vielhöckerig und ähneln in ihrer eigenartigen Form den Zähnen alter mesozoischer Säugetiere, der Multituberkulaten (Fig. 10). Mit dem zunehmenden Wachstum des Tieres fallen die Zähne aus, und an ihrer Stelle wachsen Hornplatten, die zum Kauen dienen. Wie Wilson und Hill nachgewiesen haben, finden sich vor der Anlage dieser Backenzähne Reste einer früheren Dentition, aber nicht in Form vielhöckeriger Zähne, sondern die entsprechenden Höcker sind als Einzelzähne angelegt. Wir haben also in der zuerst auftretenden Dentition zahlreiche einhöckerige Einzelzähne, während in der darauf folgenden statt dieser ein paar vielhöckerige Multituberkulatenzähne auftreten. Eine kleine Zahl aus vielen Höckern zusammengesetzter Zähne ersetzt also onto- und phylogenetisch eine große Zahl einhöckeriger Zähne, ein Vorgang, der nur durch die Konkreszenztheorie erklärt werden kann.

3g) Bezahnung der Beuteltiere. Das Gebiß der Beuteltiere ist der verschiedenen Lebensweise entsprechend sehr mannigfach differenziert. Gegenüber dem Gebiß der Monodelphier nimmt das der Beuteltiere schon dadurch eine Sonderstellung ein, daß nur die erste Dentition (das Milchgebiß) persistiert, und daß die zweite Dentition (das Ersatzgebiß) zwar angelegt wird, aber nicht zur Entwickelung kommt, mit Ausnahme des vierten Prämolaren, der gewechselt wird. Dieses Persistieren des Milchgebisses wird erklärt durch die eigenartige Brutpflege im Beutel, insbesondere die Ausbildung eines zeitweiligen Saugmundes, wodurch das Wachstum und der Durchbruch des Milchgebisses stark verzögert wird. Labialwärts von den Anlagen der Milchzähne hat man vielfach rudimentäre, ge-

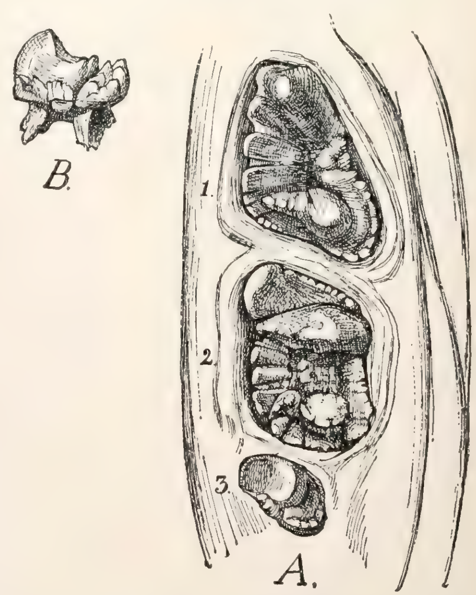


Fig. 10. A hinterer Unterkiefer eines jungen Schnabeltieres. B zweiter Zahn des Oberkiefer von hinten. Aus Weber.

legentlich sogar noch Hartsubstanzen abscheidende Zahnanlagen gefunden, die als Anlagen einer dem Milchgebiß vorausgehenden Dentition anzusehen sind, und man hat diese Dentition als prälakteale bezeichnet. Von einigen Forschern wird die Auffassung vertreten, daß diese prälaktealen Anlagen in Wirklichkeit das rudimentäre Milchgebiß seien, daß also die durchbrechende Zahnreihe der Ersatzdentition zuzurechnen sei. Doch hat diese Anschauung wenig Anklang gefunden. Die Zahl der Zähne ist bei den Beuteltieren im allgemeinen größer als bei den Monodelphiern, vor allem kommen bei ihnen bis zu 5 Schneidezähne jederseits vor, während bei den Monodelphiern die Zahl 3 im allgemeinen nicht überschritten wird. Eine Ausnahme machen nur manche Spitzmäuse. Bei den Beuteltieren wird als ursprüngliche Bezahnung meist folgendes Gebiß angenommen $J\frac{5}{5}\ C\frac{1}{1}\ P\frac{4}{4}\ M\frac{4}{4}$, insgesamt also 56 Zähne, während für die heterodonten Monodelphier die ursprüngliche Zahnformel $J\frac{3}{3}\ C\frac{1}{1}\ P\frac{4}{4}\ M\frac{3}{4}$ lautet, das sind insgesamt 44 Zähne.

Wie im einzelnen die Bezahnung der Beuteltiere beschaffen ist, soll nicht weiter untersucht werden, nur ist darauf hinzuweisen, daß sich infolge der Anpassung an die gleiche oder doch ähnliche Lebensweise weitgehende Konvergenzen in der Gebißform mit jener monodelpher Säugetiergruppen ergeben; so gibt es Beuteltiere mit Insektenfresser-, Nager- und Raubtiergebissen, deren Homologisierung mit denen der entsprechenden Monodelphier indessen unstatthaft ist, da ihre Aehnlichkeit nicht auf Verwandtschaft beruht.

3h) Bezahnung der Monodelphier. In noch höherem Maße als das der Beuteltiere ist das der Monodelphier spezialisiert. Als ursprünglichen Zustand müssen wir ein heterodontes und diphyodontes Gebiß annehmen und Homodontie und Monophyodontie sind stets als sekundäre Erscheinungen zu betrachten. Während bei den Beuteltieren nur eine Form, Tarsipes, ein teilweise rudimentäres Gebiß hat, tritt bei den Monodelphiern eine völlige Reduktion des Gebisses häufiger und in verschiedenen Gruppen auf. Wie bereits erwähnt, kann auch die eine oder die andere Dentition mehr oder minder unterdrückt und dadurch ein monophyodonter Zustand herbeigeführt werden. Wie bei den Beuteltieren, so ist auch innerhalb verschiedener Säugetierordnungen eine prälakteale Dentition in Spuren angetroffen worden, und das freie Zahnleistenende lingualwärts von der Anlage des Ersatzzahnes gewährt die Möglichkeit der Ausbildung einer vierten, einer postpermanenten Dentition. Wie bei den anderen Wirbeltieren, so hat also auch bei den Säugetieren die Zahnleiste das Vermögen, mehrere Dentitionen anzulegen, von den vier, welche in Erscheinung treten können, sind aber die äußerste und die innerste rudimentär, und legen sich nur noch gelegentlich an, und nur die beiden mittleren, das Milchgebiß und das Ersatzgebiß, können zu voller Entfaltung kommen. Die Fähigkeit der Zahnleiste, welche wir bei niederen Wirbeltieren antreffen, ältere und jüngere Zahngenerationen aufeinanderfolgen zu lassen, hat sich also auch auf die Säugetiere vererbt, und diese schließen sich darin den anderen Vertebraten an. Mit einer Reduktion der Zahl der Zahngenerationen ist aber bei den Säugetieren eine größere Spezialisierung der einzelnen Zahnindividuen eingetreten, die sich besonders in der Komplikation der Molaren geltend macht.

4. Die Theorien über die Entstehung komplizierter Zahnformen. Nun erhebt sich die Frage, in welcher Weise die komplizierten Zahnformen entstanden sind. Zwei Theoriengruppen stehen sich gegenüber, die der Differenzierung und die der Konkreszenz, die beide die Lösung der Frage nach der Entstehung der heutigen teilweise sehr komplizierten Zahnformen der Säugetiere erstreben. Davon ist aber gleichzeitig die Frage nach dem Wesen der Dentitionen nicht zu trennen.

4a) Differenzierungstheorien. Der erste, welcher eine eingehende und wohlbegründete Differenzierungstheorie gegeben hat, ist H. Winge (1882). Er weist darauf hin, daß bei niederen Wirbeltieren die einfachen konischen Zähne nur zum Ergreifen und Festhalten der Beute dienen, während bei den Säugetieren ein Zerkauen der Nahrung stattfindet. Bei ersteren wird daher der Unterkiefer nur auf und ab bewegt, durch die Tätigkeit des Musculus temporalis und Musculus pterygoideus, während bei den Säugetieren die Zähne auch etwas von Seite zu Seite bewegt werden können. Der Unterkiefer ist dementsprechend durch ein stärkeres Gelenk fixiert und es hat sich ein Musculus masseter entwickelt. Die Vorderzähne haben nach wie vor vornehmlich die Aufgabe des Ergreifens der Beute, dagegen sind die hinteren Zähne, welche das Kauen zu besorgen haben, stark vergrößert. Da nun beim Kauen obere wie untere Zähne gegeneinander reiben, entwickeln sich an den Berührungspunkten der ursprünglich einfach konischen Zähne kleine Höcker, und zwar einer vor und einer hinter dem ursprünglichen konischen Zahn, und wir erhalten damit einen trikuspiden Zahn. Derartige Zähne, von denen die des Unterkiefers beim Beißen die Innenseiten der entsprechenden Zähne des

Oberkiefers berühren, sind nun wohl geeignet Fleisch zu zerschneiden, aber um zu kauen, bedarf es weiterer Umformungen. Diese kommen zustande, indem sich zwei weitere Höcker ausbilden, und zwar an den Berührungsstellen der entsprechenden Zähne des Ober- und Unterkiefers. Diese neuen Höcker finden sich also an der Innenseite der Oberkieferzähne und an der Außenseite der Unterkieferzähne. Man kann das, wenn man die Höcker des Oberkiefers mit lateinischen, die des Unterkiefers mit arabischen Ziffern bezeichnet, so ausdrücken:

I II III
1 2 3

Daraus entsteht:

I II III
IV V
4 5
1 2 3

Somit ist ein fünfhöckeriger Zustand erreicht, wie wir ihn von den zahlreichen primitiven Säugetieren kennen.

Während nun die hinteren Unterkieferzähne nicht breiter werden, wenn sich auch mitunter neue sekundäre Höcker an ihrem Hinterrande entwickeln können, bekommen die hinteren Oberkieferzähne erst einen, dann noch einen anderen Höcker an ihrer Innenseite mehr, werden also breiter. Dieses siebenhöckerige Stadium kann wieder zu einem vierhöckerigen werden, indem die 3 primären Höcker rudimentär werden können. In den Unterkieferzähnen verschwindet oft der erste der beiden sekundären Höcker, und dadurch entsteht ebenfalls ein vierhöckeriger Zahn, der aber von dem des Oberkiefers dadurch verschieden ist, daß er die Höcker 2, 3, 4 und 5 enthält, während im Oberkieferzahn die Höcker 4, 5, 6, 7 persistieren. Weiterhin können noch andere Differenzierungen, durch die Art der Nahrungsaufnahme bedingt, auftreten, doch kann jeder Backzahn stets auf die primitiven Formen des siebenhöckerigen Oberkieferzahnes wie des fünfhöckerigen Unterkieferzahnes zurückgeführt werden.

Die im Jahre 1884 aufgestellte Theorie von Cope ist der Wingeschen sehr ähnlich. Auch für Cope ist der Ausgangspunkt der einfache konische Zahn der Urform der Säugetiere, an dem kleine Nebenzacken vorn und hinten erscheinen. Aus diesem trikonodonten Zahn entwickelt sich dann der trituberkulare, indem sich die beiden Nebenzacken durch den Kauakt verschieben, und zwar im Oberkiefer nach außen, im Unterkiefer nach innen. Cope sucht die mechanischen Ursachen zu ergründen, welche die Umbildung aus der einfachen Zahnform bewirkt haben, und für die Herausbildung der Backzähne macht er die mannigfachen Bewegungen verantwortlich, welche beim Kaugeschäft auftreten und die von Ryder genauer analysiert worden sind. Im Jahre 1888 erschien die erste Darstellung der Theorie Osborns, die sich auf die Copes stützt und sie erweitert. Die drei Stadien der Entwickelung sind der haplodonte, der durch den protodonten laufende trikonodonte und der trituberkulare Typus. Es tritt dann als nächster Bestandteil der „Talon" hinzu, auf dem an den Unterkieferzähnen 3 neue Höcker entstehen. Aus dieser Zahnform entstehen nun durch weitere Differenzierungen alle die mannigfachen Backzahnformen der verschiedenen Säugetierordnungen (Fig. 11).

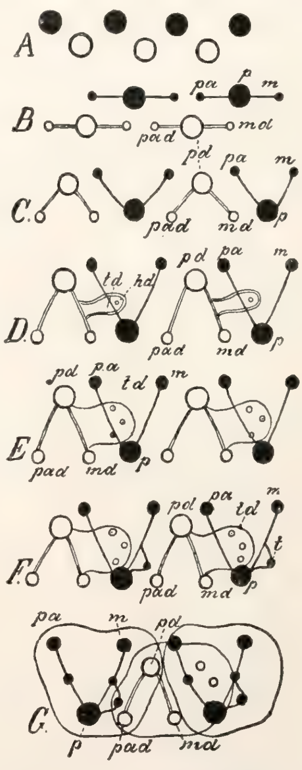


Fig. 11. Entwickelung verschiedener Zahnformen und gegenseitige Lage von oberen und unteren Zähnen. A haplodont, B trikonodont, C trituberkular, D oben trigonodont, unten tuberkulo-sektorial mit Talonid td und Hypokonid hd. E dasselbe, mit Zunahme des Talonids, F dasselbe, oben mit Hypokonus, G sechshöckeriger Zahn. Die Oberkieferzähne schwarz gezeichnet. Nach Osborn.

Eine Modifikation erfuhr diese Theorie durch Scott, der die Bildung der Prämolaren in anderer Weise erklärte und zu der recht komplizierten Benennung der einzelnen Höcker, die Osborn eingeführt hatte, noch

eine neue Nomenklatur für die Höcker der Prämolaren schuf. Gegen diese besonders von Paläontologen fast allgemein angenommene Theorie sind mancherlei Bedenken geltend gemacht worden. Die Entstehung des dreispitzigen aus dem einspitzigen Zahn durch Auswachsen zweier akzessorischer Nebenzacken vorn und hinten an letzterem bleibt durch die Cope-Osbornsche Theorie unerklärt. Auch gibt es bei Säugetieren keine echten haplodonten Zähne, die als primitiv anzusprechen wären, vielmehr sind diese in den Fällen, wo sie vorkommen, erst sekundär aus mehrspitzigen entstanden. Ferner legt sich embryologisch in vielen Fällen nicht der mittlere Höcker — nach der Differenzierungstheorie der ursprünglichste — sondern der vordere Höcker zuerst an. Auch die Umwandlung des trikonodonten in den trituberkularen Zahn erscheint mechanisch nicht begreifbar. Unerklärt bleiben auch die multituberkularen Zahnformen. Schließlich sprechen auch vergleichend anatomische und paläontologische Gründe gegen die Cope-Osbornsche Theorie. Nach M. Tims sollen die neuen Höcker aus einer die Basis des Zahnes umgebenden Schmelzleiste, dem Cingulum entstanden sein. Doch hat diese Ansicht keinen Anklang gefunden.

4b) Konkreszenztheorien. Den verschiedenen Modifikationen der Differenzierungstheorie stehen die unter dem Namen Konkreszenztheorien zusammengefaßten Ansichten gegenüber. Während die Differenzierungstheorie von der paläontologischen Seite aufgestellt und wohl allgemein akzeptiert wurde, fußt die Konkreszenztheorie mehr auf embryologischer Forschung.

Der Gedanke, daß die mehrhöckerigen Zähne der Säugetiere durch Verschmelzung von Einzelzähnen entstanden seien, ist schon alt und von verschiedenen Autoren geäußert worden. Eine wissenschaftliche Begründung wurde ihm aber erst durch entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen zuteil. Dieser als Konkreszenztheorie bezeichneten Auffassung zufolge sind die mehrhöckerigen Zähne der Säugetiere durch Verschmelzung einhöckeriger (haplodonter) Zähne der Säugetiervorfahren entstanden. Diese Verschmelzungen sind in zweierlei Richtung erfolgt, einmal können einspitzige Zahnanlagen nebeneinander verschmelzen, ferner aber auch hintereinander liegende einspitzige Zahnanlagen der gleichen Dentition: „Von den mehrfachen Reihen zeitlich aufeinander folgender Zahnserien, wie wir sie bei den Reptilien angetroffen haben, sind durch teilweise Verschmelzung derselben nur noch zwei übrig geblieben: Milchgebiß und bleibendes Gebiß oder besser erste und zweite Dentition, von denen die letztere sich genau wie bei den Reptilien nach innen von der ersteren anlegt“ (Kükenthal 1891). Dem ist hinzuzufügen, daß außer den beiden funktionierenden Dentitionen der Säugetiere noch Spuren einer vorausgehenden und einer folgenden älteren Vorfahrenbezahnung als prälakteale und postpermanente Dentition vorgefunden sind. Daß tatsächlich bei Säugetieren Verschmelzungen eines Zahnes erster Dentition mit seinem Ersatzzahn vorkommen können, wurde an verschiedenen Objekten nachgewiesen. Aber auch Verschmelzungen hintereinander liegender Einzelzähne der gleichen Dentition sind beobachtet worden. Es steht daher ganz außer Frage, daß in embryonaler Zeit Verschmelzungsprozesse bei Zähnen auftreten können und Kükenthal, Adloff und Bolck haben gezeigt, daß sie sich noch embryologisch im Schmelzorgan von Säugetierzähnen nachweisen lassen. Nach dieser Verschmelzungstheorie läßt sich die erste Entstehung der Backzähne aus dem einhöckerigen haplodonten Typus ungezwungen erklären, während sie nach der Differenzierungstheorie unverständlich bleibt. Insbesondere bietet auch die Entstehung der vielhöckerigen Multituberkulatenzähne der Differenzierungstheorie die größten Schwierigkeiten, während sie nach der Verschmelzungstheorie leicht erklärlich ist. Es ist anzunehmen, daß der Prozeß der Verschmelzung von Einzelzähnen zu dreihöckerigen wie auch zu vielhöckerigen zusammengesetzten Zähnen bereits bei den Säugetiervorfahren eingetreten ist und die mehrhöckerigen Zähne mancher Reptilien mögen ebenfalls bereits durch Verschmelzung entstanden sein. Ferner ist es durchaus nicht nötig anzunehmen, daß die vielhöckerigen 2- und 3reihigen Zähne der alten Multituberkulaten der Ausgangspunkt für die wenighöckerigen Zähne der übrigen Säugetiere gewesen sind, vielmehr können diese ganz unabhängig davon entstanden sein. Die Verschmelzungstheorie in der von mir aufgestellten Form will aber nur die erstmalige Entstehung der mehrhöckerigen Säugetierzähne erklären, während deren zahlreiche Umformungen zweifellos auf Differenzierungen verschiedenster Art zurückzuführen sind. Daher ist es auch nicht angängig, die einzelnen Höcker auf den Backzähnen rezenter Säugetiere ohne weiteres als homolog haplodonten Einzelzähnen ihrer Vorfahren gleichzusetzen, und der Versuch, embryologisch die gesonderte Entstehung aller einzelnen Höcker und ihre spätere Verschmelzung bei Säugetierbackzähnen festzustellen (Röse), mußte daher scheitern. Nur in ganz besonderen Fällen ist es gelungen einzelne Bestandteile eines Backzahnes, die dann verschmelzen, nachzuweisen, und zwar besonders dann, wenn das betreffende Zahngebilde einer gewissen Reduktion anheimgefallen ist. An solchen reduzierten Zähnen

sind z. B. die vorausgehenden prälaktealen Anlagen am deutlichsten zu sehen. Es hat sich nun z. B. bei Sirenen gezeigt, daß im Bereich der Backzahnanlagen die labial davon gelegene prälakteale Zahnanlage mit der zur ersten Dentition gehörigen Hauptzahnanlage des Molaren verschmilzt, ebenso wie auf der lingualen Seite die Zahnleiste (Fig. 12). Es ist daraus der Schluß zu ziehen,

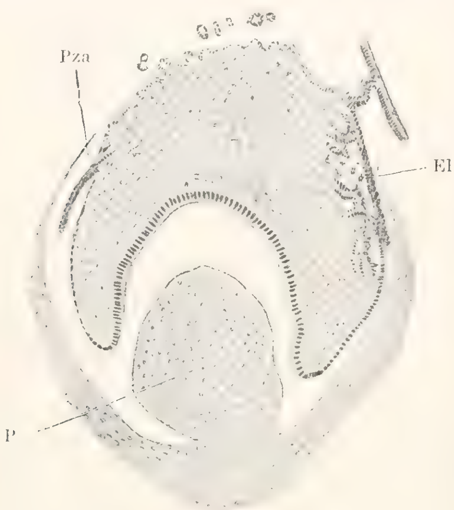


Fig. 12. Frontalschnitt durch den zweiten Backzahn des Unterkiefers eines Lamantinembryos. P Pulpa, Pza Anlage der prälaktealen Zahnleiste, El Ersatzzahnleiste. Nach Kükenthal.

daß die Molaren im wesentlichen der ersten Dentition angehören, daß aber das embryonale Schmelzkeimmaterial der prälaktealen wie der permanenten Dentition damit verschmelzen kann. Eine Bestätigung dieser Befunde verdanken wir Adloff, Bildt u. a. Insbesondere ist der von Wilson und Hill beim Gebiß von Ornithorhynchus geführte Nachweis, daß den funktionierenden vielhöckerigen Backzähnen mehrere Anlagen getrennter Einzelzähne, den einzelnen Hökkern der funktionierenden Zähne entsprechend, vorausgegangen sind, phylogenetisch nur durch die Konkreszenztheorie zu erklären. Danach sind nicht nur die Einzelzähne und deren Ersatzzähne miteinander verschmolzen, sondern auch hintereinander liegende Einzelzähne derselben Dentition. Ganz neuerdings ist eine Modifikation der Konkreszenztheorie von Bolck versucht worden. Bolck führt die Entstehung des Säugetiergebisses auf Konkreszenz zweier Generationen von Reptilienzähnen zurück. Die Komplikation der Säugetierzahnkrone in transversaler Richtung ist also danach die Folge der Verschmelzung zweier Zahngenerationen, wodurch die Vielheit der Zahngenerationen unterdrückt wurde. Diese Reptilienzähne waren aber nach Bolck bereits trikonodont, und ihre Dreihöckerigkeit ist nach ihm nicht auf Konkreszenz, sondern auf Differenzierung zurückzuführen. Es hat also danach keine Verschmelzung in longitudinaler Richtung stattgefunden, sondern nur in transversaler, durch Zusammentreten zweier dreihöckeriger Reptilienzähne. Nach ihm ist also die sechshöckerige Grundform der Ausgangspunkt für den Säugetierzahn. Im Laufe der Weiterentwickelung hat eine Verringerung der Höckerzahl stattgefunden, entweder durch Unterdrückung eines Höckers oder durch Verschmelzung. Diese Hypothese kann die Entstehung der multituberkulaten Zahnform nicht erklären und Bolck nimmt daher an, daß jeder der multituberkulaten Zähne mit drei Längsreihen von Höckern eine Drehung von einem rechten Winkel durchgemacht hat, dann läßt er sich aus einem supponierten trikonodonten Zahne erklären, der mit einer größeren Zahl von gleichfalls dreispitzigen Nachfolgern zu einem einheitlichen Gebilde verschmolz. Irgendwelcher Beweis zugunsten dieser Annahme wird indessen nicht erbracht.

Anschließend an diese Anschauung kommt Bolck dann zu der Auffassung, daß die zwei Dentitionen der Säugetiere nicht den Wert von Zahngenerationen haben, sondern nur in zwei alternierende Reihen auseinandergeschobene Glieder einer einzigen Zahnreihe darstellen. In der Tat findet sich beim Krokodil, bei der Brückenechse und vielleicht auch noch bei einigen anderen Reptilien eine solche zeitliche und örtliche Verschiebung einer Zahnreihe in alternierender Folge. Hier liegt aber die biologische Erklärung auf der Hand, da durch dieses Alternieren der Zahnwechsel so erfolgt, daß stets eine Reihe hintereinander liegender Zähne in Funktion bleibt, so daß es also nicht zu Störungen im Nahrungserwerb kommen kann. Nach Bolcks Hypothese ist daher der Zahnwechsel der Säugetiere etwas durchaus Verschiedenes vom Zahnwechsel der Reptilien und der anderen Wirbeltiere. Unter Ablehnung dieser Theorie ist daran festzuhalten, daß in der Bezahnung der Wirbeltiere Einheitlichkeit herrscht, und daß sich die Säugetiere an die anderen Vertebraten anschließen.

5. **Zusammenfassung.** Die stammesgeschichtliche Entwickelung des Säugetiergebisses können wir uns etwa folgendermaßen vorstellen. Bei den niedersten Vertebraten waren in der Mundschleimhaut zahlreiche Plakoidschuppen vorhanden, wie sie auch die äußere Körperhaut bedeckten. Diese in der Mundhöhle befindlichen Zahngebilde konnten nach Bedarf ersetzt werden. Einzelne Zähne, besonders die den Kiefer-

rändern aufsitzenden, wurden größer, und die Entwickelung ihrer Ersatzzähne wurde mehr in die Tiefe verlegt. Indem die Zähne sich mehr und mehr in bestimmte Reihen ordneten, kam es zur Ausbildung von Dentitionen, gleichzeitig entstandenen Zahngenerationen, die nicht mehr an der Oberfläche der Kieferschleimhaut, sondern an einer eingesenkten Epidermisfalte, der Schmelzleiste, sich entwickeln. Ursprünglich entstanden während des Lebens des Individuums immer neue Dentitionen an der Zahnleiste, von denen die neuerscheinende, stets lingual von der zu ersetzenden lag, dann aber beschränkte sich die Zahl der Generationen mehr und mehr und bei den Säugetieren finden wir im allgemeinen nur noch zwei funktionierende und in Spuren zwei rudimentäre, die prälakteale und die postpermanente. Hand in Hand mit dieser Beschränkung der Zahl der Dentitionen geht eine höhere Differenzierung, veranlaßt durch ausgeprägtere Funktionen der einzelnen Zähne. Es kommt zu Verschmelzungen ursprünglich einspitziger Zähne und zwar sowohl von hintereinander liegenden Zähnen der gleichen Dentition, wie von nebeneinander liegenden Zähnen aufeinander folgender Dentitionen. Durch derartige Verschmelzungen werden besonders im hinteren Teile der Kiefer kompliziertere Zahnbildungen, die Backzähne, geschaffen, aber auch die vor ihnen liegenden Zähne sind nicht als ursprüngliche Einzelzähne aufzufassen, sondern als Verschmelzungsprodukte solcher. Durch die Verkürzung der Kiefer, die hauptsächlich deren hintersten Teil betrifft, wodurch der für die Zähne verfügbare Raum beschränkt wurde, verzögert sich der Durchbruch dieser letzten Backzähne, und der Zeitpunkt, in dem sich erste und zweite Dentition anlegen, rückt immer mehr zusammen, so daß schließlich die Anlage des der ersten Dentition angehörigen Schmelzorganes lingual mit dem Schmelzorganmaterial für den Ersatzzahn, labial mit dem für die prälakteale Anlage verschmilzt, und es entsteht so der echte „Molar", der keinem Zahnwechsel mehr unterworfen ist, da ja das Material für den Ersatzzahn bereits aufgebraucht ist.

Mit der Ausbildung ausgeprägterer Zahnformen geht Hand in Hand eine zunehmende histologische Komplikation. Die außerordentliche Anpassungsfähigkeit der Zähne hat es bewirkt, daß sich zahlreiche weitere Differenzierungen herausgebildet haben. Bei den Multituberkulaten hat sich eine größere Zahl von hintereinanderliegenden Einzelzähnen mit ihren entsprechenden Ersatzzähnen und zum Teil auch einer darauffolgenden dritten Dentition verbunden (Fig. 13). Die einzelnen Höcker eines multituberkulaten Zahnes sind daher im allgemeinen als ursprüngliche Bildungen aufzufassen, ein jeder homolog einem einzelnen haplodonten Zahne, wie die Entwickelung des Gebisses von Ornithorhynchus beweist. Rückbildungen und Verschmelzungen einzelner Höcker sind dabei natürlich nicht ausgeschlossen. Unabhängig davon mögen die komplizierten Zahn-

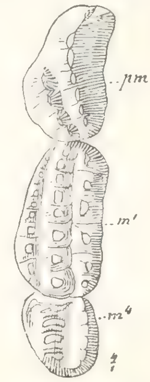


Fig. 13. Backzähne eines mesozoischen Multituberkulaten (Ptilodus). Nach Osborn.

formen der übrigen Säugetiere entstanden sein. In deren Gebisse treten zahlreiche Spezialanpassungen auf. Es kann die eine oder die andere Zahngeneration unterdrückt und das Gebiß ein monophyodontes werden. Es kann aber auch die ursprüngliche Heterodontie des Gebisses schwinden und einer sekundären Homodontie Platz machen. Das Vermögen der Zahnleiste, am hinteren Ende neue Zahnanlagen zu erzeugen, vermag in einzelnen Fällen zu einer sekundären Vermehrung der Zahnzahl zu führen, und zwar sowohl bei homodonten Gebissen (z. B. Zahnwale) als auch bei heterodonten (z. B. Lamantine). Schließlich können auch beide Zahngenerationen unterdrückt werden und die Zähne kommen entweder nur noch zu embryonaler Anlage ohne durchzubrechen (z. B. bei Bartenwalen) oder sie legen sich überhaupt nicht mehr an (Ameisenigel, Ameisenbär, Schuppentier).

So zeigt uns das Gebiß der Säugetiere eine außerordentliche Mannigfaltigkeit der Differenzierung, die geeignet ist, die großen Linien der stammesgeschichtlichen Entwickelung zu verdecken, deren Entzifferung aber zu den lohnendsten Aufgaben der zoologischen Forschung gehört. Ist doch das Gebiß ein für stammesgeschichtliche Forschungen höchst wichtiges Organsystem, besonders schon deshalb, weil uns von den ältesten fossilen Säugetierresten meist nur Zähne erhalten sind.

Literatur. ***P. Adloff,*** *Ueber den gegenwärtigen Stand der vergleichenden Morphologie des Zahnsystems der Säugetiere und des Menschen, in: Ergebnisse der gesamten Zahnheilkunde, 1. Jhrg. 1910.* — ***L. Bolck,*** *Die Ontogenie der Primatenzähne. Jena 1913.* — ***R. Burckhardt,*** *Die*

Entwickelungsgeschichte der Verknöcherungen des Integuments und der Mundhöhle der Wirbeltiere, in: O. Hertwigs Handbuch der Entwickelungslehre der Wirbeltiere. Bd. **2**, *1906.* — **V. v. Ebner,** *Histologie der Zähne mit Einschluß der Histogenese, in: J. Scheffs Handbuch der Zahnheilkunde. 3. Aufl., Wien 1908.* — **W. Kükenthal,** *Ueber den Ursprung und die Entwickelung der Säugetierzähne. Jen. Zeitschr. Naturw. Bd.* **27**, *1892.* — **W. Leche,** *Zur Entwickelungsgeschichte des Zahnsystems der Säugetiere. Bibl. Zoologica 1895.* — **Lickteig A. und E.,** *Beitrag zur Kenntnis der Anlage und der Entwickelung der Zahnbeingrundsubstanz der Säugetiere. Arch. mikr. Anatom. B. 80 1912.* — **H. F. Osborn,** *Trituberculy. Am. Nat. 1897.* — **P. de Terra,** *Vergleichende Anatomie des menschlichen Gebisses und der Zähne der Vertebraten. Jena 1911.* — **M. Weber,** *Die Säugetiere. Jena 1904.* — **J. T. Wilson und J. P. Hill,** *Observations on Tooth-Development in Ornithorhynchus. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 51. 1907.* — **H. Winge,** *Om Pattedyrenes Tandskifte, isaer med Hensyn til Taendernes Former. Mus. Lund. Kopenhagen. 1888—1906.*

W. Kükenthal.

Zeitmessung.

1. Einleitung. Begriff der Zeit. 2. Die Aufsuchung eines Maßes der Zeit, Zeiteinheit, Sterntag, Sonnentag. 3. Wahre Zeit und mittlere Zeit. 4. Zeitbestimmungen. Verwandlung der einzelnen Zeitangaben ineinander. Methoden der Bestimmung der Uhrkorrektion. 5. Durchgangsbeobachtungen und ihre Ausführung im Meridian. Zeitbestimmung im Vertikal des Polarsterns. 6. Gleiche Zenitdistanzmessung in Osten und Westen. 7. Zenitdistanzen in der Nähe des I. Vertikals. 8. Genauigkeit der berechneten Uhrkorrektionen. 9. Mechanische Einrichtungen zur Zeitmessung: Pendel, elastische Federn, Stimmgabeln. 10. Uhren und ihre Einrichtungen, Kompensation der zeitmessenden Teile, Registrierapparate, Chronographen, Stoppuhren. Elektrische Einrichtungen. 11. Zeitdienst. 12. Internationale radiotelegraphische Zeitsignale.

1. Einleitung. Begriff der Zeit. Der Begriff der Zeit ist ein der unmittelbaren Wahrnehmung nicht zugänglicher Parameter aller physikalischen Erscheinungen, sofern sie eine Veränderlichkeit der betrachteten Objekte zum Gegenstand haben.

Entweder kann die Forderung gestellt werden, ein Geschehnis oder den Zustand eines Objektes für einen gegebenen Moment festzustellen oder die Dauer einer Erscheinung und deren Verlauf in ihren Einzelheiten mit Bezug auf eine andere ihrem Verlauf nach bekannte oder jederzeit zum Vergleich wieder herstellbare Erscheinung zu bestimmen.

Ob durch Veränderungen des Zustandes der Materie, mag sie außer uns oder in den Lebensbedingungen des Organismus vorsich gehen, ein absoluter oder relativer Zeitbegriff entstehen kann oder vorhanden ist, läßt sich nicht mit Sicherheit entscheiden, obgleich von manchen Seiten die dauernde Umwandlung der Energie von Arbeit in Wärme und umgekehrt als Grund für die Möglichkeit einer rein subjektiven „Zeit“-wahrnehmung, gewiß zunächst nur rein relativer Natur, angegeben wird.

2. Die Aufsuchung eines Maßes der Zeit. Zeiteinheit, Sterntag, Sonnentag. Von einem Zeitmaß kann nur die Rede sein, wenn man imstande ist, eine Erscheinung aufzufinden, die in periodischer Aufeinanderfolge dieselben sinnlichen Wahrnehmungen zu machen gestattet. Dabei muß diese Erscheinung an möglichst wenige und stets kontrollierbare äußere Bedingungen geknüpft sein.

Die Aufgabe der praktischen Zeitmessung ist es, solche periodische Vorgänge aufzusuchen und sie auf ihre Brauchbarkeit zu prüfen.

Ein allen Anforderungen entsprechender periodischer Vorgang dieser Art ist die Rotation der Erde um ihre Achse. Die Dauer einer solchen Umdrehung ist allerdings keine sich absolut gleichbleibende, sondern nur der Mittelwert aus etwa $18{,}6 \times 366$ Umdrehungen als konstant anzusehen sein würde.

Eine volle Umdrehung der Erde wird zustande gekommen sein, wenn die durch einen bestimmten Punkt der Erde gelegte Meridianebene zu zwei aufeinanderfolgenden Malen denselben Punkt des Himmels passiert und dieses Intervall wegen der aus der 19jährigen Periode folgenden kleinen Korrektion verbessert worden sein würde. Diese ist aber so gering, daß selbst unsere schärfsten astronomischen Messungen sie nicht würden erkennen lassen. Einen festen Punkt im Raume gibt es aber nicht, deshalb muß in der Praxis an dessen Stelle ein Stern oder ein anderweit definierter Punkt gesetzt werden, dessen eigene Bewegungen als bekannt vorausgesetzt werden können. Als solchen Punkt wählt man allgemein den sog. Frühlingsanfangspunkt, d. h. diejenige Stelle des Aequators, in welcher die Ekliptik denselben schneidet bei dem Uebertritt der Sonne von der südlichen zur nördlichen Halbkugel. Durch den Einfluß der Sonne, des Mondes und der anderen Körper unseres Sonnensystems auf die Lage der Rotationsachse der Erde wird aber eine periodische Bewegung dieses Durchschnittspunktes bewirkt, die man je nach der Dauer der einzelnen Elementarwirkungen als Präzession, Nutation und Aberration bezeichnet. Werden an die Dauer eines Zeitintervalles zwischen zwei Durchgängen des Frühlingsanfangs-

punktes die Gesamtwirkungen dieser Veränderungen angebracht, so erhält man einen Zeitabschnitt, den man mit dem Namen des Sterntages bezeichnet und dieser Zeitabschnitt ist nun tatsächlich für alle praktisch zu verwertenden Zeitmessungen als konstant anzusehen. Trotzdem pflegt man diese Zeiteinheit nur in der Astronomie selbst zu verwenden. Im übrigen setzt man an deren Stelle eine andere, die sich auf die scheinbare Bewegung der Sonne bezieht und die allerdings mit dem Sterntag in einfacher Beziehung steht. Da im Laufe eines tropischen Jahres, dessen Dauer für 1900 gleich 366.24221 Sterntagen ist, die Sonne einmal weniger den gleichen Meridian passiert hat, also nur 365.24221 Sonnentage stattgefunden haben, so wird ein Sonnentag $= \frac{366.24221}{365.24221}$ Sterntage sein.

3. Wahre Zeit und mittlere Zeit. Da weiterhin die Bewegung der Erde um die Sonne nicht gleichmäßig vor sich geht, wegen der elliptischen Form der Erdbahn, werden die Zeiten zwischen zwei aufeinanderfolgenden Sonnenkulminationen nicht gleich, sondern im Laufe eines Jahres einen steten Wechsel unterworfen sein. Dieser Umstand verhindert es, daß der wahre Sonnentag sich als Zeiteinheit eignet. Deshalb denkt man sich eine Sonne, die die Eigenschaft besitzt, daß sie mit der wahren Sonne in ganz dem gleichen Zeitraum einmal um die Erde herumzulaufen scheint, aber in völlig gleichförmiger Bewegung und die in den beiden Endpunkten der großen Achse der Erdbahnellipse mit der wahren Sonne zusammentrifft, und weiterhin eine zweite Sonne, die nicht in der Ekliptik ihren Weg zurücklegt, sondern in der Aequatorebene und mit der ersten gedachten Sonne gleichzeitig in den Aequinoktialpunkten zusammentrifft. Diese Sonne nennt man die mittlere Sonne. Sie wird in ganz gleichförmiger Bewegung ihren gedachten Lauf am Himmel ausführen und dann mit der wahren Sonne zu vier bestimmten Zeiten den Meridian eines Erdortes gleichzeitig passieren.

Die Differenz der Durchgangszeiten zwischen der wahren Sonne und der gedachten mittleren Sonne durch den Meridian irgend eines Ortes nennt man die Zeitgleichung. Die Kenntnis derselben vermittelt den Uebergang von der Zeitangabe nach wahrer Sonnenzeit, d. i. der jeweilige Stundenwinkel der Sonne, zu mittlerer Sonnenzeit, d. i. die Angabe unserer Uhren, wenn dieselben nach mittlerer Zeit eingestellt sind. Null Uhr wahre Zeit für einen bestimmten Ort ist es, wenn das Zentrum der wahren Sonne dessen Meridian passiert, Null Uhr mittlere Zeit, wenn die mittlere Sonne diesen Meridian durchschneidet und Null Uhr Sternzeit ist es für diesen Ort, wenn der Frühlingsanfangspunkt kulminiert. Kennt man noch die Angabe für die mittlere Zeit für diesen Moment, so läßt sich damit die Verwandlung einer der drei Zeiten in jede andere leicht vornehmen.

Der Ausdruck für die Zeitgleichung für 1900.0 lautet: $442\overset{s}{.}4 \sin(\odot - 0^{0}59') + 596\overset{s}{.}9 \sin(2\odot + 22^{0}15') + 19\overset{s}{.}1\,(3\odot + 21^{0}17') + 12\overset{s}{.}8 \sin(4\odot + 44^{5}52') + 0\overset{s}{.}9 \sin(5\odot + 44^{0}52')$ wo das Zeichen $\odot$ die „Länge“ der Sonne im gegebenen Moment bedeutet.

In der Praxis der Zeitmessung kommen heute nur die Einheiten des Sterntages und des mittleren Tages zur Verwendung. Die erstere fast ausschließlich in der Astronomie. Für alle physikalischen Messungen und Angaben ist es der mittlere Sonnentag oder dessen Unterabteilungen, welche den Angaben zugrunde gelegt werden.

Der Beginn der „Tage“ wird auf den Moment der Kulmination desjenigen Punktes des Himmels gelegt, auf dem das betreffende Zeitmaß bezogen ist; der Sterntag beginnt für jeden Ort mit dem Durchgang des wegen Präzession, Nutation und Aberration korrigierten Frühlingsanfangspunktes durch den Meridian und der mittlere Tag mit der Kulmination des Zentrums der „mittleren“, oben näher definierten Sonne.

Für jeden gegebenen Moment wird es also so viel Sternzeit sein, als ein Stern Rektaszension besitzt, der in eben diesem Moment durch den Meridian geht und soviel mittlere Zeit als die wahre Sonne Stundenwinkel hat, vermehrt um den für diesen Moment gültigen Betrag der Zeitgleichung, da bei ihrer Kulmination die Sonne aber den Stundenwinkel Null hat, so ist es im Moment des wahren Mittags soviel mittlere Zeit, als die Zeitgleichung zur Zeit der Kulmination der Sonne beträgt.

4. Zeitbestimmungen. Verwandlung der einzelnen Zeitangaben in einander. Methoden der Bestimmung der Uhrkorrektion. Für genaue Zeitbestimmungen, d. h. für die scharfe Feststellung der Korrektion einer Uhrangabe gegen ihren Sollwert eignet sich die Beobachtung der Sonne nicht, da dabei eine Reihe von Fehlerquellen auftreten, die einmal darin ihren Grund haben, daß man nicht das Zentrum der Sonne, sondern nur ihre Ränder beobachten kann und andererseits in der von ihr ausgehenden starken Wärmestrahlung, die die Konstanz der Instrumentenaufstellung beeinflußt. Deshalb verwendet man zur scharfen Bestimmung der Uhrkorrektion nur Beobachtungen von Gestirnen und führt dann die Angaben einer Sternzeituhr, deren Korrektion also direkt bestimmt wird, in solche für mittlere Zeit über. Zu diesem Zwecke gebraucht man für irgendeinen Moment die gleich-

zeitig gültigen Werte der Sternzeit und der mittleren Zeit. Als diesen Moment wählt man den mittleren Mittag einer großen Sternwarte, wie z. B. der von Greenwich, Berlin, Paris, Washington usw. und gibt in den von den betreffenden Ländern herausgegebenen sogenannten astronomischen Jahrbüchern (Ephemeridensammlungen) die Sternzeit für den mittleren Mittag eines jeden Tages an.

Die Berechnung dieser Zahl, die nichts anderes ist als die Rektaszension der mittleren Sonne für den Moment des mittleren Mittags wird ebenso wie alle anderen Angaben der Jahrbücher von besonderen astronomischen Recheninstituten auf Grund der Sonnentafeln von Leverrier oder Newcomb ausgeführt. Hat man z. B. gefunden, daß eine nach Sternzeit regulierte Uhr, wenn sie in Göttingen am 15. Dezember $2^h35^m6^s.5$ zeigt, eine Korrektion von $+ 30^s.46$ besitzt und man will daraus kennen lernen, um wie viel eine nach mittlerer Ortszeit gehende Uhr falsch zeigt, wenn diese im gleichen Moment $9^h1^m0^s.00$ angibt, so wird man nachstehende kleine Rechnung auszuführen haben:

	h	m	s.
Uhrangabe der Sternzeituhr	2	35	6.5
Korrektur der Sternzeituhr		+	30.46
Sternzeit im Moment der Vergleichung	2	35	36.96
Sternzeit im mitteleren Mittag Göttingen Dez. 15.	17	34	2.20 [1])
Seit dem mittleren Mittag verflossenes Sternzeitintervall	9	1	34.76
Verwandlung dieses Sternzeitintervalls in mittlere Zeit	—	1	28.72
Mittlere Zeit zur Zeit der Vergleichung	9	0	6.04
Angabe der mittleren Zeit-Uhr	9	1	0.00
Korrektion der mittleren Zeit-Uhr	—	0	53.96

Die besten Resultate für die Uhrkorrektion liefern die sogenannten Durchgangsbeobachtungen mittels fest aufgestellter, besonders für diesen Zweck gebauter Instrumente. Ein Fernrohr, in dessen Gesichtsfeld ein Fadennetz sich befindet, wird so eingerichtet, daß es um eine zu seiner Absehenslinie senkrecht stehende Achse gedreht werden kann. Ist diese Achse weiterhin so gelagert, daß sie bei der Drehung des Fernrohres genau horizontal und genau von Osten nach Westen gerichtet bleibt, so wird die Absehenslinie bei der Drehung des Fernrohres um diese Achse die Meridianebene des betreffenden Ortes beschreiben.

Wird nun der Moment beobachtet, zu dem nach einer Sternzeituhr ein Gestirn, dessen Ort am Himmel nach seiner Rektaszension bekannt ist den Vertikalfaden

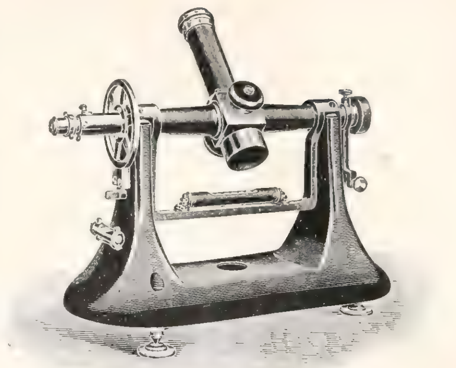


Fig. 1.

passiert, so wird die gefundene Uhrangabe dieser Rektaszension gleich sein müssen, wenn die Korrektion der Uhr Null ist, d. h. wenn sie wirklich genaue Sternzeit angibt. Das ist natürlich nie der Fall; die gefundene Differenz zwischen der Rektaszension des Sternes (α) und der Uhrangabe (U) ist dann gleich der Korrektion (Δu) der Uhr. Also $\alpha - U = \Delta u$.

5. Durchgangsbeobachtungen und ihre Ausführung im Meridian. Zeitbestimmung im Vertikal des Polarsterns. Man wird zu einer solchen Bestimmung von Δu natürlich nicht nur ein Gestirn beobachten, sondern vier bis sechs.

Um die Genauigkeit der Beobachtungen zu erhöhen, spannt man in die Brennebene des Fernrohrs mehrere (9 bis 23) Vertikalfäden aus, an denen die Sterne bei ihrem Durchgang durch das Gesichtsfeld beobachtet werden, je nachdem die Methode der Beobachtung es zweckmäßig erscheinen läßt. Sind die Entfernungen (F) der seitlich vom Mittelfaden angebrachten Fäden, die sich meist ziemlich symetrisch rechts und links davon befinden, von ersterem bekannt, so kann man aus jedem Antritt an einem Seitenfaden den diesem entsprechenden Durchgang durch den Mittelfaden berechnen nach der einfachen Formel $f = F \sec \delta$ [1]), wo f die für die Deklination δ des Sternes geltende Zeit bedeutet, die zwischen dem Durchgang des Sternes durch den Seitenfaden und den Mittelfaden verstrichen ist.

Wird f in Zeitsekunden für jeden Faden berechnet — man entwirft sich einfache Tabellen dazu, die mit F und der Deklination des beobobachteten Gestirns für jeden Faden f ergeben —, so hat man so viele Angaben für den Durchgang durch den Mittelfaden als Fäden beobachtet sind. Das Mittel aus allen ergibt den zu beobachtenden Zeitpunkt natürlich viel schärfer. — In der Wirklichkeit wird aber das Instrument die oben ge-

[1]) Aus dem Pariser Jahrbuch „Connaissance des Temps" entnimmt man für den mittleren Mittag Dec. 15 in Paris als Sternzeit $17^h 34^m 7^s.20$. In der Zeit, welche verstreicht zwischen der Kulmination der Sonne in Göttingen und der in Paris ändert sich die Rektaszenion der Sonne aber um $5^s.00$, also müssen diese in Abzug gebracht werden.

[1]) Für Sterne von hoher Dekl. (über 75°) muß man die strenge Formel $\sin f = \sin F \sec \delta$ benutzen.

stellten Bedingungen sowohl nach Bau als Aufstellung nicht erfüllen. Der Winkel zwischen Absehenslinie und Rotationsachse wird im allgemeinen $90^0 + c$ sein, die letztere wird um einen Betrag i von der horizontalen und um k von der Ost-West-Richtung abweichen. Der Durchgang des Sternes durch den Mittelfaden wird also nicht zugleich dem durch den Meridian entsprechen. Der Einfluß der Instrumental- und Aufstellungsfehler c, i und k läßt sich aber leicht nach den Regeln der sphärischen Astronomie berechnen und wenn man annimmt, daß diese Fehler kleine Größen sind — etwa 4 bis 5 Bogenminuten nicht überschreiten, so erhält man aus der Durchgangszeit durch den Mittelfaden U diejenige durch den Meridian T nach der sog. Mayerschen Formel, die dem Wesen des Durchgangsinstruments am besten entspricht:

für Obere Kulmination

$$T = M + i\,\frac{\cos(\varphi - \delta)}{\cos\delta} + k\,\frac{\sin(\varphi - \delta)}{\cos\delta} \pm c\sec\delta.$$

[illegible] $\alpha - T = \Delta u.$

$$T = M + i\,\frac{\cos(\varphi + \delta)}{\cos\delta} + k\,\frac{\sin(\varphi + \delta)}{\cos\delta} \mp c\sec\delta$$

für Untere Kulmination.

Für bestimmte Zwecke haben Bessel und Hansen dieser Formel etwas andere Gestalt gegeben, die aber hier nicht von Interesse sein kann, da sie nur für ganz bestimmte astronomische Arbeiten benutzt werden. Die scharfe Bestimmung der Werte der Instrumental- und Aufstellungsfehler ist die Hauptarbeit bei der Ausführung einer Zeitbestimmung. Den Wert von c findet man durch Anvisieren eines irdischen Objektes oder eines langsam das Gesichtsfeld durchlaufenden, also dem Pol nahestehenden Sternes in beiden Lagen des Durchgangsinstruments (Umlegen der Fernrohrachse in ihren Lagern), wie das schon durch die Doppelzeichen im Gliede $\sec\delta$ zum Ausdruck kommt. Die Neigung i der Umdrehungsachse wird durch Benutzung einer Libelle oder eines Quecksilberhorizontes gefunden, die Abweichung der Achse von der genauen Ost-Westrichtung kann aber nur durch coelestische Beobachtung ermittelt werden. Das geschieht, indem man die Durchgänge zweier Gestirne beobachtet, für welche der Koeffizient $\frac{\sin(\varphi-\delta)}{\cos\delta}$ möglichst verschiedene Werte besitzt, das ist der Fall für Sterne in der Nähe des Poles und zwischen Aequator und Horizont oder für zwei Sterne in der Nähe des Poles, von denen der eine in oberer und der andere in unterer Kulmination beobachtet wird. Wie aus den Formeln hervorgeht, wird im letzten Fall der Koeffizient von k einmal positiv und einmal negativ ziemlich groß. Für Göttingen (geographische Breite $= 51^0\,31'.8$) und den Polarstern α ursae min. ($\delta = 88^0\,50'.8$) sind z. B. diese Koeffizienten nahe -29.8 bezw. $+31.3$. Dagegen für einen Stern von etwa 20^0 nördlicher Deklination würde dieser Koeffizient nur $+1.0$ betragen. Denkt man sich, um die Bestimmung von k zu erläutern, die Durchgangszeit U zweier Sterne, durch den Mittelfaden wegen der Wirkung von i und c korrigiert, und sei U_{ic} dieser Wert, so hat man nach obigen Formeln:

$$1.\ \text{Stern}\quad \Delta u = \alpha^1 - \left(U_{ic}^1 + \frac{\sin(\varphi - \delta^1)}{\cos\delta^1}\,k\right)$$

$$2.\ \text{Stern}\quad \Delta u = \alpha^2 - \left(U_{ic}^2 + \frac{\sin(\varphi - \delta^2)}{\cos\delta^2}\,k\right).$$

Daraus folgt unmittelbar

$$k = \frac{\alpha^1 - \alpha^2 - (U_{ic}^1 - U_{ic}^2)}{K^1 - K^2}.$$

Wenn die Koeffizienten von k gleich K^1 bezw. K^2 gesetzt werden. Im Falle des Polarsternes und eines südlichen Sternes von -20^0 Deklination wird $K^1 - K^2 = -29.8 - 1.0 = -30.8$ und im Falle der oberen und unteren Kulminationen des Polarsterns $-29.8 - 31.3 = -61.1$. Nun ist es allerdings bei der Anwendung kleinerer Instrumente, auf deren Stabilität man sich nicht für 12 Stunden die zwischen den beiden Kulminationen eines und desselben Sternes verstreichen, verlassen kann, nicht zweckmäßig die beiden Kulminationen eines Sternes zu beobachten; aber man kann dann dasselbe Ziel auch durch zwei verschiedene Sterne, die kurz nacheinander in oberer und unterer Kulminationen sich befinden, mit ähnlicher Genauigkeit erlangen. Ein vollständiges Beispiel einer solchen Zeitbestimmung dürfte hier am Platze sein, da jetzt sehr handliche kleine Durchgangsinstrumente gebaut werden, die auch für jedes physikalische Laboratorium beschaffbar sind und leicht mit der genügenden Sicherheit aufgestellt und benutzt werden können. Vgl. z. B. Figur 1.

Bei der oben näher beschriebenen Methode der Zeitbestimmung ist Bedingung, daß die Beobachtungen in nächster Nähe des Meridians ausgeführt werden. Dies läßt sich besonders auf temporären Stationen oder unter sonst ungünstigeren Verhältnissen, als sie ein festes Observatorium bietet, nicht immer erreichen. Deshalb pflegt man wohl auch das Durchgangsinstrument so aufzustellen, daß man den Polarstern in einem beliebigen Azimut bei seinem Durchgang durch den Mittelfaden beobachtet und dann ebenfalls in gleichem Azimut einen oder mehrere Zeitsterne, in mittleren geographischen Breiten erreicht der Polarstern nur ein Azimut von 2 bis 3^0. Es ist dieses Verfahren für kleinere Instrumente nur auf der nördlichen Halbkugel mit Vorteil anwendbar, da nur hier ein heller Stern dem Pole nahe genug steht, um das Rechnungsverfahren nicht zu unbequem zu gestalten. Aus den Zeitsternen erhält man einen genäherten Wert der Uhrkorrektion und damit einen schon nahezu richtigen Wert des Azimuts des Polarsternes, damit weiterhin einen schärferen Wert der Uhrkorrektion aus dem Zeitstern und in fast allen Fällen schon das richtige Azimut des Vertikalkreises, in dem die Beobachtungen stattfanden. Kennt man dieses, so erhält man leicht den scharfen Betrag des Stundenwinkels für jeden Zeitstern und aus diesem und der Rektaszension des beobachteten Sternes die Sternzeit der Beobachtung, die von der gefundenen Uhr-

Beispiel einer Zeitbestimmung im Meridian (Durchgangsinstrument).

Göttingen 1910 Mai 19.

Instr.-Lage / Stern	Kr. W. / ζ Bootis	Kr. W. / 109 Virg.	Kr. W.[1] / β Urs. min.	Kr. O. / β Urs. min.	Kr. O. / ψ Bootis	Kr. O. / β Coronae
Durchgangszeiten (U) d. d. Mittelfaden	14h 31m 19s.43	36m 10s.24	45m 31s.5	45m 25s.1	55m 2s.01	15h 18m 33s.72
I. i.	— 0.04	— 0.05	— 0.2	+ 0.3	+ 0.07	+ 0.03
C. c.	— 0.92	— 0.89	45 31.3	45 25.4	+ 1.00	+ 1.02
			45 25.4	45 31.3		
U_{ic}	14 31 18.47	36 9.30	5.9	45 28.35	14 55 3.08	15 18 34.77
α	14 36 52.58	41 43.34	c = 5.9 / 2 sec δ	51 2.98	15 0 37.08	24 8.88
$\alpha - U_{ic}$	+ 5 34.11	+ 5 34.04	5.9	+ 5 34.03	+ 5 34.00	+ 5 34.11
— K. k.	+ 0.17	+ 0.21	2 × 3.75	— 0.41	+ 0.12	+ 0.12
Δu	+ 5 34.28	+ 5 34.25	+ 0s.86 (O / W)	(+ 5 34.22)[2]	+ 5 34.12	+ 5 34.23

aus d. Jahrbuch.

[1]) Nach dem Durchgang d. d. Mittelfaden Instr. umgelegt.

[2]) Der Wert von Δu aus dem Polstern dient nur zur Kontrolle der Rechnung.

Δu Mittel = + 5m 34s.22.

$$k = \frac{(\alpha' - U'_{ic}) - \frac{\Sigma (\alpha - U_{ic})}{n}}{K' - \frac{\Sigma}{n}(K)}$$

$34^s.03 - 34^s.06$ (mit Weglassung der gleichen Minuten).
$- 1.47 \quad 0.56$

$$k = \frac{0^s.57}{2.03} = 0^s.28$$

Stern	I.	C.	K.	i. (Neigg. d. Achse)
ζ Bootis	+ 0.81	+ 1.03	+ 0.62	— 0s.05
109 Virg.	+ 0.65	+ 1.00	+ 0.76	— 0.08
βUrs. min. W	+ 3.44	+ 3.75	— 1.47	— 0.06
βUrs. min. O	,,	— 3.75	,,	+ 0.09
ψ Bootis	+ 1.02	+ 1.12	+ 0.44	+ 0.07
β Coronae	+ 1.06	+ 1.15	+ 0.43	+ 0.03

angabe dann wieder um Δu verschieden sein wird.

Es ist hier kaum am Platze die Formeln für dieses Näherungsverfahren anzugeben, da die Rechnung immer etwas umständlich wird, zumal solche Beobachtungen, um den Fehler der Kollinationsachse zu eliminieren in beiden Lagen des Instruments aber dadurch auch in zwei verschiedenen Azimuten angestellt werden müssen, was die Rechnung noch mehr kompliziert. — Man kann dieselbe auch vollkommen direkt führen, wie sich leicht einsehen läßt, denn aus der Beobachtung der Durchgänge zweier Sterne durch denselben Vertikalkreis läßt sich immer das Azimut dieses Vertikales und die Uhr-Korrektion ableiten. Im übrigen muß aber hier auf die Lehrbücher der sphärischen Astronomie und auf die entsprechenden Tafelsammlungen verwiesen werden.

6. Gleiche Zenitdistanzen im Osten und Westen. Viel allgemeiner und ganz besonders leicht anwendbar ist ein zweites Verfahren, die Korrektion einer Uhr zu finden. Es ist das die unter „Astronomischen Ortsbestimmungen" schon kurz erwähnte Methode der korrespondierenden Höhen. Ein Stern erreicht bei gleichen Höhen zu beiden Seiten des Meridians auch gleiche Stundenwinkel. Beobachtet man daher nach einer Uhr, deren Korrektion gefunden werden soll, die Momente der gleichen Höhen, so wird das Mittel aus den beiden Uhrzeiten U_o und U_w ohne weiteres die Uhrangabe für den Meridiandurchgang des Sternes liefern, diese soll gleich der Rektaszension desselben sein, also $\alpha - \frac{U_o + U_w}{2} = \Delta u$.

Dabei ist nur vorausgesetzt, daß die Refraktionswirkung bei der im Osten und Westen ausgeführten Beobachtung denselben Betrag besitzt und daß die Uhr während der Zwischenzeit gleichförmig gegangen ist.

Man wird natürlich eine größere Anzahl solcher Beobachtungen zu beiden Seiten des Meridians kurz hintereinander machen, um die Genauigkeit zu erhöhen. Kann man Sterne benutzen, so läuft die ganze Berechnung der Beobachtungen auf eine einfache Mittelbildung hinaus, denn nur sehr selten wird sich gerade in der Nacht in der Zeit von ca. 3 bis 5 Stunden, die etwa zwischen der Ost- und Westbeobachtung verstreichen, der Zustand der Atmosphäre derart ändern, daß ihr Einfluß auf die Refraktion 1 oder 2 Bogensekunden beträgt. Die Beobachtung am Stern hat aber das Unbequeme, daß sie Vor- und Nachmitternachtsbeobachtung beansprucht. Deshalb wird zu solchen Beobachtungen häufig die Sonne benutzt. Diese ändert aber in der zwischen den Beobachtungen verfließenden Zeit ihre Deklination, wodurch die Bedingung gleicher Stundenwinkel für gleiche Höhen nicht mehr gültig bleibt. Man kann aber eine sehr einfache Korrektionsformel ableiten, die angibt, um welchen Betrag das Mittel aus den Beobachtungszeiten verbessert werden muß, um die Uhrangabe für den wahren Mittag zu erhalten.

Diese Korrektion nennt man die Mittagsverbesserung (eine ähnliche gilt für Mitternacht, wenn eine Nachmittagsbeobachtung mit einer solchen am darauffolgenden Vormittag verbunden werden soll), sie findet ihren Ausdruck in $\Delta t = -\frac{1}{15}\Delta\delta\left(\frac{\operatorname{tg}\varphi}{\sin t} - \frac{\operatorname{tg}\delta}{\operatorname{tg} t}\right)$, wo Δt eben die gesuchte Verbesserung, $\Delta\delta$ die Veränderung der Sonnendeklination in 1^h mittlerer Zeit und t der Stundenwinkel der Sonne zur Zeit der Beobachtung ist. Für die Beträge $\frac{1}{15}\cdot\frac{1}{\sin t}$ und $\frac{1}{15}\cdot\frac{1}{\operatorname{tg} t}$ hat man sehr bequeme Tafeln entworfen, die mit t als Argument den ersten Wert gleich A und den zweiten als B zu entnehmen gestatten. Dann geht der obige Ausdruck über in $\Delta t = -\Delta\delta(A \operatorname{tg}\varphi - B \operatorname{tg}\delta)$.

Würden vormittags und nachmittags aus irgendeinem Grunde die Zenitdistanzen nicht ganz gleich beobachtet worden sein, so kann auch dafür eine kleine Korrektion an den Mittelwert angebracht werden; der Ausdruck dafür lautet:

$$\Delta tz = \frac{-\sin z}{30 \cos\varphi \cos\delta \sin t}\Delta z$$

wo z die Zenitdistanz des Gestirnes und Δz die Verschiedenheit der Zenitdistanzen im Osten und Westen bedeutet. Δz ist positiv, wenn nachmittags die Zenitdistanz um diesen Betrag größer war. In den beiden letzten Formeln brauchen δ, φ und t nur genähert bekannt zu sein und eine 4 stellige Rechnung genügt vollkommen, da die betreffenden Korrektionen stets nur klein sein werden.

Beispiel siehe nächste Seite.

7. Zenitdistanzen in der Nähe des I. Vertikals. Durchgangsbeobachtungen und korrespondierende Zenitdistanzen oder Höhen liefern die genauesten und von allen Fehlern der Kreisteilungen, Biegungen des Fernrohrs usw. freien und in ihrer rechnerischen Auswertung einfachsten Methoden der Bestimmung der Uhrkorrektion. Außerdem aber kann jede Zenitdistanzmessung eines Gestirnes in der Nähe des Ost-West-Vertikals zur Bestimmung des Stundenwinkels t benutzt werden, wenn die geographische Breite φ und die Position des Gestirnes bekannt sind. Aus t und α findet sich dann die Sternzeit $\vartheta = \alpha + t$ und damit wieder die Uhrkorrektion $\Delta u = \vartheta - U$.

Für den Stundenwickel hat man nach den Regeln der sphärischen Astronomie

$$\cos t = \cos z \sec\delta \sec\varphi - \operatorname{tg}\delta \operatorname{tg}\varphi.$$

Diese Formel ist nicht logarithmisch und daher unbequem, wenn nicht mit Gaußschen Logarithmen gerechnet werden

Korrespondierende Sonnenzenitdistanzen.

1913 Febr. 12. Sonne unterer Rand $\odot$.

z	U Osten (Vormittag)	U Westen (Nachm.)	Mittel
° ′	h m s	h m s	h m s
54 0	22 3 25.0	2 24 18.0	0 13 51.5
53 50	4 24.5	23 18.0	51.2
53 40	5 24.0	22 18.5	51.2
53 30	6 24.5	21 18.0	51.2
53 20	7 24.0	20 17.5	50.8
53 10	8 23.0	19 17.0	50.0
53 0	9 22.5	18 18.0	50.2
			0 13 50.87 Unkorr. Uhrzeit des wahren Mittags.

Berechnung d. Mittagsverbesserung:

$$\delta_\odot = -13^\circ 47'.1;\quad \Delta\delta_\odot = +49''.7;\quad t_{(\text{Stundenwinkel})} = \frac{1}{2}\cdot\frac{(4^h 21^m + 4^h 9^m)}{2} = 2^h 8^m.$$

tgφ	0.0999		
log. A	9.4287		
log. $\Delta\delta_\odot$	1.6964		
log. B	9.3571		
tg$\delta_\odot$	9.3897 n		
log.(tgφ. A. $\Delta\delta$)	1.2250	Numr.	16.79 s
log.(tgδ. B. $\Delta\delta$)	5.4432 n		— 2.77
	— Mittagsverl.	=	+ 19.56

h m s	
0 13 50.87	
— 19.56	
0 13 31.31	Uhrzeit des wahren Mittags
14 26.16	Zeitgleichung für Febr. 12
Δu = + 0 54.85	gegen mittlere Zeit.

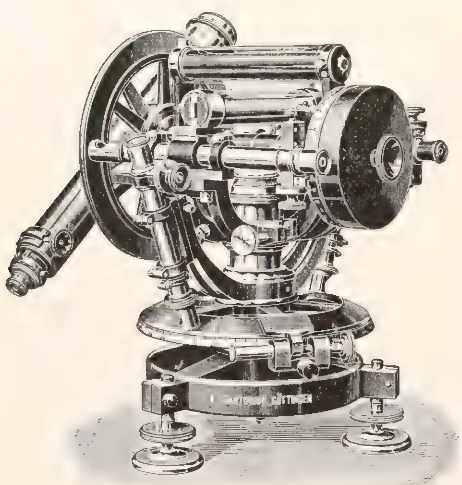


Fig. 2.

kann oder besonders eingerichtete Tafeln zur Entnahme von t mit der numerischen Differenz der beiden Glieder der rechten Seite vorhanden sind. Solche sind neuerdings von der Kgl. Preußischen Landesaufnahme herausgegeben worden.

Außerdem wird der Wert von t, wenn der Stundenwinkel klein ist, aus seinem cosinus nur unsicher gefunden. Allerdings sollen auch solche Messungen, wie oben angedeutet wurde, nicht in der Nähe des Meridians gemacht werden, da für mittlere geographische Breiten dort die Aenderungen der Zenitdistanz zu klein sind, um aus ihnen genaue Werte des Stundenwinkels zu erhalten.

Man verwendet dann die bequeme und für alle Stundenwinkel zweckmäßige Formel;

$$\operatorname{tg}\frac{t}{2} = \sqrt{\frac{\sin(s-\varphi)\sin(s-\delta)}{\cos s\,.\,\cos(s-z)}};$$

wo $2s = \varphi + \delta + z$ zu setzen ist.

(Beispiel siehe nächste Seite.)

8. Genauigkeit der berechneten Uhrkorrektionen. Durch derartige astronomische Beobachtungen wird es jederzeit möglich sein, den Fehler einer nach Sternzeit gehenden Uhr zu bestimmen. Das oben angegebene Verfahren zeigte auch die Ermittelung der Korrektionen von Uhren, die nach mittlerer Zeit gehen. Es wird Sache der technischen Kunst sein, die für einen gegebenen Moment ermittelte richtige Zeit auch auf beliebige Zeiten zu übertragen, d. h. Einrichtungen, also Uhrwerke zu schaffen, aus deren Angaben man im bebeliebigen Moment die richtige Zeit entnehmen kann. Zweitens aber wird für physikalische Messungen sehr häufig nicht die absolute Zeit für einen Moment gefordert, sondern die richtige Angabe für ein verflossenes Intervall. Die letzte Aufgabe ist wesentlich leichter zu erfüllen, namentlich dann, wenn es sich um Intervalle von verhältnismäßig kurzer Dauer handelt.

Beispiel einer Zeitbestimmung aus Zenitdistanzen.

1913 April 26. *α Bootis.*

α = 14h 11m 44.0s; δ = + 19° 37′ 49.5″; φ = 51° 31′ 48.0″ (Göttingen).

	Beobachtung: Uhrzeit U (h m s)	Gemessene Zenitdistanz inkl. Refr. (° ′ ″)
Kr. W.	12 22 47.5	38 48 23.5
	28 25.0	38 11 47.5
	33 57.0	37 36 51.0
Kr. O.	41 37.5	36 50 34.0
	45 44.0	36 26 57.5
	50 33.0	36 0 14.0

Rechnung:

	° ′ ″	° ′ ″	° ′ ″	° ′ ″	° ′ ″	° ′ ″
z	38 48 23.5	38 11 47.5	37 36 51.0	36 50 34.0	36 26 57.5	36 0 14.0
φ	51 31 48.0	51 31 48.0	51 31 48.0	51 31 48.0	51 31 48.0	51 31 48.0
δ	+ 19 37 49.5	14 37 49.5	14 37 49.5	14 37 49.5	14 37 49.5	14 37 49.5
z + φ + δ = 2s	109 58 1.0	109 21 25.0	108 40 28.5	108 0 11.5	107 36 35.0	107 9 51.5
s	54 59 0.5	54 40 42.5	59 23 14 3	54 0 5.8	53 48 17.5	53 34 55.8
auf 1″ abger. s−φ	3 27 12	3 8 54	2 51 26	2 28 18	2 16 30	2 3 8
s−δ	35 21 11	35 2 53	34 45 24	34 22 16	34 10 28	33 57 6
s−z	16 10 37	16 28 55	16 46 23	17 9 32	17 21 20	17 34 42
log. sin(s−φ)	8.77986	8.73976	8.69764	8.63473	8.59871	8.55401
log. sin(s−δ)	9.76239	9.75911	9.75594	9.75170	9.74952	9.74702
log. sec(s−z)	0.01754	0.01823	0.01888	0.01977	0.02023	0.02077
log. sec s.	0.24123	0.23795	0.23486	0.23080	0.22876	0.22646
lg. tg.² $\frac{t}{2}$	8.80102	8.75505	8.70732	8.63700	8.59722	8.54826
lg. tg. $\frac{t}{2}$	9.40051	9.37752	9.35366	9.31850	9.29861	9.27413
t°	28° 13′ 58″	26 49 52	25 26 41	23 31 23	22 29 51	21 17 36
tʰ	1h 52m 55.9s	1 47 19.5	1 41 46.7	1 34 5.5	1 29 59.4	1 25 10.4
Sternzeit ϑ[1]	12 18 48.1	12 24 24.5	12 29 57.3	12 37 38.5	12 41 44.6	12 46 33.6
U	12 22 47.5	28 25.0	33 57.0	40 37.5	45 44.0	50 33.0
Δu	— 3 59.4	— 3 60.5	— 3 59.7	— 3 59.0	— 3 59.4	— 3 59.4

Mittel: Δu = — 3m 59.57s.

[1]) ϑ = α—t, da die Beobachtung im Osten gemacht wurde.

Die Bestimmung einer absoluten Uhrkorrektion kann mit den heute zur Verfügung stehenden Mitteln nach den oben gegebenen Methoden bis auf etwa $\pm 0^s.02$ erhalten werden. Hätte man dementsprechend z. B. an zwei aufeinanderfolgenden Tagen zwei Zeitbestimmungen zu denselben Zeiten gemacht, so würde man das Intervall von 24 Stunden mit einer Genauigkeit von nahe $\pm 0^s.03$ bestimmt haben. Vorausgesetzt, daß die benutzte Uhr ganz gleichmäßig geht, würde der Fehler für 1^h Intervall nur $\pm 0.03:24 = \pm 0^s.00125$ betragen. Sollte z. B. auf diese Weise die Schwingungsdauer eines bestimmten Pendels gemessen werden und man hätte 100 solcher Schwingungen gezählt, während eine Uhr als verflossene Zeit 1^m angibt, so würde, abgesehen von anderen Einflüssen, die Genauigkeit für ein solches Intervall $\pm 0^s.03\ (24 \times 60) = \pm 0^s.000021$ und für eine Schwingung des beobachteten Pendels $\pm 0^s.00000021$ sein. — Das sind Genauigkeiten, die denen anderer physikalischen Messungen, Längenmessungen, Wägungen usw. zum mindesten gleichkommen. Die nicht kontrollierbaren Einflüsse äußerer Art und die durch die Unvollkommenheit unserer Sinne hervorgerufene Verminderung der erlangten Sicherheit sind bei diesen Betrachtungen unberücksichtigt geblieben. Die Bestimmung der Korrektion einer Uhr ist derartig von der Person des Beobachters abhängig, daß Resultate zweier Beobachter am gleichen Instrument und bei gleicher Methode und gleicher Geschicklichkeit sehr wohl um mehr als $0^s.5$ voneinander abweichen können. Die Auffassungsverschiedenheiten der Fadenantritte, der Abgabe der Signale auf den Chronographen oder die Aufnahme der Uhrschläge durch das Gehör bedingen diese Unterschiede. Man hat daher versucht, die Auffassung des Beobachters oder auch ihn selbst ganz aus dem Vorgang bei der Bestimmung einer Uhrkorrektion, d. h. der Zeitangabe, auszuschalten.

Bis zu einem gewissen Grade ist das auch bereits gelungen (Literatur).

Zur Einrichtung von Apparaten, die dazu dienen, die oben näher definierte Zeiteinheit in Unterabteilungen zu teilen, die dann mit ausgeführten Beobachtungen direkt verglichen werden können und die es überhaupt bequemerweise gestatten, einen gegebenen Moment zu fixieren, benutzt man heute ganz allgemein bestimmte periodische Vorgänge, die, wie die oben festgelegte Zeiteinheit selbst, in ihrem Verlauf von möglichst wenigen äußeren Einflüssen abhängig sind und sich demgemäß jederzeit und an jedem Orte leicht herstellen lassen. Die Umdrehung der Erde selbst ist ja ein solcher Vorgang, und ihn hat man auch direkt bei der Erstellung der Sonnenuhren benutzt, die aber natürlich durch die Bedingungen, an die ihre Angaben geknüpft sind, für Zeitmessungen von irgendwelcher Genauigkeit nicht in Betracht kommen können.

Erstens muß die Sonne scheinen, wenn nach dem Prinzip der Verfolgung des Schattens eines „Zeigers" eine Angabe erfolgen soll, zweitens müßten diese „Uhren" in sehr großen Dimensionen ausgeführt werden, wenn man auch nur den Bruchteil einer Minute an ihnen ablesen wollte. — Bei einer Schattenlänge von 1 m würde eine Zeitminute einem Fortrücken der Schattenspitze um 0,0044 m entsprechen.

9. Mechanische Einrichtungen zur Zeitmessung. Pendel, elastische Federn, Stimmgabeln, Uhren und ihre Einrichtungen, Registrierapparate, Chronographen, Stoppuhren. Elektrische Einrichtungen. Die Uhrmacherkunst und die Technik der Physik bedienen sich im wesentlichen nur drei spezieller periodischer Vorgänge zur Zeitmessung, nämlich des Schwerependels, der Schwingungen elastischer Federn und der Tonschwingungen wie sie ebenfalls durch Federn oder Stimmgabeln hervorgebracht werden. Werden andere Einrichtungen benutzt, so dienen sie ganz besonderen Zwecken, wie das bei den rotierenden Spiegeln, den ballistischen Einrichtungen oder bei der Verwendung des freien Falles geschieht, aber schließlich muß die Dauer dieser Perioden wieder mit einer der beiden zuerst genannten in Vergleich gesetzt werden, um ein Zeitintervall zu messen.

Die Dauer einer vollen Schwingung eines einfachen Pendels ist nach den Gesetzen der Mechanik $t = \pi \sqrt{\frac{l}{g}} \left\{1 + \frac{1}{4} \sin^2 \frac{1}{2} \alpha\right\}$,

wenn α die sogenannte Amplitude, l die Entfernung des Schwingungspunktes vom Aufhängepunkt und g die Konstante der Erdbeschleunigung ist. Der Ausdruck ist gültig bis etwa zu 10° bis 20° für α. Für 10° ist der numerische Wert der Klammer gleich 1.00304 für 5° 1.00047 und für 2° 1,0000762.

Für Amplituden von 3° abwärts können größere und kleinere Schwingungen als praktisch gleich angesehen werden. Bei einem physischen Pendel, welches aus einer starren Stange aus trockenem Holze oder besser aus Metall und einer an dieser befestigten schweren Masse, der Pendellinse besteht, würde an die Stelle des Schwerpunktes der Masse des Pendels, der sogenannte Schwingungspunkt, zu treten haben. Der Ort desselben bestimmt sich durch

$$l = \frac{\Sigma(mr^2)}{d.\Sigma(m)},$$

wo $\Sigma(mr^2)$ das Trägheitsmoment des Gesamtpendels mit Bezug auf den Aufhängepunkt und $d\Sigma(m)$ das statische Moment des Pendels ist, wenn d die Entfernung des Schwerpunktes, vom Aufhängepunkt

bedeutet. Mit der Beschränkung auf kleine Bögen und der eben gegebenen Definition von l hat man dann $t = \pi \sqrt{\frac{l}{g}}$.

Für $t = 1^s$, d. h. also gleich dem $24 \times 60 \times 60 = 86400$. Teil des Tages, hat man dann $1 = \pi \sqrt{\frac{l}{g}}$ oder $l = \frac{g}{\pi^2}$ oder $g = \pi^2 l$. Kann also ein schwingendes Pendel mit einer Uhr, die genaue Sekunden zeigt (durch Abmessung sehr vieler Schwingungen), verglichen werden, so ist bei Kenntnis von g die Länge l des einfachen Sekundenpendels und bei der Kenntnis von dessen Länge der Wert von g, der Konstanten der Erdbeschleunigung zu bestimmen. Die Messung der Pendellänge für 1 Sekunde läßt sich tatsächlich mit Hilfe sogenannter Reversionspendel mit absoluter Sicherheit abmessen, indem man diese Länge für ein Pendel bestimmt, das in einem vollen Tage 86400 Schwingungen machen würde. Da dann l und g für gleiche Schwingungsdauer in umgekehrtem Verhältnisse, l zur Dauer der Schwingung aber im quadratischen Verhältnisse stehen müssen, läßt sich g aus der Schwingungsdauer eines beliebigen Pendels ableiten, dessen Länge man kennt. Solche Bestimmungen absoluter Art pflegt man nur für wenige wichtige Punkte eines Landes zu machen, dazwischen schaltet man Bestimmungen durch relative Vergleichung einer oder mehrerer invariablen Pendel durch Vergleichung ihrer jeweiligen Schwingungsdauer mit der an den Fundamentalstationen ein.

Die Schwingungsdauer des gleichen Pendels bleibt aber nur so lange ungeändert, als es sich auf der gleichen geographischen Breite befindet und solange die den Schwingungen Widerstand leistenden Reibungsverhältnisse dieselben bleiben.

Nach Helmert ist der Wert von $g = 9.80632\,m - 0^m.02593 \cos 2\varphi + 0^m.00007 \cos^2 2\varphi$ wozu noch ein Glied tritt, welches die Höhe (h) über der Meeresoberfläche berücksichtigt und welches lautet: $-\frac{2h}{R}\,g$, wo R den Radius des Erdsphäroides für die Breite φ bedeutet. Die Länge des Sekundenpendels findet man ebenfalls nach Helmert: $l = 0^m.993588 - 0^m.002627 \cos 2\varphi + 0^m.000007 \cos^2 2\varphi - \frac{2h}{R}\,l$. Die Konstanten in diesen Ausdrücken gelten demnach für eine geographische Breite $\varphi = 45^0$ und für eine Abplattung des Erdsphäroides von $p = \frac{1}{298,3}$.

Damit ist für jeden Erdort die Gebrauchs-Zeiteinheit sicher definiert, sobald die Längeneinheit des Meters resp. seine Unterabteilungen zur Verfügung stehen.

Die Schwingungen elastischer Metallfedern sind abhängig von ihren Dimensionen. Und zwar ist die Dauer t einer solchen im allgemeinen:

$$t = \pi \sqrt{\frac{SL}{M}}.$$

In diesem Ausdrucke ist der Umstand mit berücksichtigt, daß an dem einen Ende der Spiralfeder die mit ihr schwingende Unruhe in Verbindung steht. Das ändert an der Allgemeinheit des Vorganges nichts, sondern ist nur so aufzufassen, als ob die Masse der schwingenden Feder um das Gewicht des Unruheringes vergrößert sei. In der Gleichung bedeutet S das Trägheitsmoment, L die Länge der Spirale und M deren Elastizitätsmoment. Das letztere wird wieder sein $M = E\frac{\pi r^2}{4} = E\frac{ae^3}{12}$, je nachdem die Spirale einen kreisförmigen Querschnitt vom Radius r oder einen rechteckigen besitzt, für den a die Dicke und e die Höhe des Querschnittes bedeutet.

Die Schwingungen der Spirale werden isochron sein, wenn der Ausdruck unter dem Wurzelzeichen konstant wird, d. h. $\frac{SL}{Er^2}$ sich stets gleichbleibt. Die Dimensionen der Spiralfeder selbst werden sich unter gleichen sonstigen Verhältnissen nicht ändern, auch der Wert von E wird bleiben, aber der Wert von S wird durch Formveränderungen, die bei verschiedenen Amplituden verschieden sind, variieren. Es gibt zwei Wege, die Konstanz von S, d. h. Isochronismus zu erzielen. Einmal durch Veränderung der Länge der Spirale und zweitens durch eine geeignete Form derselben. Das letztere Verfahren ist für genauere Uhren heute allgemein gebräuchlich und findet in der Wahl der sogenannten Endkurven seinen Ausdruck. Eingehende Studien darüber hat der französische Ingenieur Philipps angestellt. Die Kurven, von denen Figur 3 einige Typen zeigt, sind so gewählt, daß bei allen Schwingungen stets der Schwerpunkt des Systems in der Achse bleibt, die Spirale wird bei ihren Schwingungen immer konzentrisch sich selbst oder eine ihr ähnlich bleibende Form behalten, und sie wird dabei keinerlei Seitendruck auf die Führungen der Unruheachse ausüben; ein solches System müßte also, wenn es ganz ideal gebaut werden könnte, ohne jede Zapfenführung in gleicher Lage schwingen.

10. Uhren und ihre Einrichtungen. Die beiden zeitmessenden Einrichtungen, Pendel und schwingende Spiralfeder mit Unruhe,

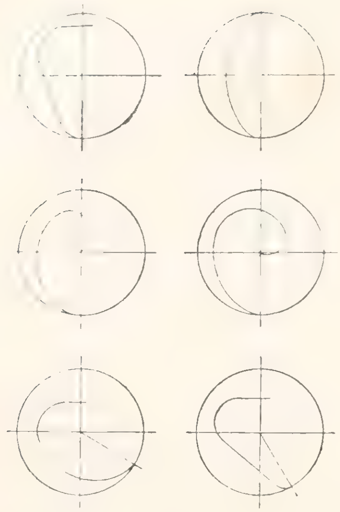


Fig. 3.

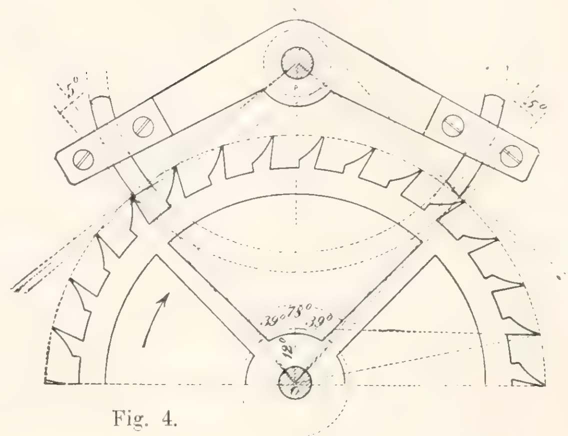


Fig. 4.

werden heute ganz allgemein in unseren Uhren angewendet, die ersteren in feststehenden, die letzteren in den transportablen Uhren, Taschenuhren und sogenannten Chronometern. Rein technische Fragen sind aber zu lösen, wenn es sich um die Verbindung von Pendel und Unruhe mit den übrigen Teilen der Uhren handelt. Diese sind einmal dazu da, um die bei den Schwingungen von Pendel und Unruhe durch Reibung usw. verloren gehende Energie wieder zu ersetzen (ihre wichtigste Aufgabe), und dann, um das Zählen der Einzelschwingungen zu übernehmen, also die Summation zu Minuten und Stunden.

Zu beiden Funktionen dient ein Räderwerk, das durch ein Gewicht (feststehende Uhren) oder durch eine starke Spiralfeder (Zugfeder), die durch Aufwickeln in Spannung versetzt wird, gegeben ist. Die Energie beider Kraftquellen wird im wesentlichen zur Ueberwindung der Reibung bei der Bewegung des Räderwerkes und schließlich durch Vermittelung des letzten Rades, des sogenannten Steigrades, von besonderer Form und ~~des Echappments~~ oder der Hemmung zum kleinen Teil zum Ersatz der verlorenen Energie von Pendel und Unruhe, zum Antrieb verwendet. Die Formen und Einrichtungen der sehr verschieden gebauten Hemmungen können hier füglich nicht eingehender erläutert werden. Sie müssen so beschaffen sein, daß sie bei ihrem Spiele die Schwingungen von Pendel und Unruhe so wenig wie nur irgend möglich beeinflussen und daß sie den Ersatz der Energie immer zu denjenigen Zeiten den Regulatoren übermitteln, wenn diese die größte eigene lebendige Kraft besitzen, also dann, wenn ihre schwingenden Teile durch die Ruhelage hindurchgehen.

In der Praxis kommen heute bei Pendeluhren im wesentlichen nur die sogenannte Graham-Hemmung (Fig. 4), die ziemlich komplizierte, aber in ihrer Wirkung sehr präzise Riefler-Hemmung (Fig. 5) und sogenannte Hemmungen mit konstanter Kraft vor. Die Einrichtungen der letzteren Art sind sehr verschieden, je nachdem die Kraftwirkung durch die Schwere, durch eine stets genau gleichgespannte Feder oder durch Vermittelung elektrischer Kräfte bewirkt wird.

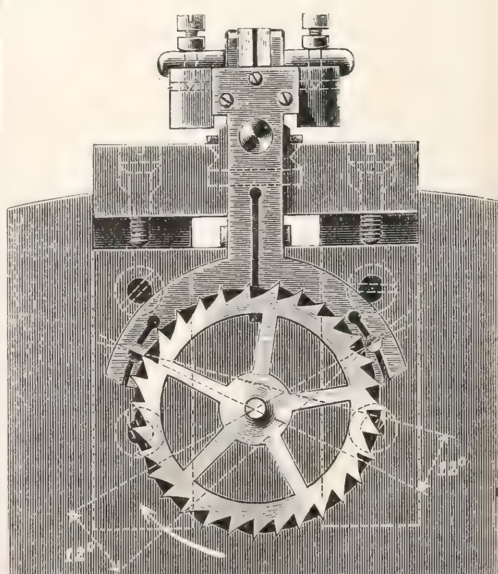


Fig. 5.

Für tragbare Uhren sind es der Zylindergang (Fig. 6), der Ankergang (Fig. 7) und der Chronometergang (Fig. 8) in ihren verschiedenen

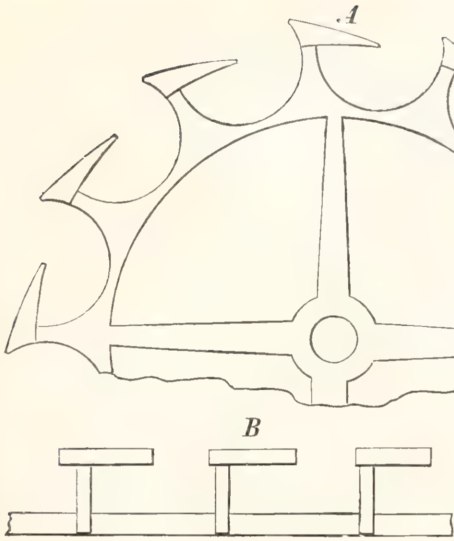


Fig. 6.

Formen. Das Spiel dieser Hemmungen besteht bei allen zuerst in einem Festhalten des letzten Rades (sonst würde ja das Uhrwerk mit immer wachsender Geschwindigkeit ohne weiteres ablaufen). Dieses Festhalten wird durch eine besondere Stellung der Zähne des Steigrades zu dem durch das Pendel oder die Unruhe betätigten Ankers bewirkt. Bei der Schwingung des Regulators aus seiner Amplitude zur Ruhelage wird das Steigrad losgelassen; es springt um einen Zahn weiter, bei dieser Bewegung aber, während der der Regulator durch seine Ruhelage geht, streift der Zahn des Steigrades an der sogenannten Hebefläche des einen Ankerarmes entlang oder schlägt auf einen Zahn oder Ansatz einer mit der Achse des Regulators verbundenen Scheibe oder dgl. und gibt diesem einen kleinen Stoß. Dadurch wird die Schwingung erhalten und ein anderer Zahn des Steigrades fällt danach wieder auf eine Ruhefläche der Hemmungseinrichtung. Das Uhrwerk steht wieder still, bis durch das Zurückgehen der Ruhefläche in der anderen Amplitudenstellung der jetzt ruhende Zahn des Steigrades wieder freigelassen wird und das Spiel der Hemmung in umgekehrter Richtung sich wiederholt.

Wie aus den angegebenen Bedingungen für die Schwingungszeiten hervorgeht, müssen für das Pendel die Entfernung des Schwingungspunktes, dessen Ort oben definiert wurde, vom Aufhängepunkt und für die schwingende Spiralfeder mit Unruhe deren Trägheitsmoment dieselben bleiben, soll die Schwingungsdauer sich unter allen äußeren Verhältnissen nicht ändern. Um das zu erreichen, pflegt man an beiden Regulatoren Einrichtungen, sogenannte Kompensationen anzubringen, die den Einfluß der Temperatur und des Luftdruckes unwirksam machen. Beim Pendel pflegt man das durch seine Konstruktion als Rostpendel oder durch Einführung einer Quecksilbermasse an Stelle

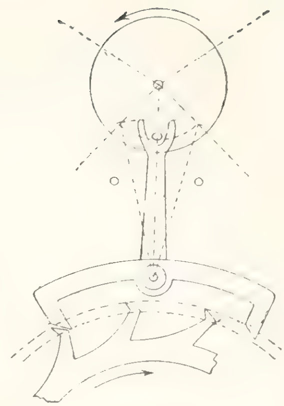


Fig. 7.

der Linse zu erreichen. Außer diesen einfachen Kompensationen gibt es noch eine ganze Reihe von Konstruktionen, die das-

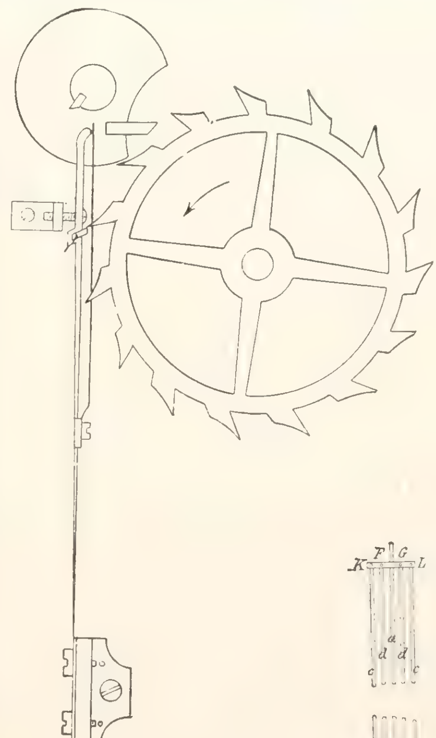


Fig. 8.

selbe bezwecken; sie haben aber alle nur selten Anwendung gefunden.

Die Figur 9 zeigt ein Rostpendel und zwar ein 5teiliges aus Stahl und Zinkstangen zusammengesetztes. Wird Messing statt Zink verwendet, so läßt sich die Kompensation nur als 9teilig kon-

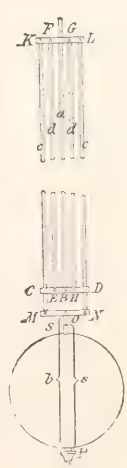


Fig. 9.

struieren. Die Zinkstangen sind nicht so homogen herzustellen als die von Messing; deshalb wählt man fast ausschließlich die 9 teilige Form. Denkt man sich den Schwingungspunkt bei s gelegen und die Stangen a, b und c aus Stahl, die Stangen d aus Zink, so muß für jede Temperatur die Bedingung erfüllt sein:
$(a + b + c - s)\,\alpha - d.\beta = l$ wo α und β die Ausdehnungskoeffizienten für Stahl bezw. Zink und l eine Konstante, die wirksame Pendellänge sind. Daraus folgt:

$$d : (a + b + c - s) = \alpha : \beta.$$

D. h.: es müssen sich die wirksamen Längen der Metallstangen umgekehrt verhalten wie deren Ausdehnungskoeffizienten. Nimmt man nun ein 5 teiliges Pendel und als wirksame Länge der Stahlstangen 1500 mm an und als genäherten Ausdehnungskoeffizienten für Stahl 0,000012, für Zink 0,000029 und für Messing 0,0000188 für 1° C, dann erhält man als nötige Länge der Zink- resp. Messingstangen 620,7 mm resp. 957,4 mm. Nun ist 1500 mm für die Stahlstangen etwas niedrig gegriffen, aber es ist schon ersichtlich, daß man für Messing nicht weiter gehen darf, da die bedingte Länge dieser Stangen schon nahe an die geforderte Pendellänge herankommt. Führt man in der Tat statt 1500 mm die Stahlstangen mit 1700 mm Länge ein, so bekommt man als entsprechende Zahlen für Zink 703,4 mm Länge und für Messing 1058,1 mm. Für Zink also noch eine zulässige, für Messing aber schon eine viel zu große Länge.

Würde man im Falle eines 9 teiligen Pendels die wirksame Länge der Stahlstangen zu etwa 2300 mm annehmen, was ein plausibler Wert ist, so bekommt man für die Messingstangen die wirksame Länge von 1468,1 mm, welche sich nun recht gut auf zwei Stangenpaare verteilen läßt. Die letztere Anordnung ist sogar bei weitem die gebräuchlichste. Da es nicht leicht möglich ist, sofort eine genau richtige Pendellänge zu erhalten, ist es nötig, dieselbe sowohl selbst als auch deren Kompensation korregieren zu können; dem ersten Zwecke dient z. B. die Schraube am unteren Ende der Pendelstange, indem man mittels darauf beweglicher Mutter, welche zur Messung der Bewegung eine Teilung trägt, die Linse heben und senken kann. Es läßt sich leicht durch die Beobachtung feststellen, wieviel eine Hebung oder Senkung der Linse um die Höhe eines Schraubenganges den täglichen Gang verändert, und demgemäß wird sich dann eine Korrektion ausführen lassen. Man kann aber diesen Betrag auch schon ungefähr dadurch ermitteln, daß man die Grundformel für das Pendel nach t und l differentiert, dadurch erhält man

$$dt = \frac{\pi^2}{2g}\,dl$$

und damit die Aenderung des Ganges für 24 Stunden

$$dt_{24} = 86\,400\,\frac{\pi^2}{2g}\,dl.$$

Das geht für ein Mittlerezeitpendel über in $dt_{24} = 43^s.48\,dl$ und für ein Sternzeitpendel in $dt_{24} = 43^s.72\,dl$, d. h. die Hebung oder Senkung des Schwerpunktes der Linse (eigentlich richtiger des Schwingungspunktes des Gesamtpendels) um einen Millimeter wird den täglichen Gang um $43^s.48$ resp. $43^s.72$ beschleunigen oder verlangsamen.

Um die Kompensationsbedingungen selbst ändern zu können trifft man auch wohl Einrichtungen zur Veränderung der wirksamen Längen der Einzelstangen. Solche Eingriffe sind aber bei einem erstklassigen Pendel nach Möglichkeit immer zu vermeiden.

Die Kompensation durch Quecksilber zeigt Figur 10. Die einfache Theorie ergibt dann nach obigem: Pendellänge $l = (a + b)\,\alpha - \frac{1}{2}\,h\varepsilon$ = Konstanz. Wenn a und b die Längen der Stahlstangen, h die Höhe der Quecksilbersäule und α resp. ε die Ausdehnungskoeffizienten des Stahles bezw. des Quecksilbers bedeuten. Damit würde man für h erhalten:

$$h = \frac{2(a+b)\,\alpha}{\varepsilon}$$

oder einfacher, wenn man an Stelle von

$$a + \frac{1}{2}\,h$$

die Pendellänge l selbst setzt

$$h = 2l\,\frac{\alpha}{\varepsilon - \alpha}.$$

Berücksichtigt man auch noch die Ausdehnung (γ) des Glases, so erhält man damit, daß in 24 Stunden durch eine Veränderung der Höhe der Quecksilbersäule, dh eine Gangänderung dt gemäß der Beziehung

$$dt_{24} = \frac{\alpha - \varepsilon + 2\gamma}{0.04600}\,dt, \text{ für mittlere Zeit}$$

$$\text{und } dt_{24} = \frac{\alpha - \varepsilon + 2\gamma}{0.04575}\,dh \text{ für Sternzeit}$$

hervorgebracht wird. Die Höhe der Quecksilbersäule findet man aus folgendem Beispiel:

Für die Pendellänge von 0,994 mm und die folgenden Annahmen $\alpha = 0{,}000012$; $\varepsilon = 0{,}000171$ $\varepsilon' = 0{,}000180$ und $\gamma = 0{,}000009$ erhält man zunächst $h = 1{,}988 \cdot \frac{12}{168} = 0{,}142$ mm und weiterhin

$$dh = \frac{0.04600}{0.000150}\,dt_{24} = 306{,}8\,dt_{24} \text{ für mittl. Zeit,}$$

$$dh = \frac{0.04575}{0.00015}\,dt_{24} = 305.0\,dt_{24} \text{ für Sternzeit.}$$

Würde also aus den Zeitbestimmungen hervorgehen, daß für eine Temperaturänderung von 1° C sich der tägliche Gang der Uhr noch um $+0^s.01$ ändert, so ist für eine mittlere Zeituhr die Quecksilbersäule um dh = 306.8 × 0.01 mm = 3.068 mm zu erhöhen und für $-0^s.01$ um ebensoviel zu erniedrigen. Nun wiegt ein Quecksilberzylinder von 30 mm Radius und 3.068 mm Höhe, wenn 13.596 das spezifische Gewicht des Quecksilbers ist:

$$0.3068 \times 13.596 \times 9 \times 3.1415 = 42.71 \times 2.760 = 117.9 \text{ Gramm,}$$

also ist diese Menge Quecksilber bei der gegebenen Dimension des Zylinders im Falle des **Retardierens** hinzuzufügen und im Falle des **Accelerierens** wegzunehmen.

Die Kompensation der Unruhe in tragbaren Uhren geschieht ebenfalls durch Verwendung zweier Metalle in geeigneter Anordnung, und es muß in diesem Falle nicht nur auf die Aenderung

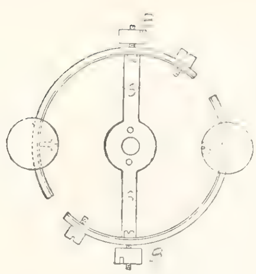


Fig. 11.

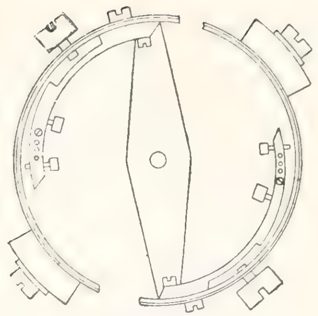


Fig. 12.

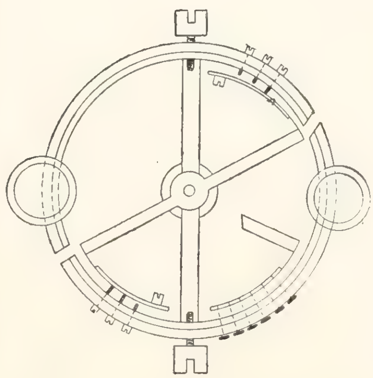


Fig. 13.

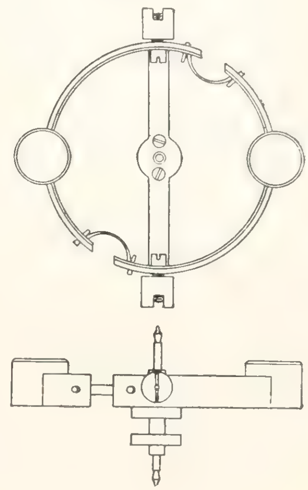


Fig. 14.

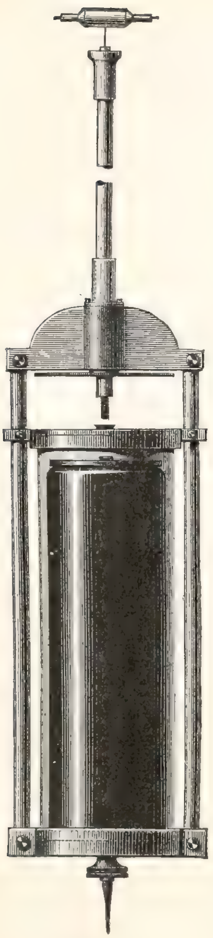


Fig. 10.

der Dimensionen des Ringes, sondern ganz besonders auf die Aenderung der Werte von E durch die Temperatur Rücksicht genommen werden. Versuche haben gezeigt, daß für einen Chronometer bei einer Temperaturänderung von 1° C eine tägliche Gangänderung von etwa 11^s eintritt bei gewöhnlicher unkompensierter Unruhe von Messing; aber diese 11^s setzen sich zusammen aus $1-2^s$ resultierend aus Dimensionsänderungen und aus $9-10^s$ resultierend aus Aenderungen des Elastizitätskoeffizienten der Spiralfeder. Die Folge davon ist, daß man eine vollständige Kompensation über einen großen Temperaturbereich durch einfache Zusammensetzung der Unruhe aus zwei Metallen nicht erreichen kann. Man muß deshalb seine Zuflucht zu sog. Hilfskompensationen nehmen, die entweder eine Hemmung oder eine Beförderung der eigentlichen Kompensationswirkung bedingen. Die Einrichtung, die man getroffen hat, zeigt Figur 11. Der Ring besteht aus zwei durch Zusammengießen hergestellten Einzelringen, der äußere aus Messing, der innere aus Stahl. Der Ring ist an zwei Stellen durchschnitten und die beiden Bögen sind durch den sogenannten Steg s mit der Achse verbunden. Um das Trägheitsmoment zu vergrößern, welches bei guten Uhren an und für sich möglichst groß gewählt wird, sind in der Fortsetzung des Steges Schrauben angebracht, auf denen verstellbar die Gewichte BB sitzen. Durch deren Verschiebung läßt sich das Trägheitsmoment und damit die Schwingungsdauer, also der Gang der Uhr, ändern. Auf den langen Enden der Doppelmetallbögen sitzen schwere Gewichte, um die kompensierende Wirkung der Massenverschiebung zu erhöhen, denn bei Zunahme der Temperatur werden diese Massen dem Zentrum genähert, also damit die sonst entstehende Vergrößerung der Dimensionen der Unruhe in ihrer Wirkung auf das Trägheitsmoment aufgehoben, bei Abnahme der Temperatur erfolgt die umgekehrte Wirkung. Der Betrag dieser Verschiebungen muß im Verhältnis zur Schwere der Unruhe genau abgeglichen werden können. Das pflegt man durch Hinzufügen von kleinen Schrauben in den Ring der Unruhe zu bewirken, die nach Ort und Masse genau ausprobiert werden müssen. Aber trotzdem würde durch all diese Einrichtungen noch kein voller Ausgleich der Schwingungszeiten für einen großen Temperaturbereich, etwa zwischen —10° und +35°, erhalten werden können. Um diese Gleichmäßigkeit doch so viel als möglich zu erzielen, bringt man die oben erwähnten Hilfskompensationen an,

wie solche die Figuren 12 und 13 zeigen, die in ihrer Wirkungsweise ohne weiteres verständlich sein werden. Solche Zusatzeinrichtungen gibt es sehr viele, am besten hat sich in neuerer Zeit die in Figur 14 dargestellte sogenannte Zügelkompensation bewährt, da sie fast ganz kontinuierlich wirkt und sehr einfach ausführbar ist.

Die Anbringung solcher Hilfskompensationen ist zwar für die Benutzung der Uhr sehr bequem, besonders für den Seemann, der nicht gern rechnet, aber sie bedingt immer eine Komplikation der Konstruktion in der Uhr, und das sollte für ganz erstklassige astronomische Uhren vermieden werden. Eine einfach kompensierte Uhr folgt viel besser den theoretischen Bedingungen, und eine Gangformel, wie man solche aufzustellen pflegt, wird viel zuverlässiger das jeweilige Verhalten der Uhr darstellen.

Nicht allein die Veränderungen der Temperatur wirken auf die Schwingungsdauer von Pendel und Unruhe, sondern auch die Variation des Luftdruckes durch Veränderung der Reibungswiderstände. Auch dafür hat man entweder durch Anfügen einer Manometerröhre (Krüger) oder durch Anbringung von Aneroiddosen Kompensationseinrichtungen getroffen, die durch Bewegung kleiner Gewichte die wirksame Pendellänge den Reibungswiderständen anpassen sollen. Es lassen sich dafür aber nur sehr unsichere mathematische Ausdrücke angeben, da die Reibungswirkung zu sehr von der Form des Pendels, von dessen Oberflächenbeschaffenheit usw. abhängt. Stellt man die nach Villarceaus Untersuchungen gewählten Gangformeln für Pendeluhr oder Chronometer auf, so erhalten diese in ihren wesentlichen Gliedern die Form: $g = g_0 + \alpha(t^0 - t^0_0) + \beta(t^0 - t^0_0)^2 + \gamma(B - B_0) + \delta(t^0 - t^0_0)(T - T_0) + \varepsilon(h - h_0) + \zeta(T - T_0)$.

Darin bedeuten α, β, γ, δ, ε, ζ Koeffizienten, die jeder Uhr eigentümlich sind und die durch Beobachtung derselben unter den verschiedensten Bedingungen bestimmt werden müssen; t^0 bedeutet die Temperatur, B den Luftdruck, h die relative Feuchtigkeit und $T - T_0$ die seit einer bestimmten Epoche T_0 verstrichene Zeit in Tagen, t^0_0, B_0 und h_0 sind die dem Gange g_0 entsprechenden Initialwerte. Als Beispiel führe ich hier zwei Gangformeln an, von denen die erstere einer sehr guten Pendeluhr von Theodor Knoblich, die zweite einem Chronometer von W. Bröcking zugehört:

a) Pendeluhr:

$$g^s = +0^s.082 - 0.00254(t^0 - 10^0) - 0.01135(B - 760), + 0.000717\ (T - 1876\ \text{Nov.}\ 0),$$

b) Chronometer:

$$g = +0^s 6096 + 0.20757\ (t^0 - 15^0) + 0.02350\ (h\ 55\%) - 0.00016\ (h - 55\%)^2 + 0.16159\ (T - 1887\ \text{Mz.}\ 31) + 0.00747\ (T - 1887\ \text{Mz.}\ 31)(h - 55\%).$$

Der Koeffizient des Luftdruckgliedes kann auch positiv werden. Die Koeffizienten in der Gangformel für den Chronometer sind zum Teil von sehr geringem Betrag; die Realität des betreffenden Gliedes steht also nicht ganz außer Frage.

Für jede Uhr, die bei sehr genauen Zeitmessungen benutzt wird und die nicht täglich oder in ganz kurzen Intervallen mit dem Himmel verglichen werden kann, für die also nicht in kurzen Zwischenräumen sichere Δu bestimmt werden können, sollte durch eine eingehende Untersuchung eine dem obigen Beispiele entsprechende Gangformel abgeleitet werden.

Viele Sternwarten, vor allem aber die Deutsche Seewarte, die betreffenden Institute in Kiew, Washington, Leiden usw. haben besonders eingerichtete Observatorien zur Untersuchung der Uhren. Auch dem Physiker ist für seine Zwecke dringend zu raten, nie eine Uhr zu kaufen, die eine solche Untersuchung nicht durchgemacht hat und kein Attest darüber besitzt.

Im vorstehenden sind die Apparate für Zeitmessung, die wir als Uhren bezeichnen, in ihren Haupteinrichtungen behandelt worden. Eine erschöpfende Darstellung der Einzelheiten konnte allerdings hier nicht gegeben werden, es muß dieserhalb auf die unten beigebrachte Spezialliteratur verwiesen werden.

Für die genaue Messung sehr kleiner Zeiträume würde man Schwingungen sehr kurzer Pendel oder sehr leichter Unruhen bedürfen; da stellen sich aber technische Hindernisse in den Weg, wenn anders man auf diese Weise auf Zeitintervalle herabkommen könnte, die nur etwa den hundertsten oder tausendsten Teil einer Sekunde betragen. Man greift daher zu anderen Einrichtungen, z. B. zu den Schwingungen von Stimmgabeln, die auf bestimmte gut definierte Töne, d. h. auf genaue Anzahl von Schwingungen in der Sekunde abgeglichen sind. Man hat dadurch ein Schwingungsbereich von etwa $^1/_{20}$—$^1/_{6000}$ Sekunde zur Verfügung und die Dauer dieser Schwingungen bleibt sich vollkommen gleich, nur ihre Amplituden nehmen aus gleichen Gründen, wie die der Pendelschwingungen usw. ab, wenn nicht ein neuer Antrieb erfolgt.

Die Bestimmung der Schwingungszahl wird entweder durch Vergleich mit dem Ton einer Sirene, der Saite eines Monochords oder auch durch direkte Aufzeichnung derselben auf einem sogenannten Chronographen bestimmt. Im ersteren Fall geben die Umdrehungszahl der Sirene oder die Dimensionen und die Spannung der schwingenden Saite die Möglichkeit der Bestimmung der Schwingungsdauer, im zweiten Falle vergleicht man die Anzahl der Schwingungen direkt mit einer Sekundenuhr, die ebenfalls

auf dem Chronographen die nötigen Aufzeichnungen macht.

Unter Chronographen versteht man jede Einrichtung, die auf mechanischem oder elektrischem Weg die Aufzeichnung von Vorgängen irgendwelcher Art nach Zeit und unter Umständen auch nach innerem Verlauf ermöglicht, so daß an dem so hergestellten „Bilde“ des Vorganges späterhin Messungen vorgenommen werden können. Im Speziellen sind es meist Apparate, bei denen ein Streifen Papier oder ein mit Papier bespannter Zylinder oder eine Scheibe durch ein Uhrwerk in gleichmäßige fortlaufende oder rotierende Bewegung versetzt wird. Die Gleichmäßigkeit der Bewegung wird durch ein Räderwerk bewirkt, dessen Umdrehungen in der Weise einer Uhr durch ein Pendel (häufig konisches Pendel) durch eine schwingende Feder (Hipp) oder auch wohl durch einen Zentrifugalregulator einander gleich erhalten werden

Auf dem Streifen oder dem Zylinder macht dann das zeitmessende Instrument, die Uhr, die Stimmgabel oder eine ähnliche Einrichtung, entweder vermittels eines Schreibstiftes, einer Nadelspitze oder auch auf optischem, elektrischem oder photographischem Wege ein System aequidistanter Marken, deren Entfernung untereinander abhängt von der Dauer einer Schwingung des zeitmessenden Apparates und von der Geschwindigkeit der Bewegung des Streifens oder der Rotation des Zylinders. Die Messung der Dauer eines unter Beobachtung stehenden Phänomens geschieht nun dadurch, daß man es so einrichtet, daß entweder durch die Erscheinung selbst ebenfalls nach einer der oben aufgezählten Arten Marken auf den Streifen oder Zylinder gemacht werden, oder daß der Beobachter durch Vermittelung seiner Sinne, des Auges, des Ohres oder des Gefühles zu den von ihm wahrgenommenen, der Beobachtung zu unterziehenden Momenten Marken veranlaßt. Diese Marken werden dann fast stets durch eine lineare Ausmessung mit den Marken, die der zeitmessende Apparat gemacht hat, in einfache Beziehung gesetzt werden können. Von ausschlaggebender Bedeutung ist bei allen diesen Apparaten die Geschwindigkeit ihrer Bewegung und der gleichförmige Verlauf derselben. Die erstere bedingt den Maßstab der Aufzeichnung und damit einen Teil der möglichen Genauigkeit, die zweite entscheidet darüber, wie häufig ein Zeitsignal auf der Schreibfläche erzeugt werden muß. Würde die Gleichförmigkeit der Bewegung ideal sein, so wäre es nur nötig, etwa zu Anfang und zu Ende des beobachteten Vorganges ein Zeitsignal zu geben, im übrigen würden die Beobachtungsmarken proportional der Länge des abgelaufenen Streifens usw. einzuschalten sein. Eine solche Gleichförmigkeit der Rotation der den Chronographen treibenden Räderwerke mit Feder oder Gewichtsantrieb kann aber fast nie oder sollte wenigstens nie vorausgesetzt werden. Deshalb ist es nötig, die Zeitmarken in zweckmäßig gewählten, kurzen Intervallen, jede Sekunde oder bei großen Geschwindigkeiten durch Stimmgabel jede $^1/_{10}$ oder $^1/_{100}$ Sekunde

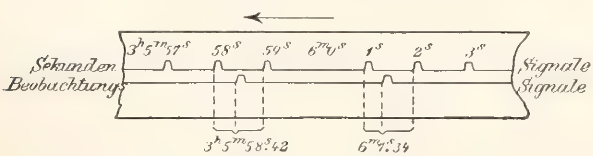
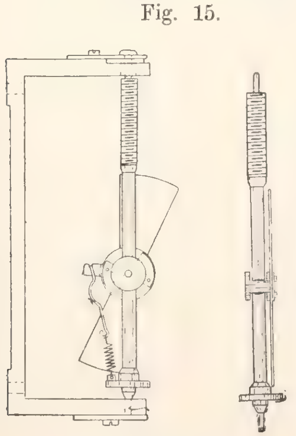
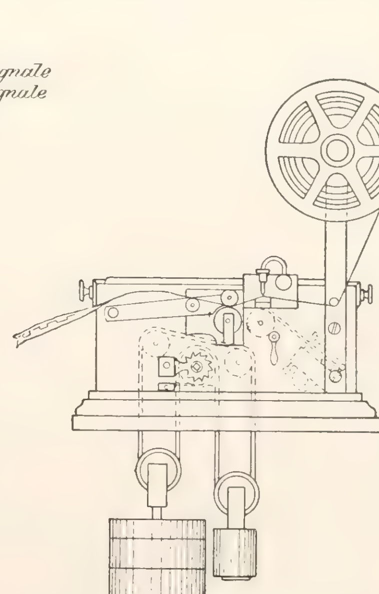


Fig. 15.


Fig. 17.


Fig. 16.

zu geben. Dann wird für die scharfe Einmessung der Beobachtungsmarken nur verlangt zu werden brauchen, daß die Gleichförmigkeit der Fortbewegung der Schreibefläche für die kurze Dauer zwischen zwei Zeitmarken gewahrt bleibt. Figur 15 läßt diese Zwischenschaltung der Zeitmarken erkennen. — Diesen Gesichtspunkt darf man bei dem Bau und der Verwendungsweise eines Chronographen nie außer acht lassen.

Bei astronomischen Beobachtungen und Uebertragung der am Fernrohr wahrgenommenen Fadenantritte mittels Handtaster oder durch automatische Kontakte der Bewegungsschraube eines, auf den das Gesichtsfeld durchlaufenden Sternes gehaltenen, Fadens pflegt man in Deutschland meist Streifenapparate (Fig. 16), in England, Amerika aber meist Zylinderapparate zu verwenden. Als Regulator dient häufig ein **Foucault**scher Flügel (Fig. 17), als Geber der Zeitmarke eine Pendeluhr oder seltener ein Chronometer. Bei physikalischen und physiologischen Beobachtungen, bei denen es sich häufig um die Messung sehr kleiner Zeitabschnitte handelt, hat man fast ausschließlich Zylinderapparate in Verwendung. Die Zeitmarken erfolgen durch Zeichen des Zeitmessers auf der berußten Schreibfläche durch sehr feine Federn, Stifte oder dgl. die mit außerordentlich geringer Reibung die Marken in den Ueberzug der Schreibfläche eintragen.

Ist auch diese Uebertragungsform wegen zu geringer Kraftäußerung, die dem zu beobachtenden Vorgange innewohnt, nicht angängig, dann muß man zur photographischen oder zur optischen Aufzeichnung seine Zuflucht nehmen, die allerdings ganz ohne Kraftaufwand für den aufzuzeichnenden Vorgang abgeht, die aber wegen der photographischen Behandlung und der nicht sofort sichtbaren Gestalt der Aufzeichnung wieder manche Unbequemlichkeit besitzt. Aufzeichnungsmethoden solcher Art pflegt man z. B. bei magnetischen, meteorologischen oder seismischen Vorgängen zu benutzen.

Als Chronographen pflegt man auch häufig Taschenuhren zu bezeichnen, die so eingerichtet sind, daß ein Zeiger, der einen ganzen Umlauf gleich wie der gewöhnliche Sekundenzeiger in einer Minute ausführt, mit dem Uhrwerk durch einen Druck auf einen Knopf verkoppelt und wieder ausgelöst werden kann. Drückt man also im Moment des Beginnes eines Vorganges, dessen Dauer beobachtet werden soll, auf den Knopf, so setzt sich der Zeiger in Bewegung; ist der Vorgang beendet, so wird durch nochmaligen Druck der Zeiger zum Stillstand gebracht, die inzwischen verstrichenen Sekunden und ihre Bruchteile, meist in $^1/_5$ Sekunde gegeben, ließt man dann am Zifferblatt ab, auch die inzwischen verstrichenen ganzen Minuten zeigt ein zweiter Zeiger an.

Zur Bequemlichkeit des Beobachters ist die Einrichtung des Werkes meist so getroffen, daß bei einem dritten Druck die Zeiger wieder auf ihre Nullstellung zurückspringen. Dadurch beginnt jede neue Zählung wieder mit Null; eine Subtraktion der Anfangsstellung fällt dann weg. Gerade diese Einrichtung, die durch ein eigentümlich herzförmig gestaltetes Zwischenstück vermittelt wird, gibt häufig zu Fehlerquellen Veranlassung, wenn die Konstruktion nicht sehr gut ausgeführt und die Federn, welche die Zurückführung der Zeiger veranlassen, nicht kräftig genug gehalten sind. Die ganze Einrichtung kann in einem uhrenähnlichen Werke für sich gebaut oder auch mit einem vollständigen guten Uhrwerk zugleich montiert sein. Im ersten Fall bezeichnet man solche Werke wohl auch als „Stoppuhren". Diese Art Chronographen werden bei magnetischen Beobachtungen zur Angabe der Dauer von 100 oder mehr Schwingungen des Magneten (Intensitätsbestimmungen) zur Zwischenhaltung kurzer Zeitintervalle zwischen die Angaben einer großen Uhr u. dgl. benutzt, auch bei der Ausübung des Sports finden sie vielfach Verwendung. Für scharfe Beobachtung sind sie im allgemeinen nicht sehr geeignet, und der Beobachter sollte sich am besten nicht sehr an ihre Anwendung gewöhnen, sondern die von ihm aufgefaßten Momente besser sofort mit den Schlägen der Vergleichsuhr in Beziehung zu setzen versuchen. Einmal ist dieses durch einige Uebung leicht zu erlernen und dann wird ein Beobachter, der sich an eine Stoppuhr gewöhnt hat, hilflos sein, wenn ihm eine solche fehlt.

Ist die elektrische Registrierung der Beobachtungsvorgänge möglich, dann ist diese der Benutzung einer Stoppuhr jederzeit vorzuziehen, obgleich man auch die Genauigkeit der elektrischen Signalgabe durchaus nicht überschätzen darf. Für einen einigermaßen geübten Beobachter ist die Auffassung eines Momentes durch Auge und Ohr ebenso genau als die Signalgabe durch Auge und Hand, die letztere Methode hat nur den Vorzug, daß man schneller hintereinander Signale geben und auf einen Chronographen ersterer Art aufzeichnen kann, als das bei Auge und Ohr der Fall ist. So wird z. B. allein durch die Beobachtung an vielen Fäden die Genauigkeit einer Durchgangsbeobachtung von größerer Schärfe werden, nicht aber durch die größere Schärfe des *einzelnen* Beobachtungsmomentes!

Für eine Reihe physikalischer Vorgänge von sehr kurzer Dauer, oder wenn bei ihnen nur die Bestimmung eines einzelnen Momentes in Frage kommt, pflegt man noch eine Anzahl spezieller zeitmessender Einrichtungen anzuwenden. In den meisten Fällen wird dann die Konstanz der Fallbeschleunigung tributär gemacht oder Erscheinungen der Optik oder die elektrische Auslösung durch fallende Pendel innerhalb einer Schwingung. Dahin gehören die Messungen der Fallgeschwindigkeit selbst an der **Atwood**'schen Maschine und die Benutzung fallender Körper während eines Teiles des von ihnen durchfallenen Weges. Die Höhe des genannten Falles in Verbindung mit dem linear meßbaren Teilstück läßt dann meist mit großer Sicherheit auf die Zeit schließen, welche zur Ueberstreichung des von den aufgezeichneten Marken begrenzten Stückes nötig war. Denkt man sich z. B. eine empfindliche

photographische Platte vor einer engen Oeffnung oder einer engen Spalte senkrecht vorbeifallen und während dieses Falles durch einen Vorgang, dessen Dauer gemessen werden soll, Lichtblitze ausgelöst, so werden auf der Platte Schwärzungen entstehen, deren Distanz voneinander in der angegebenen Weise zur Messung des Zeitintervalles zwischen den beiden oder mehreren Lichtblitzen sehr bequem dienen kann. Eine meßbar gleichmäßige Rotation einer solchen Platte würde bei Kenntnis der Rotationsgeschwindigkeit allerdings unter Voraussetzung von deren Gleichförmigkeit demselben Zwecke dienen können und insofern bequemer sein, als dann eine viel größere Zahl von Messungen hintereinander in gleicher Weise ausgeführt werden könnten.

11. ~~10.~~ **Zeitdienst.** Ein nicht unwichtiger Teil der allgemeinen Zeitmessung ist auch die Frage nach der Ausnutzung der seitens der Astronomen gefundenen Uhrkorrektionen für den Dienst in der Technik und im öffentlichen Leben. Diesen Teil kann man füglich mit dem Ausdruck „Verwaltung der Zeit“ bezeichnen. Wie die Abweichungen der Hauptuhr der Observatorien von der Sekundenangabe gefunden werden, ist oben gezeigt worden. Von dieser Hauptuhr aus soll aber auch die Korrektion aller anderen zu Zeitmessungen oder Zeitangaben dienenden Uhren bestimmt oder diese direkt reguliert werden. Zu diesem Zweck würde es nur nötig sein, Einrichtungen zu treffen, die einen Vergleich der in Frage kommenden Uhr mit der Hauptuhr ermöglichen oder sie mit dieser in irgendeiner Form zu koppeln. Das kann auf sehr verschiedene Weise geschehen. Einmal durch Zwischenschaltung einer transportablen Uhr, und zwar dann am besten so, daß die Vergleichung untereinander durch Koinzidenzen erfolgen kann. Solche Koinzidenzbeobachtungen sind überhaupt in allen Fällen das genaueste Mittel bei der Vergleichung periodischer Erscheinungen von ungleicher Phasenlänge; je mehr die Dauer der vollen Perioden sich nähern, um so genauer kann die Vergleichung erfolgen.

Hat man z. B. eine Halbsekundenuhr, die nach Sternzeit und eine solche, die nach mittlerer Zeit geht, so wird in etwa 183 Sekunden die erstere Uhr eine halbe Sekunde mehr zurücklegen; fielen also zu Anfang eines solchen Intervalles zwei Schläge der Uhren genau zusammen, so wird das am Schlusse wieder der Fall sein. Das Ohr kann nun diese Koinzidenz bis auf etwa 3 bis 4 Sekunden genau unterscheiden. Danach wird man die Vergleichung zweier solcher Uhren bis auf etwa $0^s.01$ sicher vornehmen können. Schaltet man also zwischen zwei mittlere Zeituhren eine Sternzeituhr ein, so wird man eine äußerst sichere Uebertragung der Uhrkorrektion vermitteln können.

Rascher, wenn auch durchaus nicht so genau, kann man die Vergleichung durch Vermittelung vom Chronographen auf elektrischem Wege ausführen, entweder durch den Beobachter oder auf automatischem Weg.

Werden von einem Observatorium zu bestimmten Zeiten am Tage Signale auf optischem Weg (Zeitball), durch pneumatische oder elektrische Einrichtungen gegeben, so können Uhren in einem weiten Gebiet unter steter Kontrolle gehalten werden. Das wird tatsächlich von bestimmten Zentralen ausgeführt (Sternwarte in Berlin für Berlin und sämtliche Telegraphenämter des Reiches, Hamburg für viele Zeitballstationen bis nach den Azoren, Greenwich für ganz England usw.). Von der Hamburger Sternwarte wird auch auf telegraphischen Anruf der Nr. 4000 an jeden Privatmann ein automatisches Uhrsignal vermittelt, welches jederzeit gestattet, in wissenschaftlichen Instituten, die Telephonanschluß haben, die richtige Zeit bis auf etwa $\pm 0,^s1$ zu erhalten und Beobachtungsuhren damit zu vergleichen.

Ein Weg, eine größere Anzahl von Uhren in Beziehung mit der Hauptuhr zu setzen, ist der, die Nebenuhren nur als Zifferblätter auszubilden, deren Zeigerwerke auf elektrischem Wege von Sekunde zu Sekunde oder in anderen Intervallen durch ein Sperrwerk weitergeschoben werden. In anderen Fällen läßt man eine kontinuierliche Einwirkung auf die Schwingungsdauer der Pendel der Nebenuhren, die an sich vollständige, nahezu richtig gehende Uhren sein müssen, erfolgen (sogenannte sympathetische Uhren). Diese Einrichtung kann in der Weise wirken, daß man unter das Pendel der Nebenuhren, welches an seinem Ende mit einer Platte von weichem Eisen als Anker versehen ist, einen Elektromagneten aufstellt, der in regelmäßigen Intervallen, die der Schwingungszeit des Pendels entsprechen, von der Hauptuhr aus für eine kurze Zeit erregt wird. Dadurch wird das Pendel mit dem der Hauptuhr in synchronen Schwingungen erhalten und zwar in sehr regelmäßiger Weise. Eine solche Anordnung hat außerdem den Vorzug, daß selbst für den Fall, daß die elektrische Reguliervorrichtung einmal für kurze Zeit versagt, die Nebenuhr doch ihren Dienst ruhig weiter tut. Es ist allerdings erwünscht, daß von dieser in angemessenen Intervallen ein Rücksignal nach der Zentrale gegeben wird, um von dort Störungen sofort wahrnehmen zu können.

12. ~~11.~~ **Internationale radiotelegraphische Zeitsignale.** Andere und weitgehende Ein-

richtungen für den allgemeinen Zeitdienst, wie z. B. der geplante internationale Zeitdienst durch radiotelegraphische Signalabgabe u. dgl. können hier aber im einzelnen wohl unerörtert bleiben, da diese Fragen den hier gesteckten Rahmen überschreiten.

Literatur. *Die Bedingungen für die Rotation der Erde werden mathematisch behandelt in:* ***F. Klein und A. Sommerfeld,*** *Ueber die Theorie des Kreisels;* ***L. de Ball*** *in Kapitel V seines Lehrbuches der sphärischen Astronomie. Leipzig 1912; weiterhin* ***F. Cohn*** *in Encyklop. der math. Wissenschaften VI, 2. Leipzig. —* ***Immisch,*** *Isochronismus der Spiralfeder. —* ***Phillips,*** *Memoire sur le spiral réglant. —* ***E. Caspari,*** *Untersuchungen über Chronometer und nautische Instrumente. Uebersetzt von E. Gohlke, Uhrmacher in Berlin, 1893. —* ***Saunier,*** *Traité d'horlogerie moderne. Deutsch: Lehrbuch der Uhrmacherei. Besorgt von Strasser, 4 Bde. —* ***E. Geleisch,*** *Die Uhrmacherkunst und die Behandlung der Präzisionsuhren. Wien 1892. — In betreff der Literatur über die Ausführung der Zeitbestimmungen kann hier füglich auf die am Schlusse des Artikels „Astronomische Ortsbestimmungen" beigebrachte verwiesen werden. — Telephonisches Zeitsignal der Hamburger Sternwarte. Astronom. Nachr. Bd. 182, S. 177. Anruf Hamburg IV, 4000. — Ueber den Internationalen Zeitdienst ist alles Nähere zu finden in* ***E. Kohlschütter,*** *Die internat. Zeitkonferenz zu Paris vom 15. bis 23. Oktober 1912. Annalen der Hydrographie 1912 Bd. 40 Dezemberheft.*

L. Ambronn.

Zeitsinn und Raumsinn.

A. Raumsinn.

1. Allgemeines. 2. Ortsunterscheidung und Sehschärfe. 3. Gesichtsfeld, Blickfeld und Sehfeld. 4. Die Tiefenwahrnehmung. 5. Ueber die Funktionen der Augenbewegungen. 6. Die Gestaltwahrnehmungen. 7. Ueber die geometrisch-optischen Täuschungen. 8. Ueber den psychologischen Ursprung der Raumanschauung.

1. Allgemeines. Das Raumbewußtsein präsentiert uns anschaulich eine in der Natur der Empfindungen begründete Ordnung: ebenso wie jedem Empfindungsgegenstand Qualität und Intensität zukommt, so besitzt er einen (mehr oder weniger genau) bestimmten Ort; und ebenso wie es Qualitäts- und Intensitätsordnungen gibt, so bilden die Orte in ihrer Gesamtheit ein System mit spezifischen konstitutiven Gesetzen. Alle Beziehungen in diesem System tragen den Quantitätscharakter und unterscheiden sich dadurch von den Steigerungsbeziehungen der Intensitätsreihen und den Aehnlichkeitsbeziehungen der Qualitätsreihen (vgl. den Artikel „Denken"). Dazu kommt, daß uns die Ortsordnung unmittelbar anschaulich gegeben ist, während sich jene anderen Ordnungen nur dem wissenschaftlichen Denken enthüllen und nur durch künstliche Hilfsmittel veranschaulicht werden können, z. B. durch Abbildung auf die Ortsordnung, man denke an die Tasterreihe des Klaviers oder die räumliche Darstellung des Farbensystems.

Wie die Empfindungs- so werden auch die Vorstellungsgegenstände lokalisiert und für gewisse Sinne besteht der Kantsche Satz zurecht: „man kann sich niemals eine Vorstellung davon machen, daß kein Raum sei, ob man sich gleich ganz wohl denken kann, daß keine Gegenstände darin angetroffen werden". Bei jedem Versuch, eine Vorstellung zu erzeugen, stellt sich eben das Raumschema ein, das dann auch leer bleiben kann. Indes besteht ein wichtiger Unterschied zwischen den Empfindungsgebieten: die präzisesten und differenziertesten Leistungen der Raumanschauung verdanken wir dem Tastsinn und dem Gesichtssinn, die Geruchs- und Gehörslokalisationen dagegen sind sekundärer Natur, ungenau, erfolgen in den Gesichts- resp. Tastraum hinein und haben für die entsprechenden Empfindungsmannigfaltigkeiten nicht entfernt dieselbe Bedeutung wie bei den eigentlichen Raumsinnen. Während wir ein räumliches Chaos von Farben oder Tasteindrücken kaum vorstellen oder psychisch irgendwie verwerten können, tritt z. B. in der Musik und der Sprache die Raumordnung der Töne völlig zurück und hat für die Erkenntnis oder den ästhetischen Genuß kaum eine Bedeutung; ein anderes Ordnungssystem beherrscht hier in erster Linie die Mannigfaltigkeit der Eindrücke: das Gehör ist für qualitative Analyse der Eindrücke eingerichtet, nur der Gesichts- und der Tastsinn für die feinere Raumanalyse.

2. Ortsunterscheidung und Sehschärfe. Die elementarste Leistung der Raumsinne besteht in der Unterscheidung der Orte zweier Empfindungsgegenstände und die untere Grenze der Unterscheidbarkeit ist sowohl beim Tast- als beim Gesichtssinn durch die Dichte der isoliert erregbaren kleinsten Teile der Sinnesflächen (Druckpunkte der Haut, Zapfen und Stäbchen der Netzhaut) bestimmt. Unter den günstigsten Umständen werden auf der Haut zwei Druckreize, die benachbarte Druckpunkte treffen, auf der Netzhaut zwei Lichter, die sich auf benachbarten Zapfen abbilden, noch örtlich unterschieden. Zu den günstigsten Umständen gehört beim Drucksinn vor allem die sukzessive Reizung mit mäßig und gleich starken Reizen in einem Zeitintervall von etwas mehr als einer Sekunde; v. Frey hat durch eine plausible Ueberlegung gezeigt, wie diese Feinheit des Auflösungsvermögens

mit der Tatsache, daß wir viel weniger isolierte Leitungen für den Drucksinn im Rückenmark als Druckpunkte auf der Haut besitzen, physiologisch in Einklang gebracht werden kann. (Ueber die Zahl und die Verteilung der Sinnespunkte in der Haut siehe an anderer Stelle.)

In der Fovea centralis der Netzhaut liegen die empfindlichen Elemente, die Zapfen, dicht gedrängt wie die Zellen einer Bienenwabe aneinander; das Auflösungsvermögen ist darum unter günstigsten Umständen erstaunlich groß und die gefundenen Schwellenwerte sind hier wohl mehr von der Unvollkommenheit des dioptrischen Apparats im Auge als den nachweisbaren Lücken zwischen den empfindlichen Elementen abhängig. Wenn man, etwa wie bei einem Maßstab mit Nonius, minimale Parallelverschiebungen zweier aneinanderstoßender Teile einer geraden Linie gegeneinander beurteilen läßt, ergeben sich Schwellenwerte der richtigen Beurteilung, die kleiner sind als 10 Sekunden Gesichtswinkel. Dieselben Werte finden sich auch bei Geradheitsbeurteilungen von Linien, die Krümmung eines kurzen Stücks aus einem Kreisbogen mit großem Radius beginnt eben noch richtig erkannt zu werden, wenn der Pfeil des Bogens unter einem Gesichtswinkel von etwas weniger als 10 Sekunden erscheint. Die Figur 1 veranschaulicht die Ueberlegung, durch die Hering die schon lange bekannte Tatsache von der Kleinheit der Noniusschwelle verständlich gemacht hat: das Bild des oberen Teils der Linie trifft noch auf eine Zapfenreihe, die von dem des unteren nicht getroffen wird; die erst neuerdings eruierte Tatsache von der Kleinheit der Krümmungsschwelle zwingt uns anzunehmen, daß der Geradheitseindruck von Linien an die Reizung solcher Zapfenreihen gebunden ist, und daß sich an solchen Reihengrenzen das Uebergreifen eines Bildes auf eine Nachbarreihe auch dann sehr schnell psychisch bemerkbar macht, wenn es sich nicht wie bei dem Noniusbild an einer Stelle abrupt, sondern wie bei der gekrümmten Linie allmählich vollzieht (Bühler).

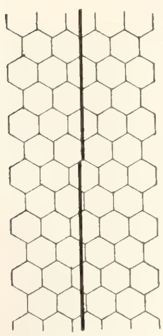


Fig. 1.

Man nennt die bewußten Merkmale an den Empfindungen, auf Grund deren unter den Bedingungen unserer Schwellenversuche Ortsunterscheidungen gemacht werden können, Lokalzeichen. Wir haben also jedem isoliert reizbaren Punkt der Sinnesflächen des Tast- und Gesichtssinns ein eigenes Lokalzeichen zugeordnet zu denken. Unter weniger günstigen Wahrnehmungsbedingungen genügen aber die Differenzen der Lokalzeichen benachbarter Punkte nicht zu einer bewußten Unterscheidung, es kommt vielmehr zu Verschmelzungen, auf denen die Eindrücke kontinuierlicher Linien und Flächen beruhen; so geht der Einpunkteindruck, den ein Zweispitzenreiz auf der Haut herrufen kann, bei allmählicher Vergrößerung des Spitzenabstands zunächst in den Eindruck einer kleinen ausgefüllten Strecke und dann erst in den Zweipunkteindruck über; die Zweipunktschwelle bei simultaner Reizung übertrifft diejenige bei Sukzessivreizung um ein Mehr-, an ungeübten Körperstellen um ein Vielfaches. Es gilt die Regel, daß zwischen zwei gleichzeitig gereizten Sinnespunkten mindestens ein ungereizter liegen muß, wenn ein Doppeleindruck zustande kommen soll, oft aber sind deren viele notwendig. Für die Fovea centralis des Auges genügt die Minimalforderung; die Zweipunktschwelle bei simultaner Reizung, die man beim Gesichtssinn als Sehschärfe bezeichnet, beträgt hier ca. 1 Winkelminute, eine Größe, der ein Netzhautbild von 4 μ entspricht, während der Durchmesser eines Zapfens 3 μ beträgt. Nach der Peripherie hin nimmt die Sehschärfe sehr rasch ab, wie es die Figur 2 darstellt; im übrigen bestehen noch Unterschiede zwischen dem hell- und dem dunkeladaptierten Auge, auf die hier nicht eingegangen werden kann.

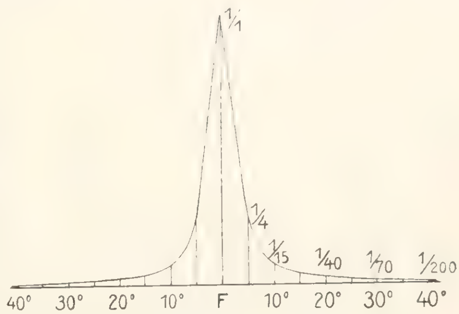


Fig. 2.

Exakte Sehschärfenbestimmungen werden nach verschiedenen Methoden, am sichersten an dünnen parallelen Linien, die sich von einem gut kontrastierenden Grunde abheben, vorgenommen; als Maß gilt der Gesichtswinkel, unter dem zwei benachbarte Linien noch eben soweit unterscheidbar sind, daß ihre Richtung angegeben werden kann. Dabei ergibt sich, daß dieses Maß nicht nur von der Beschaffenheit der Netzhaut sondern

auch von der Beleuchtungsart und -stärke, ferner von der Beobachtungszeit und endlich von der Schärfe der Netzhautbilder abhängig ist; die zuletzt genannte Abhängigkeitsbeziehung bildet die Grundlage der gewöhnlichen ophthalmologischen Bestimmungen von Akkomodationsanomalien.

3. Gesichtsfeld, Blickfeld und Sehfeld. Unter Gesichtsfeld versteht man den Inbegriff der Punkte des (objektiven) Raumes, die mit unbewegten Augen gleichzeitig wahrgenommen werden können. Wir übersehen mit einem einzigen Auge in Primärstellung (geradeaus nach vorwärts gerichtet) einen durch die Nase und den Rand der Augenhöhle etwas eingeschränkten Raum, der von der Blickrichtung aus gerechnet etwa 80 bis 90° nach außen, 45 bis 55° nach oben, 50 bis 60° nach innen und 60 bis 70° nach unten reicht; die beträchtliche Lücke von etwa 6° Durchmesser, die dem blinden (Mariotteschen) Fleck entspricht, bemerken wir nur durch künstliche Hilfsmittel. Das binoculare Gesichtsfeld besitzt eine seitliche Gesamtweite von nahezu 180°, während es nach oben und unten den monocularen gegenüber keine Erweiterung erfährt. Es läßt sich aus der Lagerung des Auges in der Augenhöhle leicht ersehen, daß dieses große Feld durch Augenbewegungen nur mäßige Erweiterungen erfahren kann; der wichtigste Vorteil der Augenbewegungen besteht denn auch in etwas anderem, nämlich darin, daß sie die im Gesichtsfeld des ruhenden Auges peripher gelegenen Partien zu fixieren, d. h. auf der Stelle des deutlichsten Sehens abzubilden gestatten; die Gesamtheit der mit unbewegtem Kopfe fixierbaren Punkte heißt Blickfeld. Der Ausdruck Sehfeld bezeichnet das Subjektive, das Raumbewußtsein, den Inbegriff der Sehorte. Das Sehfeld zu beschreiben gehört zu den (rein psychologischen) Aufgaben der Phänomenologie, die Beziehungen zwischen Sehfeld und Gesichtsfeld resp. Blickfeld zu ermitteln zu den Aufgaben der Psychophysik der Raumwahrnehmung; hier seien kurz die wichtigsten Punkte aus beiden Gebieten berührt.

Die bewußten Ortswerte im Sehfeld des Einzelauges bilden ein System, das bis zu einem gewissen Grade dem System der (objektiven) Orte im Gesichtsfeld entspricht. Sehen wir zunächst von der Tiefendimension ab und betrachten nur unendlich ferne Gegenstände, z. B. den Sternenhimmel, oder eine ferne, frontalparallele Fläche, dann läßt sich als erstes der Satz feststellen, daß allen Nachbarschaften des Gesichtsfeldes auch Nachbarschaften des Sehfeldes entsprechen; ziehen wir also irgendeine geschlossene Linie durch beliebige Punkte des Gesichtsfeldes, dann erscheinen uns alle diejenigen Punkte von der Linie ein- oder ausgeschlossen, die auch objektiv ein- resp. ausgeschlossen werden. Es gilt zweitens der Satz, daß alle geraden Linien des Gesichtsfeldes, die durch den fixierten Punkt gehen, auch als gerade Linien erscheinen, dagegen alle Geraden, die nicht durch den fixierten Punkt gehen, in bestimmter Weise gekrümmt und zwar dem Fixationspunkt zugekrümmt. Damit die Linien eines Schachbrettmusters gerade erscheinen, müssen sie demnach in der Weise gekrümmt sein, wie es das Helmholtzsche Muster (Fig. 3) angibt: etwa siebenmal ver-

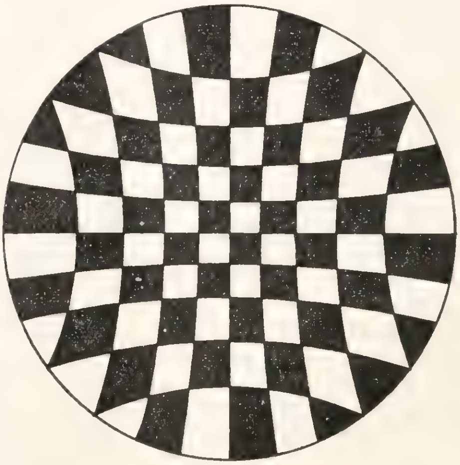


Fig. 3.

größert und aus 20 cm Entfernung mit ruhendem Einzelauge im Zentrum fixiert bietet die Figur nur scheinbar gerade Linien. Das System der Orte im Gesichtsfeld läßt sich also projizieren auf das der Sehorte; es ist aber so, als wäre die Projektionsfläche nachträglich wie eine Gummiplatte in radiärer Richtung nach allen Seiten und nach außen stärker gedehnt worden.

In dem Sehfeld des Doppelauges erscheinen alle Orte einer fernen Fläche einfach. Daraus geht zunächst hervor, daß die zwiefache Abbildung, die jeder Punkt beim Sehen mit zwei Augen erfährt, nur zu einem einzigen Ortseindruck führt; man nennt zwei Netzhautstellen in beiden Augen, auf denen ein Punkt sich abbilden muß, damit er einfach erscheint, korrespondierende oder auch identische Netzhautstellen. Korrespondierende Punkte sind vor allem die Stellen des deutlichsten Sehens; die übrigen Paare erhält man durch folgende Deckungskonstruktion: wenn die Netzhaut des einen Auges durch eine Parallelverschiebung so auf die des anderen gelegt würde, daß die beiden Foveae centrales sich deckten, dann würden auch alle anderen korrespondierende Stellen aufeinanderliegen; das läßt sich leicht

einsehen, wenn man die Bildpunkte unendlich ferner Gegenstände, z. B. der Sterne am Himmel bei Parallelstellung der Blicklinien beider Augen optisch konstruiert. Wird das Gesichtsfeld von näher und in verschiedener Entfernung vom Beobachter liegenden Dingen ausgefüllt, dann wird sich zunächst der binocular fixierte Punkt und außer ihm noch eine Summe anderer Punkte auf identischen Netzhautstellen abbilden, die übrigen aber auf „disparaten" und zwar in erster Linie auf horizontal- oder querdisparaten Netzhautstellen. Der Inbegriff jener Punkte der ersten Gruppe heißt Horopter und stellt ein mit der Richtung der Augenachsen und ihrer Konvergenz variables Raumgebilde dar, das sich geometrisch konstruieren läßt. Die Bedeutung der Querdisparation für das Sehen wird in dem Abschnitt über das Tiefensehen zu erörtern sein.

Hier ist noch eine Bemerkung über die binokularen Sehrichtungen am Platze. Wenn wir mit einem Auge z. B. beim Zielen mit einem Gewehr visieren, dann scheint es ganz selbstverständlich zu sein, daß als Ausgangspunkt der (bewußten) Sehrichtungen der Ort des visierenden Auges anzunehmen sei. Das trifft denn auch für bestimmte Ausnahmefälle, z. B. für das Sehen ganz naher, nur wenige Zentimeter vom Auge entfernter Gegenstände zu; durch spezielle Uebung können auch ferne Gegenstände so gesehen werden. Allein in der Regel ist das anders. Wird ein einzelner Punkt im Gesichtsfeld abwechselnd mit dem einen, dann mit dem anderen und mit beiden Augen fixiert, dann ändert sich dabei nicht die Richtung, in der er gesehen wird. Daraus geht hervor, daß der Ausgangspunkt der Sehrichtungen für beide Augen identisch sein muß; er ist es in der Tat und liegt zwischen beiden Augen, die Sehrichtungen verhalten sich so, als ob wir nur mit einem einzigen Auge sähen, das seinen Ort an der Nasenwurzel haben müßte („Zyklopenauge"). Von diesem imaginären Auge aus lassen sich die Sehrichtungen konstruieren.

4. Die Tiefenwahrnehmung. Die präzisesten Leistungen der Tiefenunterscheidung an Sehgegenständen sind an das Sehen mit zwei Augen gebunden. Drei vertikale dünne Nadeln oder Fäden, deren Fuß- und Aufhängungspunkte verdeckt bleiben, vor einem indifferenten Hintergrund so angebracht, daß der mittlere vor und hinter die Ebene der beiden anderen geschoben werden kann, während diese Ebene selbst frontalparallel vor dem Beobachter liegt — diese einfache Versuchsanordnung bietet die Möglichkeit die „Tiefensehschärfe" zu bestimmen. Unter den günstigsten Bedingungen konnte Bourdon bei einer Entfernung der Ebene von 2 m einen Tiefenunterschied von 1,5 mm noch eben richtig erkennen. Diese erstaunlich feine Leistung beruht auf der psychischen Verwertung der Querdisparation der Netzhautbilder der hier gesehenen Objekte. Liegt bei der Beobachtung der Fixationspunkt in der Ebene der beiden fixen (und nahe beieinanderstehenden) Nadeln, dann bilden sich diese auf korrespondierenden Längsschnitten der Netzhäute ab, die dritte vor oder hinter dieser Ebene liegende Nadel dagegen nicht, sondern auf zwei Längsschnitten, die eine geringe Querdisparation gegeneinander besitzen. Ist diese beträchtlich groß, steht die Nadel relativ weit vor oder hinter der Ebene des Fixationspunktes, dann kommt es zu Doppelbildern, ist sie dagegen gering, dann erscheint das Objekt noch einfach, die Querdisparation aber wird zur Erzeugung des anschaulichen Eindrucks von dem Tiefenunterschied psychisch verwertet.

Von welcher Größe der Querdisparation an Doppelbilder auftreten, ist nicht genau bekannt; theoretisch wird man annehmen müssen, daß der Grenzwert, der durch große Uebung erreicht werden kann, unter den günstigsten Bedingungen nicht kleiner sein könne als die Sehschärfe (etwa 1′), allein es ist fraglich, ob dieser theoretische Grenzwert praktisch je erreicht wird. Die psychische Verwertung der Disparation zur Erzeugung des Eindrucks von einem Tiefenunterschied ist übrigens nicht an die Bedingung geknüpft, daß das Objekt noch einfach gesehen wird, vielmehr entsteht der Eindruck auch bei schon beginnender Verdoppelung noch. Als Schwellenwert der noch eben wirksamen Querdisparation haben wir nach Bourdon und Pulfrich die Größe von etwa fünf Winkelsekunden einzusetzen; man sieht sofort, daß dieser Wert mit dem der Noniusschwelle und der Geradheitsschwelle von Linien, also mit den Werten für das feinste Auflösungsvermögen des optischen Raumsinnes zusammenfällt. Die Grenzen der Leistungsfähigkeit der Querdisparation für verschiedene absolute Entfernungen lassen sich darnach berechnen und sind in der folgenden von Bourdon aufgestellten Tabelle enthalten:

Tabelle siehe Seite 730 oben.

Sie zeigt, daß der für geringere Entfernungen ungemein leistungsfähige Faktor der Querdisparation für größere Entfernungen rasch versagt. Das liegt an der relativ geringen Distanz der beiden Augen, die als Faktor in den Zahlenwert der Querdisparation eingeht.

Für die einfachsten Bedingungen gilt die (Näherungs-)Formel tang $p = \frac{2a.\delta}{E^2}$, in der 2a den

Entfernung der Fixationsebene m	Eben merklicher Tiefenunterschied m
2000	862
1000	274
500	79
200	14
100	3,7
50	1,0
20	0,15
10	0,04
5	0,013
2	0,0015
1	0,0004
0,5	0,0001
0,2	0,000017

Augenabstand, E die Entfernung der Bezugsebene vom Beobachter und δ die (als relativ gering zu betrachtende) Entfernung des zu lokalisierenden Objektes von der Bezugsebene bedeuten. Der Buchstabe p bedeutet einen Winkel, der identisch ist mit der Querdisparation und von v. Kries als die „relative binokulare Parallaxe" des Punktes in Beziehung auf den Fixationspunkt bezeichnet wird.

Instrumente, welche die Querdisparation erhöhen, indem sie die Lichtstrahlen von Objekten den Augen so zuführen, als ob die Augendistanz selbst vergrößert worden wäre, heißen Telestereoskope. Das einfachste, von Helmholtz angegebene Modell besteht aus vier Spiegeln in der aus der Figur 4

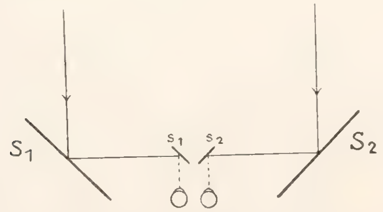


Fig. 4.

zu ersehenden Anordnung; die neueren, sehr vollkommenen Instrumente der Firma Zeiß sind mit Fernrohren und einer in die Tiefe des Sehraums hineinragenden schwebenden Skala stereoskopischer Marken versehen, mit deren Hilfe die Tiefe eines zu bestimmenden Punktes abgelesen werden kann. Wird ein Objekt erst von zwei Punkten aus photographiert oder gezeichnet, deren Distanz dem Augenabstand gleich oder bei sehr fernen Dingen beliebig groß gewählt werden kann, werden die Bilder dann je einem Auge isoliert geboten und wird dafür Sorge getragen, daß sich ihre Netzhautabbildungen binokular vereinigen, dann müssen natürlich dieselben Tiefeneindrücke entstehen, wie beim gewöhnlichen Sehen mit zwei Augen (Stereoskopie). Die Vereinigung kann ohne instrumentelle Hilfsmittel durch passende Fixation der nebeneinander liegenden Bilder erzielt werden; nur ist zu beachten, daß dabei die Blicklinien beider Augen entweder nahezu parallel laufen oder sich vor den Bildern kreuzen, also stark konvergieren müssen, daß damit auch die Akkommodation der Augen entweder auf unendlich ferne oder ganz nahe Dinge automatisch eingestellt und das Objekt unscharf gesehen wird, ein Mangel, dem man durch passende Brillen abhelfen kann. Bequemer ist es darum, die Bilder durch Spiegel oder Prismen zu beobachten. — Die Verwendung der Stereoskopie in der Praxis basiert erstens auf der Tatsache, daß sich sehr kleine Verschiedenheiten in den Details angeblich identischer Bilder oder Objekte (Banknoten, Münzen, Drucke, Maßstabskalen) bei der binokularen Vereinigung durch stereoskopische Effekte nachweisen lassen. Durch das Prinzip der in die Instrumente eingebauten schwebenden stereoskopischen Marken ist es dann zweitens möglich geworden, die Tiefenverschiedenheiten der Punkte stereoskopischer Bilder mit großer Genauigkeit zu messen (Stereokomparator nach Pulfrich). Endlich können drittens die Tiefenunterschiede sehr ferner Gegenstände (z. B. der Gestirne) durch die stereoskopische Vereinigung zweier Bilder, die von zwei weit entfernten Punkten der Erde oder der Erdbahn aufgenommen wurden, anschaulich gemacht werden.

Von dem Sinn der Querdisparation hängt es ab, ob ein Gegenstand vor oder hinter der Fläche des Fixationspunktes, der „Kernfläche des Sehraums", erscheint; tauschen die Netzhäute ihre querdisparaten Bildpunkte aus — man denke an die Deckungskonstruktion —, so wird der Sinn der bestehenden Querdisparationen und damit das ganze Tiefenrelief umgekehrt. Die Relevanz des peripheren Ursprungs der optischen Erregungen in der einen oder anderen Netzhaut, die sich so in dem Sinn der Tiefeneffekte dokumentiert, ist deshalb merkwürdig, weil wir doch zunächst eine Identität der Lokalzeichen korrespondierender Netzhautpunkte feststellten; es gelingt auch in der Tat im allgemeinen beim binokularen Sehen nicht, die rechts- und linksäugigen Teileindrücke bewußt voneinander zu unterscheiden. Das läßt sich mit Hilfe eines Stereoskops oder noch einfacher an Doppelbildern leicht demonstrieren. Durch lange Uebung allerdings soll die Unterscheidung unter gewissen Umständen möglich werden, aber schwierig bleibt sie immer, während sich derselbe Unterschied in den Tiefeneindrücken doch mit großer Präzision und zwangsmäßig Ausdruck verschafft.

Das Zwingende der auf der Querdisparation beruhenden Tiefeneindrücke hat zu der

Annahme verleitet, daß sie mit dem Eintreten einer Querdisparation unmittelbar und unvermeidlich gegeben seien. Indes haben genauere Beobachtungen gezeigt, daß eine Querdisparation auch bestehen kann, ohne daß der entsprechende Tiefeneindruck sofort entsteht, es muß also einen Zwischenprozeß geben, der in der Regel allerdings sehr prompt, sogar nach einer momentanen Exposition eintritt, der unter Umständen aber auch ausbleiben kann. Darin nimmt die Querdisparation als der wichtigste und zwingendste der Faktoren, die an dem Zustandekommen des Tiefensehens beteiligt sind, keine Sonderstellung ein. Man hat auch den Versuch gemacht, die Querdisparation zur Erklärung der anschaulichen Tiefe, die dem binokularen Fixationspunkt zukommt, heranzuziehen. Dieser Fixationspunkt bildet sich ja auf korrespondierenden Netzhautstellen ab und wird trotzdem in eine bestimmte, nach den Umständen wechselnde Entfernung lokalisiert; man nennt die Fläche, in die er gerade verlegt wird, weil alles auf die Querdisparation begründete Näher und Ferner auf sie bezogen ist, die Kernfläche des Sehraumes. Welche Faktoren bestimmen die Tiefe, in der wir die Kernfläche sehen? Von Hillebrand stammt die Vermutung, auch hier sei eine gewisse Querdisparation mit im Spiele, nämlich die beträchtliche Querdisparation, mit welcher der eigene, beidäugig sichtbare Nasenrücken und andere Körperpartien des Beobachters, die sich dauernd oder wechselnd in der Umgebung des Auges befinden, zur Abbildung gelangen müssen, wenn Gegenstände in einiger Entfernung fixiert werden. Darnach lägen die Dinge so, daß wir, genau genommen, nicht die Kernfläche von uns aus in die Tiefe, sondern unseren eigenen Körper von der Kernfläche, welche stets die Tiefe Null besitzt, zurücklokalisieren; praktisch bleibt natürlich, auch wenn man sich anders ausdrückt, der Effekt derselbe. An diesem Gedanken wird sicher soviel richtig sein, daß Gegenstände, die sich beim gewöhnlichen Sehen in greifbarer oder sonstwie bekannter Nähe vor uns befinden zur exakten Lokalisation der Kernfläche von Nutzen sind; daß gerade die Gesichtspartien in der Umgebung des Auges eine wesentliche Rolle spielen sollten, ist deshalb nicht recht wahrscheinlich, weil sie nur auf ganz peripheren Teilen der Netzhäute zur Abbildung gelangen, deren Raumsinn sehr gering ist.

Allein damit ist die Frage noch nicht vollständig gelöst. Denn wenn im Dunkelraum ein einzelner schwach leuchtender Punkt geboten wird, dann fehlt jeder Vordergrund und trotzdem entsteht beim binokularen Sehen eine bestimmte und innerhalb gewisser Fehlergrenzen auch objektiv richtige Tiefenlokalisation. Besonders geringere Entfernungen, die weniger als 1 m betragen, können bis auf einige Zentimeter richtig entweder direkt im Längenmaß geschätzt oder nachträglich manuell markiert werden, während bei größeren allerdings beträchtliche Fehler unterlaufen. Diese Feststellung wird heute, nachdem die neueren, besonders von Bourdon angestellten Versuche die Fehlerquellen, die sich aus der Verminderung der Helligkeit und des Gesichtswinkels der Punkte oder Linien mit wachsender Entfernung ergeben, sorgfältig eliminiert haben, allgemein als richtig anerkannt und im großen und ganzen auch übereinstimmend auf die Mitwirkung des Konvergenz- und Akkommodationsfaktors bei der Entstehung der Tiefeneindrücke zurückgeführt. Beträchtlich präziser sind die Leistungen auch dieses Faktorenkomplexes, wenn es sich um Tiefenunterscheidungen handelt. Im Dunkelzimmer können zwei Punkte, ein feststehender und ein nach der Tiefe verschiebbarer, suksessiv zum Auftauchen gebracht werden, die Versuchsperson muß in der Zwischenzeit unregelmäßige Augenbewegungen ausführen: unter diesen Umständen fand Bourdon, daß die Annäherung stets richtiger als die zunehmende Entfernung beurteilt werden konnte, und zwar mit einer Genauigkeit, die in Streckenabständen gemessen mit der absoluten Entfernung rasch ab-, in Graden der zur Fixation erforderlichen Konvergenzänderung gemessen dagegen etwas zunahm. Nehmen wir als Maß die Grenzen, von denen an 85% der Urteile richtig waren, dann ergibt sich die folgende Tabelle:

Entfernung des verschieblichen Punktes vom Beobachter m	Entfernung des festen Punktes vom Beobachter m	Erforderlicher Drehungswinkel jedes Auges
1,20	1	19′
2,50	2	12′
25	10	7′

Man sieht daraus, wieweit diese Tiefenkriterien hinter der Leistungsfähigkeit der Querdisparation zurückbleiben. Außerdem wird man Hillebrand beistimmen, der die Ansicht vertritt, daß die Uebergänge von einem nahen zu einem ferneren Fixationspunkt oder umgekehrt beim gewöhnlichen Sehen im hellen Raum so große Aenderungen der Disparationsverhältnisse mit sich bringen, daß dagegen die Bedeutung des Konvergenzfaktors kaum wird aufkommen können. Es ist überhaupt noch nicht klar gestellt, in welcher Weise sich die Konvergenz selbst oder die Konvergenzänderungen psychisch be-

merklich machen, denn das Vertrauen der älteren Autoren in die Leistungsfähigkeit des „Muskelsinnes" der Augen, d. h. der bei den Augenbewegungen ausgelösten Muskel-, Bänder- und Hautdruckempfindungen für die Raumanschauung ist durch neuere psychologische Versuche doch sehr erschüttert worden.

Auch läßt sich nicht feststellen, wieweit die beschriebenen Leistungen dem Konvergenz- und wieweit dem Akkommodationsfaktor zuzuschreiben sind. Man experimentierte, um den Akkommodationseinfluß zu untersuchen, nur mit einem Auge, das gegen einen halbseitig durch eine schwarze Fläche mit scharfer Kante verdeckten hellen Hintergrund blickte; die Kante war zu fixieren und die Akkommodation so zu regulieren, daß sie scharf erschien. Es hat sich ergeben, daß langsame Entfernungsänderungen der Kante in weiten Grenzen überhaupt nicht, rasche nur sehr ungenau erkannt werden können. Zum Vergleich mit den anderen Tabellen, seien die Zahlen der besten unter den von Hillebrand untersuchten Versuchspersonen wiedergegeben; ihre Leistungen waren bei Annäherung und Entfernung gleich:

Fehlerlose Angaben		
Entfernung	= cm	= Dioptrieen
20—25	5	
25—33	8	1
33—50	17	
50—66	16	(½)

Diese Leistungen dürfen aber deshalb nicht ohne weiteres dem Akkommodationsapparat gutgeschrieben werden, weil mit ihm der Konvergenzapparat physiologisch gekuppelt ist und eine bestimmte Konvergenzänderung bei jeder Akkommodationsänderung auch dann eintritt, wenn eines der beiden Augen vom Sehen ausgeschlossen wird. Dagegen gibt es einen schon älteren Demonstrationsversuch, aus dem hervorgeht, daß jedenfalls die Konvergenzänderungen allein imstande sind, den Tiefeneindruck zu modifizieren. Das ist der von Wheatstone zuerst angegebene Versuch, bei dem die beiden Bilder in einem Spiegelstereoskop (oder Haploskop) gleichmäßig und langsam so verschoben werden, daß die stereoskopische Vereinigung erhalten bleibt, indem die Konvergenz der Augen des Beobachters sich entsprechend ändert; der Sehgegenstand rückt mit sinkender Konvergenz mehr in die Tiefe. Und man kann dabei die Augen leicht zwingen noch über die Parallellage der Blicklinien (= Konvergenzgrad 0) hinaus zu folgen, also divergente Stellungen einzunehmen. Und dabei vergrößert sich die scheinbare Entfernung des Objektes immer noch, ein Effekt, der nicht auf Akkommodationsänderungen beruhen kann.

Verliert jemand ein Auge samt dem Muskelapparat, der zu ihm gehört, dann ist er ebensosicher aller Konvergenz- wie aller Disparationseffekte beraubt. Seine Tiefenwahrnehmungen leiden denn darunter auch beträchtlich, aber sie fehlen doch nicht ganz, sondern es bleibt ihm doch soviel erhalten, daß er sich unter normalen Umständen noch recht gut im Raume orientiert und bewegt und mit den Dingen zu hantieren vermag. Ein Restkapital von Tiefeneindrücken muß also auf anderen Faktoren beruhen. Man denkt zunächst an den Akkommodationsmechanismus, allein dessen Leistungen sind so grob, daß sie höchstens für die kleinen Entfernungen von weniger als 2 m in Betracht kommen können. Viel wichtiger sind die reinen „Erfahrungsmotive", und zwar zunächst jener Komplex von Faktoren, auf deren Ausnützung auch der Maler angewiesen ist, wenn er Tiefenunterschiede darstellen will, nämlich die Verteilung von Licht und Schatten, die Luftperspektive, Ueberschneidungen, die perspektivischen Formen und die variablen Bildgrößen bekannter Objekte. Die plastische Wirkung dieser Faktoren wird auch für Bilder bis zu der Lebhaftigkeit des gewöhnlichen Raumsehens gesteigert, wenn man dafür sorgt, daß die reale Fläche des Bildes und ihre Entfernung vom Beobachter und die reale Umgebung dieser Bildfläche in den Eindrücken zurücktreten und die Bilder (z. B. Photographien) dem Auge so bietet, daß die Objekte unter ihren normalen Gesichtswinkeln erscheinen. Auf dem zuletzt genannten Prinzip beruht in erster Linie die hervorragende plastische Wirkung der Zeißschen „Veranten". An Lebhaftigkeit braucht also die rein auf den Erfahrungsmotiven beruhende Tiefenplastik nicht hinter der Konvergenz- und Querdisparationsplastik zurückzustehen, an Richtigkeit dagegen vermag sie sie auch nicht von ferne zu erreichen. Außerdem pflegen die Eindrücke, besonders wenn sie nicht auf mehrere Erfahrungsmotive zugleich fundiert sind, ungemein labil zu sein. So vermögen wir z. B. den Reliefeindruck einer monokular betrachteten Münze leicht willkürlich in sein Negativ umschlagen zu lassen, wenn nur die Beleuchtungsrichtung nicht gleichzeitig neben der Verteilung von Licht und Schatten zur Geltung kommt, und ein (unbemerkter) Richtungswechsel der Beleuchtung führt den Umschlag zwangsmäßig herbei; dieselben Umschläge treten auch an perspektivischen Linienskizzen von Einzelgegenständen teils willkürlich teils unwillkürlich auf (vgl. den Artikel „Aufmerksamkeit"). Endlich bleiben auch die quantitativen Abstufungen der auf diese sogenannten

Erfahrungsmotive fundierten Tiefeneindrücke unbestimmt oder der Willkür und anderen interkurrenten Faktoren überlassen. Die Wirkungsgesetze dieser Faktoren sind noch wenig erforscht; man glaubte, den Einfluß der willkürlichen oder unwillkürlichen Beachtung einer allgemeinen Regel unterordnen zu können, nach der (unter sonst gleichen Umständen) das Beachtete näher, das Unbeachtete ferner erscheine, und ist schließlich soweit gegangen, der „Aufmerksamkeit" sogar einen Vermittelungseinfluß bei dem Zustandekommen der auf Querdisparation fundierten Tiefeneindrücke zuzuschreiben. Allein das ist nur solange richtig, als man unter „Aufmerksamkeit" die Gesamtheit der Auffassungsfunktionen versteht, bleibt auch dann noch unklar und sagt nicht viel. Jedenfalls kann man unter all jenen Bedingungen, die das vorhin berührte Umschlagen von Tiefenreliefs zu beobachten gestatten, mit voller Sicherheit konstatieren, daß weder die Konstanz der „Beachtung" einer bestimmten Einzelheit hinreicht, unwillkürlich eintretende Umschläge hintanzuhalten noch der Wechsel der Beachtung Umschläge überhaupt mit Sicherheit herbeiführt, ganz davon abgesehen, daß die wirklich eintretenden Umschläge genau so häufig gegen die Theorie wie in ihrem Sinne erfolgen.

Das binokulare Sehen verfügt natürlich über die aufgezählten Erfahrungstiefenkriterien ebensogut wie das monokulare und verwertet sie auch, und zwar bei geringeren Entfernungen zusammen mit den ihm eigenen Hilfsmitteln, bei größeren, wo jene versagen, allein. Ebenso kommen noch zwei letzte Tiefenkriterein beiden Sehweisen zugute. Das sind zwei Arten von Anhaltspunkten, die sich ergeben, wenn der Beobachter seinen Standpunkt verändert, sei es, daß er sich auf die Objekte zu oder von ihnen wegbewegt, sei es, daß die Augen durch Kopf- oder Körperbewegungen eine Dislokation in einer senkrecht auf der Ausgangsblickrichtung stehenden Ebene erfahren. Die Bedingungen des letzteren Falles wurden schon immer berücksichtigt. Es kommt durch sie zu Verschiebungen der relativen Sehrichtungen verschieden weit entfernter Punkte; und wenn auch nicht genauer bekannt ist, mit welcher Präzision diese sukzessiven Parallaxen, die auch das Einauge feststellen kann, verwertet werden, so ist doch nach Gelegenheitsbeobachtungen zu vermuten, daß dieses Hilfsmittel besonders für nicht zu große Entfernungen, wenn schon geringe und rasch ausführbare Dislokationen merkbare Verschiebungen erzeugen, von großer Bedeutung ist. Natürlich werden die entsprechenden Objektverschiebungen dieselbe Wirkung haben wie die Bewegungen des Beobachters. Daß endlich auch rasche Bewegungen des Kopfes in der Richtung der Blicklinie für die Plastik eines Eindrucks wichtig werden können, ist mir gelegentlich bei monokularer Beobachtung eines Dreinadelobjektes (vgl. oben über die Bestimmung der Tiefensehschärfe) aus geringen Entfernungen aufgefallen: man lokalisiert die Nadeln erst (zum Teil willkürlich) in eine Ebene, bei rascher Annäherung oder Entfernung des Kopfes um einige Zentimeter setzt sich dann die richtige Plastik nahezu ebenso zwingend durch wie bei binokularer Betrachtung, um ungefähr so rasch, wie sie entstanden, wieder zu verschwinden. Da wird wohl ebenso die sukzessive Parallaxe wirksam werden wie bei den seitlichen Bewegungen.

5. Ueber die Funktionen der Augenbewegungen. Von den Leistungen, welche die Augenbewegungen bei der Raumwahrnehmung erfüllen, lassen sich zwei als grundlegend herausheben: 1. durch Augenbewegungen wird die Konvergenz der Blicklinien variiert, so daß wir nähere und fernere Punkte binokular „fixieren", d. h. auf den beiden Stellen des deutlichsten Sehens zur Abbildung bringen können. Dieser Konvergenzmechanismus ist, wie wir sahen, für das Tiefensehen bedeutungsvoll. 2. Augenbewegungen gestatten eine sukzessive Abbildung zunächst nur peripher gesehener Partien des Raumes auf den Stellen des deutlichsten Sehens zum Zweck der schärferen Ortsanalyse.

Werden zu demselben Zwecke gleichzeitig auch Kopf- und Körperbewegungen vorgenommen, dann fällt den Augenbewegungen die Rolle der feineren Einstellung zu. Die kleinsten Einstellungsbewegungen gehen ununterbrochen vor sich und lassen sich auch durch die größte Willensanstrengung, die Fixation konstant zu halten, nicht vollständig unterdrücken; sie sind für die Erzielung von Höchstleistungen des räumlicher Unterscheidungsvermögens unentbehrlich, denn ohne sie wäre z. B. die Kleinheit der simultanen Zweipunktschwelle, der Noniusschwelle und der Krümmungsschwelle, von denen oben die Rede war, nicht verständlich, die Erklärungsversuche müssen hier überall mit besonders günstigen Ausnahmefällen der Abbildung rechnen, die nur durch jene kleinen Fixationsschwankungen herbeigeführt werden können.

Wäre nun der Ortswert eines gesehenen Punktes nur von der Netzhautstelle abhängig, auf welcher er sich abbildet, dann müßte mit jeder Augenbewegung eine Verschiebung des Sehraumes eintreten. Die Erfahrung lehrt aber, daß dem nicht so ist, vielmehr bleiben, während wir mit dem Blicke wandern, die Gegenstände des Blickfeldes nicht nur in Wirklichkeit, sondern auch für

unser Bewußtsein in Ruhe. Diese Tatsache zwingt zu der Annahme eines zentralen Mechanismus, durch den der Netzhautverschiebungseffekt aufgehoben wird. Der Ortswert eines Punktes im Sehfeld ist eben außer von der Netzhautstelle noch von einem zweiten Faktor, dem Stellungsfaktor der Augen derart abhängig, daß eine bestimmte Veränderung des einen durch eine gleichgroße entgegengesetzte Veränderung des anderen in ihrem Effekte aufgehoben werden kann. Dieser Mechanismus wird nicht durch die wirklich ausgeführten Augenbewegungen, sondern durch die zentralen Augenbewegungsimpulse in Tätigkeit gesetzt, denn einerseits sehen wir, daß alle passiven Bewegungen des Augapfels nicht kompensiert werden, sondern zu Scheinbewegungen führen, und auf der anderen Seite ergibt sich, daß bei Augenmuskellähmungen auch die Impulse, die keine Bewegungen mehr hervorrufen können, gerade so kompensiert werden, als ob sie Erfolg gehabt hätten, wiederum scheinen die Sehgegenstände sich zu bewegen. Die Kompensation erstreckt sich nicht nur auf die Bewegungen der Augen sondern auch auf die des Kopfes und des übrigen Körpers, auch auf passive Kopf- und Körperbewegungen und pflegt nur unter bestimmten Umständen, z. B. bei besonders schnellen und ruckartigen Bewegungen zu versagen.

Genauere Einblicke in die Funktion des Kompensationsmechanismus besitzen wir noch nicht; doch dürfen wir den Heringschen Erwägungen darüber wohl soweit folgen, als sie zur Erklärung die Erweiterung des jeweils gegenwärtigen Wahrnehmungsraumes durch Partien, die hinzu vorgestellt werden können, heranziehen. Wer sich in einem ihm bekannten Zimmer befindet, vermag leicht die Richtungen zu den Gegenständen anzugeben, die hinter seinem Rücken liegen; und wenn er sich einem von ihnen zuwenden will, dann ist die Größe der auszuführenden Drehbewegung für ihn im voraus schon ziemlich genau bestimmt, weil dessen Ort ihm zum Voraus in der Vorstellung, die den Wahrnehmungsraum erweitert, schon gegeben ist. Dieses Ganze aus Wahrnehmungs- und Vorstellungselementen zusammengesetzte Raumbewußtsein hat etwas Festes an sich und ist bis zu einem gewissen Grade von der zufälligen Augen- und Körperstellung des Subjektes unabhängig; dieses Raumbewußtsein ist nicht mehr in demselben Grade wie die ursprüngliche Raumwahrnehmung egozentrisch; es ist richtiger zu sagen, unser eigener Körper mit seiner Lage werde im Bewußtsein in den festen Rahmen dieses Raumes hinein lokalisiert als umgekehrt, dieses Bewußtsein habe den Ausgangspunkt seiner Richtungen an unserer Nasenwurzel.

Man mißverstehe das nicht. Natürlich ist das Vorn und Hinten, das Rechts und Links immer von der wirklich eingenommenen oder nur vorgestellten Körperlage abhängig, was wir betonen wollen ist nur erstens die Möglichkeit des raschen Wechsels und zweitens die damit wohl zusammenhängende (relative) Gleichgültigkeit des gerade gewählten Standpunktes in der Vorstellung. Wir stehen da vor der noch wenig bekannten Tatsache, daß das Raumbewußtsein unseres Vorstellungslebens eine interessante Fortsetzung einer schon in den Wahrnehmungen angelegten Entwickelung aufweist. Erst sind die Koordinaten des Zyklopenauges maßgebend, dann finden wir, daß in weiteren Phasen die Kopf-, die Brust- und endlich die Körperkoordinaten an ihre Stelle treten, ja daß schließlich die Hauptrichtungen zwar noch von einem Punkte des bewußten Raumes ausgehen, an dem der Körper sich wirklich befindet, aber für eine andere Stellung gelten, als die er gerade einnimmt, z. B. für die normale aufrechte Körperhaltung (Standpunktssystem der Raumkoordinaten nach G. E. Müller). Nehmen wir darüber hinaus nur noch hinzu, daß der Ausgangspunkt der Koordinaten auch fern vom Körper, sei es an einem gerade wahrgenommenen oder auch nur vorgestellten Ort liegen kann, dann haben wir die Verhältnisse, von denen wir ausgingen.

Wenn wir uns mit geschlossenen Augen in einem bekannten Raum bewegen, bleibt die Orientierung erhalten, und wenn jemand durch die Straßen einer fremden Stadt geht, so vermag er meist trotz einiger Wendungen die Richtung nach dem Ausgangspunkt hin noch einigermaßen richtig anzugeben. Soweit das zutrifft, müssen wir es offenbar als eine Leistung desselben Kompensationsmechanismus ansehen, von dem wir vorhin sprachen. Wo er versagt, kommt es zu den bekannten und auffälligen Erscheinungen der Desorientierung oder der zwangsmäßigen Falschorientierung, die man z. B. auch beim Aufwachen in einem dunklen Zimmer oder in der Eisenbahn, wenn das Passieren einer Kopfstation oder das Durchfahren starker Kurven unregistriert blieb, beobachten kann. An diesen komplizierten Orientierungsleistungen sind das statische Organ, der Gelenk- und Muskelsinn und vielleicht noch andere Faktoren neben dem Raumsinn der Augen in einer Weise beteiligt, die sich einstweilen noch der genaueren Erkenntnis entzieht; Zugvögel, Brieftauben, Ameisen und Bienen bringen darin Leistungen zustande, die das, was wir beim Menschen beobachten können, bei weitem übertreffen.

6. Die Gestaltwahrnehmungen. Zum Zweck der Analyse haben wir den ganzen

Sehraum als ein System von Sehorten aufgefaßt; nun gilt es die besonderen Gebilde zu beschreiben, die entstehen, wenn sich Teilgruppen der Sehorte zu einheitlichen Eindrücken zusammenschließen; wir sehen diskrete Punktfiguren, Linien, Flächen und dreidimensionale Gebilde mit bestimmten Ausdehnungen und Formen. Man nennt die Erlebnisse, in denen diese Gebilde zur Wahrnehmung gelangen, Gestalteindrücke und hat sich in neuerer Zeit eingehend mit ihrer besonderen Natur und ihrer Entstehung beschäftigt. Es steht nun fest, daß das einfache Gegebensein der fundierenden Ortswerte im Bewußtsein nicht hinreicht für die Erzeugung von Gestalteindrücken, es gibt vielmehr besondere psychophysische Funktionen, als deren Produkte sie hervorgehen. Die experimentelle Untersuchung geht von den einfachsten Gebilden, von Linienumrißgestalten, die auf einer frontalparallelen homogenen Fläche erscheinen, aus und bebeginnt mit der Analyse der Gestaltmomente von einfachen Linien. Es sind, wenn man von der Kontinuität und der Dicke absieht, drei besondere Gestaltmomente die man an einer geraden Linie zu unterscheiden hat: 1. die Geradheit selbst oder der Krümmungscharakter, 2. die Größe und 3. die Richtung.

Eine gerade Linie erscheint dem ruhenden Auge nur dann gerade, wenn sie sich auf einem der größten Kreise der Netzhaut, die durch die Fovea centralis gehen, abbildet (vgl. die Helmholtzsche Schachbrettfigur). Sind Blickbewegungen möglich, dann kommt es durch passende Fixation und Abfahren der Linie mit dem Blick zu sehr präzisen Geradheitsbeurteilungen (s. o.). Es ist bemerkenswert, daß das Listingsche Gesetz der Augenbewegungen eine Geradführung des Blicks den Linien entlang gestattet und garantiert, aber schon wegen der Kleinheit der Geradheitsschwelle kaum wahrscheinlich, daß die Entstehung eines Geradheitseindrucks rein auf den Vollzug solcher Bewegungen basiert ist. Es läßt sich auch zeigen, daß sich die Eindrücke ohne ein Abfahren der Linie mit dem Blick recht gut gewinnen lassen; nur die kleinen Fixationsbewegungen, die der genauen Einstellung dienen, scheinen sehr wichtig zu sein. Darnach ist die Annahme gerechtfertigt, daß sich die Zugehörigkeit einer Reihe gleichzeitig gereizter Netzhautstellen zu einer einzigen Geradheitsreihe auf andere Weise bemerklich macht.

Scharf bestimmte Größeneindrücke sind nur an geraden Linien zu gewinnen, sei es nun, daß diese im Reize selbst schon ausgezogen sind oder daß wir sie subjektiv in den Reiz hineintragen; jedenfalls bezieht sich die Größe irgend eines Distanzeindrucks immer auf die gerade Verbindungslinie zweier Punkte. Für die Unterscheidung von Streckengrößen gilt in gewissen Grenzen das Webersche Gesetz, d. h. die relative Unterschiedsschwelle ist konstant, sie beträgt für horizontale Strecken bei geübten Versuchspersonen ungefähr $^1/_{100}$; für vertikale und schiefe Strecken ist sie merklich größer. Die Vergleichung erfolgt in solchen Schwellenversuchen in der Regel mit bewegtem Blick, durch sukzessives Abfahren der Strecken; indes ist die Gewinnung von Größeneindrücken nicht an die Ausführung von Augenbewegungen gebunden, und die ältere Ansicht, nach der sich das Größenurteil wesentlich auf einen Vergleich, sei es der Bewegungsimpulse oder der durch die Bewegung erzeugten kinästhetischen Empfindungen stütze, hat sich als unrichtig erweisen lassen. Auch die Vorstellung von Helmholtz, es komme beim Größenvergleich auf eine Deckung der Netzhautbilder der Vergleichsstrecken an, trifft nicht zu. Das ergibt sich schon aus einer groben Analyse der bei dem ungezwungenen Vergleiche ausgeführten Augenbewegungen, die jeder Beobachter an sich selbst anstellen kann, und wird strikte durch die Tatsache bewiesen, daß der Vergleich unter Umständen, die die Deckung ausschließen, ebensogut gelingt, wie unter solchen, die sie gestatten. So wird z. B. beim Vergleich vertikaler mit horizontalen Strecken zwar ein konstanter Fehler begangen, die vertikalen erfahren eine Ueberschätzung, die bei kleinen (wenige Zentimeter großen und einige Dezimeter vom Auge entfernten) Strecken einige Prozente (1,5 bis 4%) beträgt und wahrscheinlich mit dem Gesichtswinkel wächst. Allein die subjektive Sicherheit der Urteile ist kaum geringer und die Unterschiedsschwelle kaum größer als beim Vergleich gleichgerichteter Strecken.

Daß die Dinge viel verwickelter liegen, als es die Deckungstheorie annimmt, geht auch aus der wichtigen Tatsache hervor, daß in die gewöhnlichen Größeneindrücke ein Entfernungsfaktor mit eingeht: die Größeneindrücke sind nicht von den Gesichtswinkeln allein, unter denen die Gegenstände gesehen werden, sondern auch von der scheinbaren Entfernung derselben abhängig; und zwar in der Weise, daß eine Strecke von einem bestimmten Gesichtswinkel um so größer erscheint, je größer ihre scheinbare Entfernung ist. Innerhalb der Grenzen, in denen die Querdisparation die Tiefeneindrücke bestimmt, funktioniert dieser Zusammenhang sogar so präzis, daß wir die Dinge mit einer bemerkenswerten Genauigkeit auf ihre „absolute" Größe zu vergleichen imstande sind und uns auch willkürlich nur schwer und unvollkommen zwingen können, die Gesichtswinkel allein zu

berücksichtigen. Eine exakte Darstellung des Zusammenwirkens beider Faktoren bieten die Alleekurven: vertikale Stäbe werden in zwei vom Beobachter weg symmetrisch in die Tiefe gehenden Reihen so eingestellt, daß die Distanzen zwischen je zwei gleichweit entfernten Stäben gleich erscheinen. Es ergeben sich nach der Tiefe zu nur leicht divergierende Kurven, ein Beweis dafür, daß der „Ausgleich“ zwar ein ziemlich guter aber kein vollständiger ist. Erst in sehr großen Entfernungen werden die Dinge anschaulich klein und kleiner, so daß man sagen kann, es sei für ihre scheinbare Größe der Gesichtswinkel nahezu allein maßgebend. Doch gibt es auch da noch allerlei Einflüsse und große individuelle Unterschiede; fordert man eine größere Zahl von Personen auf, die scheinbare Größe des Mondes mit derjenigen bekannter Gegenstände zu vergleichen, dann meinen die einen, er käme ihnen so groß wie ein kleines Wagenrad, andere wie ein Teller und wieder andere wie ein Fünfmarkstück vor. Gewisse Umstände bedingen auch einen Wechsel dieser Sehgröße bei ein und derselben Person, so erscheinen die Gestirne am Horizont regelmäßig größer als im Zenith. Das dürfte nach neueren Versuchen in erster Linie auf die Tatsache zurückzuführen sein, daß der gehobene Blick eine größere Konvergenz der Augachsen und damit eine geringere scheinbare Entfernung bedingt; in zweiter Linie wird dann die (wesentlich physikalisch bedingte) abgeflachte Form des Himmelsgewölbes, an dem oder vor dem wir die Himmelskörper sehen, von Bedeutung sein und schließlich dürften wohl auch die Momente der Luftperspektive, die Möglichkeit des Vergleichs mit bekannten irdischen Gegenständen, die in geringere Ferne lokalisiert werden, nicht ohne Einfluß sein.

Unter gewissen abnormen Bedingungen des Sehens erscheinen auch Gegenstände in jenem Bereich geringerer Tiefen, in dem ihnen sonst kraft des oben beschriebenen Mechanismus eine invariable, „absolute“ Sehgröße zukommt, verkleinert oder vergrößert (Mikropsie und Makropsie). Verkleinerungen bewirken z. B. unvollkommene Akkommodationslähmungen und starke Konkavlinsen vor normalsichtigen (= emmetropen) Augen; Makropsie wird entsprechend durch starke Konvexlinsen hervorgerufen, auch wenn man durch ein enges Diaphragma schaut, erscheinen nicht weit hinter demselben liegende Gegenstände vergrößert. Im allgemeinen ist man einig darin, daß diese Phänomene auf den Störungen beruhen, die in all den genannten Fällen der Konvergenzmechanismus der Augen erfährt, sei es nun direkt wie in dem letzten Falle, in dem der Ausschluß des einen Auges vom Sehakt eine etwas zu geringe Konvergenz zur Folge hat, sei es auf dem Umweg über den Akkommodationsmechanismus, zu dem bei unvollkommener Parese übermäßig starke Akkommodationsimpulse geschickt werden müssen, und der, wenn Brillengläser vor dem normalen Auge sitzen, entweder zu stark oder zu wenig für die entsprechenden Entfernungen der Objekte in Anspruch genommen wird. Dabei kommt es dann automatisch zu etwas abnormen Konvergenzen und diese haben entweder direkt oder auf dem Umweg über die Tiefeneffekte (?), die sie erzeugen, Einfluß auf die Größeneindrücke. Und zwar in dem Sinne wie es oben beschrieben wurde, das nach dieser Theorie Erwartete stimmt mit den beobachteten Tatsachen der Mikropsie und Makropsie überein.

Unter den **Richtungen** im frontalparallelen Gesichtsfeld sind die vertikale und die horizontale ausgezeichnet. Die Vertikale als die Richtung der Schwerkraft ist ursprünglich nicht optisch, sondern taktil und durch Mitwirkung des statischen Organs in unserem Bewußtsein gekennzeichnet, denn eine auf dem Rücken liegende Versuchsperson, in deren Gesichtsfeld nichts anderes als eine horizontale Decke erscheint, vermag die Richtung der Schnittlinie der Medianebene mit jener Fläche nicht annähernd mit derselben Genauigkeit anzugeben, wie in aufrechter Körperstellung die Richtung der Vertikalen; auch verschiebt sich die scheinbare Vertikale, wenn wir den vertikal gehaltenen Körper der Wirkung einer horizontalen Zentifugalkraft unterwerfen (Karussel) und bleibt (objektiv) richtig erhalten, wenn wir in ein mit bekannten Gegenständen ausgefülltes Gesichtsfeld mit geneigtem Kopf oder geneigtem Körper blicken. Auf der Netzhaut kann also der „Mittellängsschnitt“ nicht ursprünglich ausgezeichnet sein; sekundär aber muß die Auszeichnung sowohl der vertikalen als der horizontalen Richtung doch etwas mit ihrer Abbildung auf der Netzhaut zu tun haben, denn es ist nicht gleichgültig, ob wir die Lage der scheinbaren Vertikalen monokular oder binokular bestimmen. Die Richtung, die dem rechten, und die Richtung, die dem linken Einzelauge vertikal erscheinen, bilden objektiv einen nach oben offenen Winkel, dessen Größe individuell sehr verschieden ist und mehrere Grade betragen kann; eine objektiv vertikale Linie erscheint (im Dunkelzimmer) dem rechten Auge oben nach links, dem linken meist ungefähr ebensoviel nach rechts geneigt, im binokularen Sehen dagegen (meist) vollkommen vertikal. Die scheinbare Horizontale dagegen fällt auch beim monokularen Sehen mit der wirklichen Horizontalen fast vollkommen zusammen und bildet darum mit der scheinbaren Vertikalen

keinen vollkommenen rechten Winkel. Betrachtet man eine Vertikale mit seitwärts geneigtem Kopfe, dann erscheint sie, wenn eine Orientierungsmöglichkeit an bekannten Gegenständen ausgeschlossen ist, im entgegengesetzten Sinn wie der Kopf aber in geringerem Grade geneigt (Aubertsches Phänomen); Körperneigungen dagegen lassen die Vertikale im gleichen Sinn verlagert erscheinen. Ein befriedigender Einblick in die an diesen Phänomenen beteiligten Reflexmechanismen hat sich bis heute noch nicht gewinnen lassen.

Die Parallelität gerader (und gekrümmter) Linien wird mit großer Genauigkeit erfaßt, wenn die Linien mit zwischen ihnen entlang geführtem Blick gleichzeitig beobachtet werden können. Die Parallelitätsschwelle ist unter günstigsten Auffassungsbedingungen nicht erheblich größer als die Nonius- und die Geradheitsschwelle; sie betrug (in noch nicht publizierten Versuchen) z. B. für 40 mm lange und in der Mitte um 5 mm distante schwarze Linien auf weißem, 1 m vom Beobachter entferntem Grunde 0,065 mm Differenz der Enddistanzen, ein Wert, der einem Gesichtswinkel von 15″ entspricht und für 10 mm lange und 10 mm distante Linien betrug sie 0,055 mm d. i. 11″. Man nahm seither an, der Parallelitätseindruck beruhe auf einer Auffassung der Liniendistanzen an verschiedenen Punkten ihres Verlaufs, das läßt sich nun nicht mehr vollständig aufrecht erhalten, denn die Parallelitätsschwelle ist unter Umständen viel kleiner als die Unterschiedsschwelle für Distanzen, die nach jener Ansicht maßgebend sein müßte; vielmehr sind hier noch einmal jene Ueberlegungen heranzuziehen, die wir zur Erklärung der Kleinheit der Nonius- und Geradheitsschwelle angestellt haben: die Geradheitsreihen unter den Netzhautelementen bilden auch die Grundlage für die Wahrnehmung minimaler Abweichungen von der Parallelität gerader Linien (wenigstens soweit es sich um nur kurze und wenig distante Linien handelt). Divergenz- und Konvergenzgrade von geraden Linien werden weit weniger scharf erfaßt als die Parallelität. Was bis heute darüber bekannt ist, bezieht sich auf den Spezialfall, in dem der Schnittpunkt mitgegeben ist: man hat das „Augenmaß" für Winkel schon unter verschiedenen Versuchsbedingungen festgestellt, meist nach der Herstellungsmethode, indem man die Aufgabe stellte, zu einem gegebenen Vorbild einen zweiten Winkel von gleicher Größe einzustellen oder einen gegebenen Winkel zu halbieren, und hat dabei Schwellenwerte gefunden, die sich zwischen 30′ und etwa 1° für einigermaßen größere Winkel bewegen.

Unter den komplexeren Gestalteindrücken seien zuerst jene genannt, durch die wir einige besondere Eigenschaften von Kurven, z. B. die Stärke der Krümmung, dann die Zu- und Abnahme der Krümmungsstärke im Verlauf derselben Linie und die Lage von Krümmungswendepunkten, anschaulich auffassen. Es hat sich zeigen lassen, daß sie unter der Mitwirkung gerader subjektiver Konstruktionslinien zustande kommen und daß daraus mancherlei optische Täuschungen entstehen. Größenunterschiede und Größensummen werden nur sehr ungenau und unter Zuhilfenahme umständlicher Konstruktionen anschaulich erfaßt, dagegen verschaffen sich Größenproportionen in den Eindrücken der Schlankheit oder Plumpheit von Raumgebilden einen ungewöhnlich präzisen Ausdruck. So können z. B. verschieden große Rechtecke in allen Lagen auf den Grad ihrer Schlankheit, die von dem Verhältnis der kürzeren zur längeren Seite abhängt, mit einander verglichen und das Vergleichsergebnis anschaulich erfaßt werden: wir „sehen" es z. B., daß eine Visitenkarte, die vor uns liegt, schlanker oder plumper ist als eine Postkarte oder eine Türfüllung und die genauere Untersuchung hat für diese Fähigkeit Schwellenwerte ermittelt, die unter den günstigsten Umständen kleiner sind als die Unterschiedsschwellen für den Vergleich der entsprechenden einfachen Streckengrößen. Ein besonderer Mechanismus der Proportionseinstellung bringt diese Leistungen zustande: wer den Schlankheitsgrad eines Rechtecks durch simultane oder sukzessive Beachtung der Dimensionen richtig erfaßt hat, vermag es sich innerhalb gewisser Grenzen unter Wahrung seiner Proportion beliebig zu vergrößern oder zu verkleinern und darum „sieht" er es auch, ob die Proportion eines Vergleichsrechtecks mit derjenigen, auf die er sich eingestellt hat, identisch ist oder nicht; genauer gesprochen: er verwendet eine der Dimensionen des Vergleichsrechtecks zu einer proportionsgerechten Konstruktion der anderen und gewinnt so einen Maßstab für ihre Länge. In exakten Schwellenversuchen treten dann auch dieselben Phänomene des Zugroß- oder Zukleinerscheinens einer der beiden Rechtecksseiten als Kriterien des Proportionsurteils auf, die man beim einfachen Streckenvergleich erhält; dagegen haften sie bei dem weniger exakten Vergleich übermerklicher verschiedener Schlankheitsgrade, bei dem man sich eine präzisere Konstruktion ersparen kann, meist an dem ganzen Eindruck des Vergleichsrechtecks, das schlechthin zu schlank oder zu plump erscheint.

In dem Proportionsvergleich offenbart sich von einer anderen Seite noch einmal die Relativität der räumlichen Größeneindrücke oder genauer ausgedrückt: ihre Abhängigkeit von mehreren Faktoren, ähnlich

wie beim Vergleich verschieden weit von uns entfernter Strecken, wo die Größe des Gesichtswinkels und die scheinbare Tiefe (resp. direkt die Querdisparation oder der Konvergenzgrad der Augen) zusammen die sogenannten „absoluten" Größeneindrücke bestimmen. Nur kommt es beim Proportionsvergleich nicht zu einer vollständigen Gleichsetzung der entsprechenden proportionsgerechten Strecken wie bei jenem Größenvergleich sondern nur zu dem Eindruck einer gewissen Aequivalenz, neben dem das Bewußtsein von ihrer „absoluten" Verschiedenheit durchaus gewahrt bleibt, der Eindruck der Größenverschiedenheit zweier Rechtecke wird durch die Auffassung der Gleichheit ihres Schlankheitsgrades nicht beeinträchtigt. Die beiden Konstatierungen stützen sich auf zwei verschiedene Phasen des verwickelten Auffassungsprozesses, die sich also getrennt und unabhängig voneinander bemerkbar machen und für die Erkenntnis verwerten lassen. Es ist beachtenswert, daß das auf dem Gebiet der Zeitanschauung etwas anders ist. Auch an Zeitstrecken gelingt der anschauliche Proportionsvergleich mit derselben Präzision, die für den einfachen Zeitgrößenvergleich gilt und zwar mit Hilfe eines ganz analogen Einstellungsverfahrens. Daß Beschleunigungen und Verlangsamungen des Tempos in der Musik und Rezitationskunst ohne Störung der Taktstrukturen von dem ausübenden Künstler vorgenommen und von dem Hörer mitgemacht werden können und daß dabei schon sehr kleine Proportionsverstöße störend bemerkbar werden, das allein schon beweist, daß auch hier der Mechanismus der Proportionseinstellungen spielend und mit großer Präzision funktioniert. Auch liegen die Verhältnisse soweit analog wie auf dem Raumgebiet, daß sowohl Tempoveränderungen als auch die Proportionsverhältnisse der Taktteile erfaßt und beurteilt werden können, nur nicht beides in demselben Maße unabhängig nebeneinander. Wer sich hier auf den Proportionsvergleich konzentriert, dem entgehen mehr oder minder vollständig die Tempovariationen, so daß er, nach ihnen befragt, sehr großen Urteilstäuschungen unterliegt, die Aequivalenz kann bis zur vollständigen scheinbaren Gleichheit gesteigert sein.

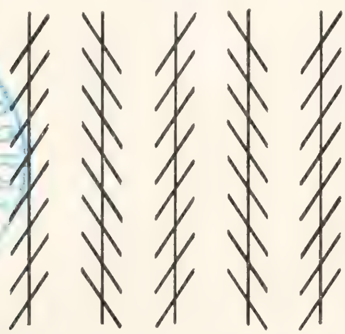


Fig. 5. Das Zöllnersche Muster.

7. Ueber die geometrisch-optischen Täuschungen. Daß ein schief aus einem Wasserspiegel hervorragender Stab gebrochen erscheint, daß wir durch Spiegel, Prismen und Linsen gesehene Gegenstände falsch lokalisieren, daß sie vergrößert, verkleinert und unter Umständen verzerrt erscheinen, findet seine Erklärung in den Grundgesetzen der optischen Lokalisation, die dem normalen Sehen in einem optisch homogenen Medium angepaßt sind. Eine zweite Gruppe von Täuschungen geht aus den Inkongruenzen hervor, die zwischen der (subjektiven) Ordnung der Orte im Sehfeld und der (objektiven) Raumordnung der Orte im Gesichtsfeld und Blickfeld bestehen. Hierher gehören zunächst jene Krümmungs- und Größentäuschungen, die man leicht aus der Helmholtzschen Schachbrettfigur ablesen kann und die natürlich nur beim Sehen mit ruhendem Blick eintreten, ferner die schon besprochene Ueberschätzung der vertikalen gegenüber horizontalen Distanzen, beim monokularen Sehen die Ueberschätzung der auswärts gelegenen horizontalen Strecken gegenüber solchen, die im Gesichtsfeld nasalwärts liegen, und die Ueberschätzung höher gelegener gegenüber tiefer gelegenen Größen (man vergleiche die oberen mit den unteren Hälften der aufrecht stehenden und der daneben auf den Kopf gestellten Drucktypen B, S, Z — ꓭ, S, Z).

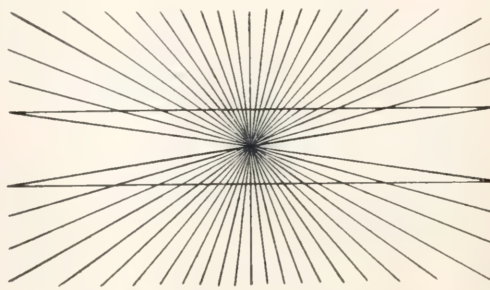


Fig. 6. Das Heringsche Muster.

Von all diesen Täuschungen nun unterscheiden sich diejenigen, die man im engeren Sinne als die geometrisch-optischen bezeichnet, dadurch, daß sie (summarisch gesprochen) auf den Einfluß von Nebenreizen zurückzuführen sind. Man nehme ein beliebiges Beispiel aus den unten stehenden Mustern, es ist immer so, daß ein Gestaltmoment (Geradheit oder Krümmung,

Größe, Richtung, Parallelität usw.) offenbar durch den Einfluß der mitwahrgenommenen Gebilde in der Umgebung verändert erscheint. Eine systematische Darstellung dieser Einwirkungen ist noch nicht möglich, man muß sich darum mit einer Gruppierung der bekannt gewordenen Muster nach einigen grobempirischen Regeln begnügen; die beste

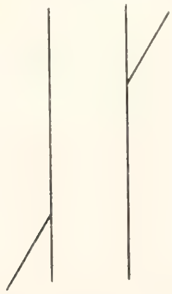


Fig. 7. Das Poggendorfsche Muster.

Zusammenstellung, die auch hier im wesentlichen zugrunde gelegt werden soll, hat Ebbinghaus (Grundzüge d. Psych. 2. Bd.) geboten.

Wir stellen fest:

1. Die Richtung und der Krümmungscharakter gerader Linien wird durch spitzwinkelige Schnittlinien so verändert, als ob die Schenkel der spitzen Winkel eine abstoßende Wirkung aufeinander ausübten (Fig. 5 bis 7). Eine genauere Verfolgung des Krümmungscharakters der Hauptlinien in

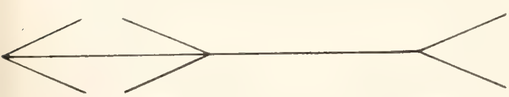


Fig. 8. Das Müller-Lyersche Muster.

dem Heringschen Muster zeigt, daß die Stärke dieser Wirkung mit der Größe der Winkel zunächst bis zu einem Maximum, das etwa bei 30^0 erreicht wird, zu- und dann wieder abnimmt.

wieder absinkt. Bemerkenswert ist, daß die Teilstücke selbst gar nicht größer sondern kleiner erscheinen, wenn man sie mit gleichgroßen isolierten Distanzen oder Strecken vergleicht. Besonders stark ist die Wirkung der Endansätze in dem bekannten Müller-Lyermuster, dessen Motive in vielen Variationen in unserer Formenwelt angetroffen werden (Fig. 8, 9). Ihre Wirkung ist für viele

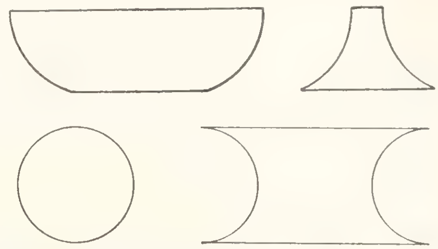


Fig. 9. Die Basisstrecken der oberen und die mittleren Querdurchmesser der unteren Formen sind je einander gleich.

Modifikationen quantitativ bestimmt worden, aber es ist immer noch strittig, wie sie zu erklären sei.

3. Der Sinn sehr vieler Krümmungs- und Größentäuschungen läßt sich aus einer allgemeinen Kontrastregel ableiten. Es ist, als ob die bestehenden Größen- und Krümmungsunterschiede durch eine gegenseitige Hervorhebung vergrößert, die verglichenen Eindrücke also im entgegengesetzten Sinn verändert würden. Indes darf man diese „Kontrasterscheinungen" nicht mit dem Farben- und Helligkeitskontrast auf eine Stufe stellen, denn sie folgen anderen Gesetzen. Einige von ihnen werden aus dem Mechanismus der Proportionseinstellungen verständlich (vgl. Fig. 10, 11, 12).

4. Wenn jeder von zwei Vergleichsgegenständen einem anderen Komplex angehört, dann kommt es vor, daß sie nicht genügend isoliert erfaßt werden und daß andere Komplexteile den Ausfall des Vergleichs maßgebend beeinflussen. Solche „Verwechse-

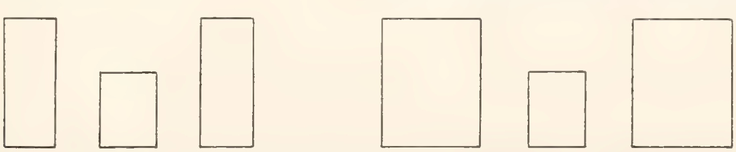


Fig. 10. Das mittlere Rechteck rechts erscheint schlanker als das mittlere links.

2. Die Größeneindrücke von Distanzen und Linienstrecken werden durch Einteilungsmarken und durch Endansätze beeinflußt. Eine einzelne Teilungsmarke wirkt etwas verkleinernd, mehrere dagegen vergrößernd, eine Wirkung, die mit ihrer Anzahl bis zu einem Maximum wächst und dann

lungen" dürften auch an der Entstehung vieler optischer Täuschungen, sei es in erster Linie oder nur nebenbei, mitbeteiligt sein. So z. B. an der auffallend großen Täuschung, der man bei dem Versuch unterliegt, drei Kreise (Fig. 14) so anzuordnen, daß gleiche Entfernungen bestehen zwischen

d e, a b und a c: hier schieben sich eben immer die natürlicheren Vergleichsaufgaben vor. Der innere Kreis des großen Rings in Figur 12 ist ebenso groß wie der ~~äußere~~ Kreis des anderen Ringes; daß er größer erscheint, wird sicher wenigstens zum Teil darauf zurückzuführen sein, daß wir beim

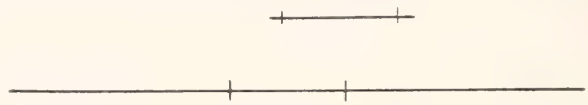


Fig. 11.

Vergleich unwillkürlich der Tendenz unterliegen den kleineren Ring als Ganzes aufzufassen. Und ähnlich liegen die Dinge in vielen anderen Fällen, z. B. auch bei dem Müller-Lyermuster, bei dem es uns viel natürlicher erscheint, die ganzen, durch die Ansätze begrenzten Streifen als die Hauptlinien allein zu vergleichen. Damit ist nicht gesagt, daß jeweils das Verwechse-

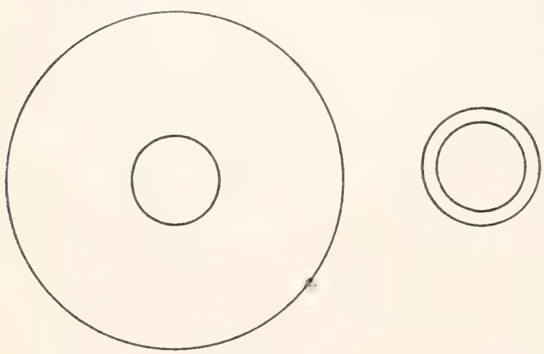


Fig. 12.

lungsmotiv allein die Täuschung hervorbringe, vielmehr dürften gerade die auffälligsten Muster mehrere, zusammenwirkende Täuschungsfaktoren enthalten.

5. Der schon erörterte Zusammenhang, der zwischen den beiden Faktoren des Größeneindrucks, nämlich dem Gesichtswinkel und



Fig. 13.

der scheinbaren Entfernung besteht, ist sehr geeignet, Täuschungen zu veranlassen. So gelingt es z. B. nicht immer vollständig, sich bei der Betrachtung flächenhafter Raumdarstellungen von der Gewohnheit des perspektivischen Sehens zu emanzipieren und die Bildgröße solcher Gegenstände, die mit den Merkmalen größerer Tiefe dargestellt sind, wird vielfach auch dann überschätzt, wenn man sich bestrebt, von ihr zu abstrahieren.

Damit sind die wichtigsten Gruppen optischer Täuschungen aufgezählt. Die zahlreichen Theorien, die zu ihrer Erklärung aufgestellt worden sind, schrieben teils den Augenbewegungen, die bei komplizierteren Raumwahrnehmungen regelmäßig auftreten, teils den Erfahrungen des „normalen" Sehens, die in den einzelnen Auffassungsakten eine Verwertung finden, teils den besonderen psychophysischen Vorgängen, aus denen die

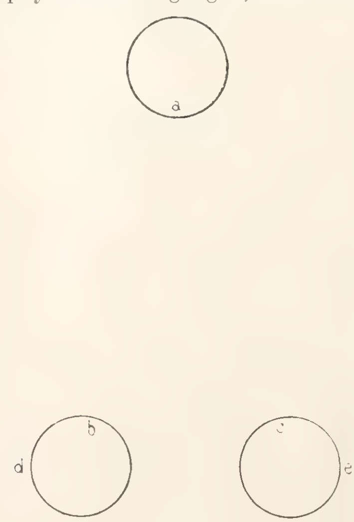


Fig. 14.

Gestalteindrücke hervorgehen, die Hauptbedeutung zu. Heute wird wohl von den meisten Psychologen die Ueberzeugung vertreten, daß alle diese Faktoren, der eine da, der andere dort, mit im Spiele sind; eine befriedigende Einsicht in die Mechanik ihres Zusammenwirkens wird in erster Linie von den Fortschritten in der Erkenntnis des Zustandekommens der (normalen) Gestalteindrücke zu erwarten sein.

8. Ueber den psychologischen Ursprung der Raumanschauung. Der zuerst von Lotze unternommene und dann später mannigfach modifizierte Versuch, die Raumanschauung rein als ein Produkt der individuellen

seelischen Entwickelung aufzufassen, hat sich als undurchführbar erwiesen. Wenn die den einzelnen Sinnespunkten der Haut und der Netzhaut ursprünglich zugeordneten psychischen Merkmale, die Lokalzeichen, im Sinne Lotzes zunächst einen nicht-räumlichen Charakter besäßen, und ihre Ordnung also etwa der Qualitätsordnung der Töne prinzipiell gleichgestellt werden müßte, dann wäre nicht einzusehen, wie durch irgendwelche „Erfahrungen" die Natur dieser Zeichen und die Strukturgesetze ihrer Ordnung so ganz verändert werden sollten. Es gibt denn auch schlechthin keine Tatsache, durch die eine solche Annahme gerechtfertigt, und auf dem Gesamtgebiet des Psychischen kein Analogon, nach dem sie ausgestaltet werden könnte; die Gründe, um derentwillen Lotze sie einführte, waren metaphysische Voraussetzungen über das Wesen der Seele, aus denen sie in Wirklichkeit logisch nicht deduzierbar ist, und die Gründe, um derentwillen andere Psychologen sie übernahmen, waren Voraussetzungen über die Natur der einfachsten Bewußtseinsinhalte, die sich nicht rechtfertigen lassen. Etwas anderes ist die Frage, ob die Lokalzeichen auf noch primitivere Unterscheidungszeichen der Empfindungen, sogenannte Merkzeichen (v. Frey) „fundiert" d. h. genetisch von ihnen abhängig seien. Wenn eine phänomenologische Reduktion nicht gelingt, dann bleibt eine solche genetische Abhängigkeit trotzdem möglich und manche Erfahrungen aus dem Gebiet des Tastraums machen sie sogar wahrscheinlich.

Die Zuordnung der Lokalzeichen zu den Sinnespunkten beruht wohl auf angeborenen Einrichtungen; doch darf man nicht annehmen, daß sie von Anfang an so eindeutig und fertig sei, wie wir sie beim erwachsenen Menschen finden; vielmehr dürfte die „bildungsgesetzliche" (v. Kries) d. h. durch die Entwickelung des Organismus vorgezeichnete Grundlage dieser Verhältnisse in der einen oder anderen Richtung noch unbestimmt und auf eine feinere Ausgestaltung durch die Uebung angewiesen sein.

Ebenso deutet manches daraufhin, daß die Quantifizierung von Ortsunterschieden „gelernt" werden muß. An wenig geübten Hautstellen erlebt man es deutlich bei Versuchen, daß die Reizung zweier Punkte das Bewußtsein einer Ortsverschiedenheit hervorruft, der man nach Belieben dieses oder jenes Quantum beilegen kann, solange, bis irgendwelche Anhaltspunkte den Eindruck genauer bestimmen; und manche Eigentümlichkeiten des „Augenmaßes" z. B. die Ueberschätzung der vertikalen gegenüber horizontalen Strecken weisen ebenso auf die Mitwirkung eines Erfahrungsfaktors bei der Quantifizierung der optischen Ortsunterschiede hin. Es entspricht darnach dem gegenwärtigen Stand unseres Wissens, wenn man annimmt, bildungsgesetzlich sei zunächst nur die Unterscheidbarkeit der Orte und die Erkenntnis von Nachbarschaften garantiert, die Quantifizierung jener Ortsunterschiede dagegen, die im unmittelbaren Eindruck auch ursprünglich schon anders sich ausnehmen wie die ebenmerklichen, wie die Nachbarschaften, sei eine psychische Leistung, die gelernt werden muß. Man kann sich diese Quantifizierung als eine Art „Integration" von Nachbarschaften vorstellen, nur wäre von den naheliegenden spezielleren Annahmen, daß es dabei allein auf die Menge der kleinsten Schritte ankomme, und daß diese als gleiche Größen zu betrachten seien, nachweislich mindestens eine falsch. Auch darf man die Ortswerte selbst nicht als schlechthin ausdehnungslos annehmen; ein Minimum von Ausdehnung kommt vielmehr auch den punktuellen Eindrücken zu und wir sind nicht einmal in der Vorstellung imstande, dieses Moment schlechthin auf Null zu reduzieren. Nicht an schlechthin ausdehnungslosen Elementen, sondern an solchen mit einem anschaulichen Minimum von Ausdehnung vollziehen sich die Integrationsprozesse. Auf eine solche Integration weist die Tatsache hin, daß bestimmte Größeneindrücke nur für gerade Strecken gewonnen werden können und daß diejenigen von Punktdistanzen den geradlinigen Weg wenigstens supponieren, wenn er nicht explizite in der Vorstellung enthalten ist. So nimmt die Gerade eine Sonderstellung ein, die ihr auch ausdrücklich durch die Kleinheit der Geradheitschwelle garantiert wird, und man sieht sich dazu gedrängt, nach vorgebildeten Einrichtungen, die ihrer Auffassung dienen, Umschau zu halten. Nach Helmholtz wären sie in dem Listingschen Gesetz der Augenbewegungen zu suchen, unsere Auffassung geht dahin, daß es besondere Geradheitsreihen von Netzhautelementen oder ihnen entsprechender Elemente in zentraleren Partien der Sehsubstanz gibt; es wäre Sache der Histologie, diese Hypothese zu prüfen.

Die Grundtatsache des binokularen Sehens, das Einfachsehen mit zwei Augen, weist auf eine weitere bildungsgesetzlich bestimmte Einrichtung hin, die im Groben anatomisch bekannt ist: Im Chiasma nervorum opticorum kreuzen sich die Fasern derart, daß diejenigen, die von den beiden linken Netzhauthälften herkommen, der rechten und diejenigen von den rechten Netzhauthälften der linken Hemisphäre der Großhirnrinde zugeleitet werden. Jeder Tractus opticus enthält also die Fasern von zwei korrespondierenden Hälften der optischen Sinnesflächen, man

braucht sich das Zusammengehen der einzelnen Fasern dabei nur in dem Sinne spezieller ausgestaltet zu denken, daß diejenigen, die von korrespondierenden Netzhautstellen herkommen, zu derselben Stelle im Zentralorgan hinziehen, um eine plausible Vermutung über die anatomische Grundlage der Synchyse der den korrespondierenden Stellen zugeordneten Raumdaten des Bewußtseins zu erhalten. Ist dem so, dann können die Korrespondenzverhältnisse bei abnormen Augenstellungen (Schielen) oder Netzhautverzerrungen durch Uebung keine Aenderung erfahren, eine Konsequenz, die durch die Tatsachen wenigstens innerhalb gewisser Grenzen als bestätigt zu bezeichnen ist.

Wieweit die Zuordnung der Tiefeneindrücke zu jenen verwickelten Faktoren, die dem Tiefensehen dienen, bildungsgesetzlich geregelt und präzisiert ist, läßt sich mit einiger Sicherheit nicht angeben. Es wird mit Recht betont, daß wir uns eine optische Raumanschauung ohne Tiefe nicht vergegenwärtigen können, man müsse also irgendwelche Tiefendaten schon in der primitivsten Raumwahrnehmung enthalten denken. Gewiß, die Frage ist nur, wieweit diese Tiefeneindrücke differenziert und ob sie eindeutig an diese oder jene physiologischen Vorgänge gebunden sind. Die konsequente nativistische Annahme, sie seien genau so wie die Richtungen differenziert den Sinnespunkten des Einzelauges bildungsgesetzlich zugeordnet, läßt sich sicher nicht aufrecht erhalten; wenn überhaupt etwas bildungsgesetzlich präzisiert ist, dann können es nur die Effekte der Querdisparation sein. Die elementaren Leistungen der Tiefenunterscheidung, deren Maß die Tiefensehschärfe bildet, beruhen zunächst auf der Verschiedenheit der Lokalzeichen von Netzhautpunkten, die man als „benachbart" zu bezeichnen hat, wenn man die korrespondierenden „identisch" nennt, also auf einer Einrichtung, die wir schon als angeboren angenommen haben. Nur kommt diese Verschiedenheit nicht in einem Unterscheidungsakt zur Geltung, sondern wird in anderer Weise psychisch verwertet. Allerdings nicht unter allen Umständen, und daraus könnte man zu schließen versucht sein, dieser Verwertungsmechanismus beruhe auf einer durch Uebung erworbenen Einrichtung. Dieser Schluß wäre nicht bündig, doch gibt es auch keine Tatsachen, die zu der entgegengesetzten Auffassung zwingen. So muß also, wie ich glaube, unsere Hauptfrage für die Tiefenwahrnehmung gerade an dem wichtigsten Punkte offen bleiben: eine empiristische Auffassung ist hier durchaus möglich.

Literatur. ***Helmholtz,*** *Handbuch der physiologischen Optik, 1. Aufl., 1856/66, 3. Aufl.,* 3. *Bd. mit Anmerkungen von v. Kries, 1910.* — ***Aubert,*** *Physiologie der Netzhaut, 1865.* — ***Stumpf,*** *Ueber den psychologischen Ursprung der Raumvorstellung, 1873.* — ***Hering,*** *Raumsinn des Auges, Augenbewegungen. In Hermanns Handbuch der Physiol.,* 3, 1, *1879.* — ***Bourdon,*** *La perception visuelle de l'espace, 1902.* — ***Zoth,*** *Augenbewegungen und Gesichtswahrnehmungen. In Nagels Handbuch der Physiol. des Menschen,* 3. *Bd., 1905.* — ***Witasek,*** *Psychologie der Raumwahrnehmung des Auges, 1910.* — ***Henri,*** *Ueber die Raumwahrnehmungen des Tastsinns, 1898.* — ***Thunberg,*** *Physiologie der Druck-, Temperatur- u. Schmerzempfindungen. In Nagels Handbuch, 3.*

Von neueren Einzelarbeiten: ***Hillebrand,*** *Die Heterophorie und das Gesetz der identischen Sehrichtungen, Zeitschr. f. Psychologie,* 54, *1910.* — ***Poppelreuter,*** *Ueber die Bedeutung der scheinbaren Größe und Gestalt für die Gesichtsraumwahrnehmung, ebenda.* — ***Derselbe,*** *Beiträge zur Raumpsychologie, ebenda,* 58, *1911.* — ***Blumenfeld,*** *Untersuchungen über die scheinbare Größe im Sehraume, Ebenda,* 65, *1913.* — ***Jaensch,*** *Zur Analyse der Gesichtswahrnehmungen, ebenda, Ergänzungsband* 4, *1909.* — ***Derselbe,*** *Ueber die Wahrnehmung des Raumes, ebenda, Ergänzungsband* 6, *1911.* — ***Pauli,*** *Grundfragen der Photometrie. In „Die Naturwissenschaften", Heft 41, 1913 (dort: Liter. über Sehschärfe).* — ***Bühler,*** *Die Gestaltwahrnehmungen,* I, *1913.* — *Die Arbeiten* ***von Freys*** *über den Tastraum, zusammengestellt und besprochen von Pauli in: Archiv für die gesamte Psychologie,* 28, *1913.* — *Dazu kam noch:* ***von Frey,*** *Neuere Untersuchungen über die Sinnesleistungen der menschlichen Haut (eine zusammenfassende Darstellung). Fortschritte der Psychologie,* 2, *1914.*

K. Bühler.

B. Zeitsinn.

1. Allgemeines. Der Name „Zeitsinn" bezeichnet die Fähigkeit zur Wahrnehmung der Dauer und der Zeitordnung von Ereignissen. Ein besonderes Organ besitzt dieser „Sinn" nicht und selbständige spezifische Bewußtseinsinhalte vermittelt er uns auch nicht, vielmehr sind es nur unselbständige Momente der Sinneseindrücke und der psychischen Akte, die in der Zeitanschauung zum Bewußtsein kommen. Diese Zeitdaten bilden eine Ordnung, deren Strukturgesetze durch einen Vergleich mit den anderen Ordnungen der Bewußtseinsdaten in ihrer Besonderheit erkannt werden können. Daß die Dauern echte Größen sind wie die Raumstrecken, daß die Zeitordnung nur eine Dimension besitzt und ein Kontinuum bildet, das sind die wichtigsten von diesen Strukturgesetzen; die Verwandtschaft mit dem Raum

liegt danach auf der Hand. Die Tatsachen der Zeitanschauung lassen sich denn auch genau so gruppieren wie die der Raumanschauung; wir gehen von den einfachsten Zeitwahrnehmungen, der Feststellung des Nacheinander zweier momentaner Eindrücke, aus, leiten die Eindrücke der Dauer aus ihnen ab und betrachten dann die komplizierteren Gebilde, die sich auf mehrere Folgen oder Dauern aufbauen.

2. Sukzessionsschwellen und Sukzessionstäuschungen. Die einfachste Leistung des „Zeitsinns" besteht in der Auffassung der Gleichheit oder Verschiedenheit der Zeitlagen zweier momentaner Sinneseindrücke. Wählt man die Reize so, daß sich die Eindrücke nur noch ihrer Zeitlage nach unterscheiden können, dann wird beidemal genau derselbe Sinnesapparat in Erregung versetzt und es hängt in erster Linie von dem Grad seiner Trägheit ab, von welcher Grenze an die Zweiheit zum Bewußtsein kommt. Der Gesichtssinn mit seinen chemischen Erregungsprozessen in der Netzhaut ist darum schon in diesem Punkte den „mechanischen" Sinnen, nämlich dem Gehörssinn und Drucksinn unterlegen; schwache Lichtblitze müssen bei Helladaptation des Auges durch ein Zeitintervall von 42 bis 47 Tausendstel Sekunden ($=\sigma$), bei Dunkeladaptation sogar um ein doppelt so großes Intervall getrennt sein, wenn sie noch als zwei erkannt werden sollen, während für den Drucksinn der entsprechende Wert nur etwa 27 und für den Gehörssinn 16 resp. 2 σ beträgt. Die letzte Zahl (2 σ) wurde von Exner für sehr kurze tonlose Funkengeräusche gefunden und repräsentiert die „Zeitschwelle" des Gehörssinnes für die günstigsten Bedingungen.

Die bewußten Merkmale der Eindrücke, auf welche sich Unterscheidungen von Zeitlagen überhaupt und so auch diese Zweiheitsauffassungen als ihre primitivste Form stützen, werden zweckmäßig Temporalzeichen genannt. Daß sie vorhanden sind, ist eine jedenfalls vorderhand nicht weiter ableitbare Grundtatsache, auf der die ganze Zeitanschauung ebenso beruht wie die Raumanschauung auf der Tatsache, daß die Erregungen getrennter Sinnespunkte der Haut und der Netzhaut zu Eindrücken führen, die sich nach ihren Lokalzeichen voneinander unterscheiden lassen. Nur vermögen wir für die Entstehung der Temporalzeichen noch keine solch einfachen anatomisch-physiologischen Bedingungen anzugeben wie für die der Lokalzeichen.

Verbindet sich mit dem Unterschied der Zeitlagen zweier Eindrücke eine Ortverschiedenheit, dann kann man nach den Erfahrungen über die Raumschwellen, die unter denselben Bedingungen gefunden werden, erwarten, daß auch die Zeitlagenunterscheidung eine schärfere wird. Das trifft denn auch zu. Bietet man nämlich zwei gleiche momentane optische Reize unter einem nicht zu großen Gesichtswinkel (etwa 20 bis 60°) einem Auge und läßt den Ort in der Mitte zwischen beiden fixieren, dann erhält man für sehr geübte Beobachter eine Sukzessionsschwelle (50%-Schwelle nach der Konstanzmethode) von ca. 10 σ oder weniger, Werte, die also ganz nahe an die Sukzessionsschwelle für Funkengeräusche heranreichen (Berechnungen nach den nichtveröffentlichten Grundtabellen der Arbeit von Pauli). Daraus geht hervor, daß die Trägheit der Netzhautprozesse keine absolute Grenze für die Feinheit der optischen Zeitpunktunterscheidung bildet, eine Tatsache, die auch das sichtbare Wachsen und Verschwinden der Helligkeit bei momentaner optischer Reizung verständlich macht und darauf hinweist, daß die absoluten Grenzen auch für die entsprechenden taktilen und akustischen Unterscheidungen nur mit orts- resp. qualitätsverschiedenen Reizen dürften bestimmt werden können. Die nichtzeitliche Verschiedenheit der Reize darf aber nicht zu weit gehen, sonst werden die Schwellen wieder größer; Benussi fand bei binokularer Beobachtung zweier symmetrisch zum Fixationspunkt gelegenener Reize eine Sukzessionsschwelle von 46 σ (nach größerer Uebung 37 σ), ein Wert, dessen Größe wohl zum Teil aus der Interferenz zweier hier sich die Wage haltender entgegengesetzter Zeitverschiebungstendenzen erklärt werden muß. Die Ortsverschiedenheit zweier Reize bedingt nämlich unter gewissen Umständen einen konstanten Fehler, d. h. eine Verschiebung, durch die bei zwei gleichzeitigen Reizen der eine Eindruck früher als der andere oder gar eine objektive Sukzession der Reize in der Auffassung umgekehrt erscheint. So wird z. B. bei monokularer Beobachtung und unter neutralen Auffassungsbedingungen, wenn die Reize symmetrisch zu dem Fixationspunkt liegen, das Früthererscheinen des temporalwärts auftretenden Eindrucks begünstigt. Bei der binokularen Beobachtung tritt nun nach Benussi eine solche „Zeitverschiebung" nicht auf, aber die Sukzessionsschwelle ist relativ groß; man wird annehmen dürfen, daß beides auf eine Kompensation der beidäugigen Zeitverschiebungstendenzen zurückzuführen ist.

Das Phänomen der Zeitverschiebung selbst ist abhängig von gewissen Faktoren der Auffassung, die man früher unter dem Sammelnamen „Aufmerksamkeit" aufführte, jetzt aber allmählich zu differentiieren beginnt. Man beleuchte gleichmäßig und momentan durch einzelne Induktionsfunken, die durch eine lange Geißlerröhre schlagen, eine Reihe von Oeffnungen in einem dunklen

Kasten und man wird feststellen können, daß sich eine Aufhellungssukzession und zwar willkürlich in der einen oder anderen Richtung und nahezu unabhängig von der Lage des Fixationspunktes sehen läßt; es kommt nur auf die Erwartung an, die man der Erscheinung entgegenbringt, und ohne ausdrückliche Einstellung pflegt die Sukzession nur deshalb mit dem Fixationspunkt zu beginnen, weil sie diesem seiner Funktion nach von vornherein zugute kommt. Früher nahm man vielfach an, die „Aufmerksamkeit" beschleunige den Eintritt der bevorzugten Empfindung und bringe dadurch die Zeitverschiebung zustande. Das war unrichtig, an der Sukzession der Empfindungen selbst wird nichts geändert und die Aufmerksamkeit an sich ist es auch nicht, was die Zeitverschiebung erzeugt (vgl. darüber den Artikel „Aufmerksamkeit", 3.).

Die ersten Anregungen zur Beobachtung von Zeitverschiebungen gingen von der Astronomie aus und die Experimente Wundts und seiner Schüler, die den Namen „Komplikationsversuche" erhielten, waren darauf angelegt, den persönlichen Fehler, der bei Sterndurchgangsbeobachtungen nach der Auge- und Ohrmethode auftritt, zu erklären. Dort sind die Zeitlagen disparater Sinneseindrücke, nämlich der optischen Eindrücke des Sterndurchgangs durch die Fäden des Fernrohrs und der akustischen Eindrücke der Schläge einer Pendeluhr zueinander zu bestimmen, bei den Komplikationsversuchen ließ man einen Zeiger vor einem Zifferblatt mit gleichförmiger Geschwindigkeit rotieren und verlangte von dem Beobachter, er solle die Stellung des Zeigers in dem Augenblick, wo ein Glockenschlag ertönte, bestimmen. Daß die Ergebnisse anders ausfallen bei geringer als bei großer Geschwindigkeit des Zeigers, anders wenn eine bestimmte Marke des Zifferblatts im voraus ins Auge gefaßt werden kann, als wenn die Beachtung in erster Linie dem akustischen Eindruck zugewendet wird, und einiges andere steht fest, aber eine befriedigende psychologische Erklärung dieser Tatsachen wird erst zu erwarten sein, wenn die neueren Einsichten in die Prozesse der Auffassung von Sinneseindrücken auf solch verwickelte Erscheinungen ihre Anwendung finden können.

3. Die Auffassung und der Vergleich von Dauern. Die in einer Raumstrecke enthaltenen Orte können unbeschadet der Kontinuität des Streckeneindrucks noch unterschieden werden, ihre bewußten Ortswerte sind also in dem Eindruck der Ausdehnung nicht schlechthin untergegangen; ähnlich läßt sich auch das Nacheinander kleiner Zeitstücke in dem Eindruck der kontinuierlichen Dauer einer Empfindung noch erfassen. Wir werden annehmen dürfen, daß der Eindruck der Dauer genetisch ebenso mit den Temporalzeichen der kleinsten Zeitstücke einer Empfindung zusammenhängt wie der Eindruck einer räumlichen Ausdehnung mit den Lokalzeichen der kleinsten Raumstücke; man kennt diese „Integrationsprozesse" noch nicht genauer, weiß aber, daß es sich in beiden Fällen nicht um einfache Summationen handeln kann. Auch hier ist zu betonen, daß weder in der Wahrnehmung noch in der Vorstellung eine Reduktion auf Null gelingt; auch den Eindrücken der kürzesten Reize kommt eine gewisse bewußte Dauer zu, weder die mathematische Grenze zwischen irgend zwei aneinanderstoßenden Dauern noch das ausdehnungslose „jetzt" als die Grenze zwischen Vergangenheit und Zukunft können wir adäquat wahrnehmen oder vorstellen.

Sind die Reize kurze Schlaggeräusche, z. B. Metronomschläge, die reizfreie Intervalle begrenzen, dann können die Dauern dieser Intervalle ebenso leicht und sicher erfaßt und miteinander verglichen werden wie diejenigen, die sich an kontinuierlichen Reizen gewinnen lassen und hier erhebt sich erst recht die Frage, wodurch es zu einer **Quantifizierung** der Zeitlagenunterschiede, in diesem Falle also der Unterschiede der Temporalzeichen der Grenzgeräusche, komme.

Bei „leeren" Raumdistanzen liegen die analogen Verhältnisse so: zwei Marken heben sich von einem homogenen Hintergrund ab und für die Größe des Distanzeindrucks wird stets ihre geradlinige Verbindung maßgebend, auch treten für die im Reiz nicht gekennzeichnete gerade Strecke leicht Vorstellungssurrogate auf. Auch die Zeitmarken heben sich von einem Hintergrund, die akustischen z. B. von der homogenen Stille oder einem Geräuschhintergrund ab, und man könnte vermuten, es käme zu einem entsprechenden Einspringen der Temporalzeichen dieser diffusen Geräusche oder anderer interkurrierender Empfindungen. Die Selbstbeobachtung findet denn auch, wenn es zur Größenauffassung eines (leeren) Intervalls kommt, stets irgendwelche Empfindungen, die meistens als Spannungszustände beschrieben werden, doch ist man über ihre Bedeutung noch nicht ganz im klaren. Die größten Zeitstrecken, die sich ohne andere Hilfen anschaulich erfassen und vergleichen lassen, gehen nicht über wenige Sekunden, etwa 3 bis 5 Sekunden hinaus, vielleicht liegt die Grenze für reizleere Zeiten noch etwas tiefer. Zur Auffassung dieser großen Zeiten gehört eine starke innere Aktivität des Beobachters, hat man es z. B. mit reizleeren Intervallen zu tun, dann müssen die Grenzeindrücke aktiv zusammengehalten werden, sonst wird die Verschiedenheit ihrer Zeitlagen wohl noch

bemerkt, aber nicht mehr exakt quantifiziert. Mittlere Zeiten von einer Sekunde und etwas weniger verlangen dieses aktive Zusammenhalten nicht mehr in demselben Grade, die Reize drängen sich vielmehr von selbst so zusammen, daß ihr Intervall als solches auffällt und weiter nach unten findet sich bei etwa $^1/_3$ Sekunde eine Grenze, von der an auch bei absichtlicher Anstrengung kein Entspannungseinschnitt zwischen den Geräuschen mehr erlebt werden kann; noch lange verschmelzen die beiden Empfindungen als solche nicht, aber sie drängen sich zusammen in ein und denselben Auffassungsakt ein, und es ist dem Beobachter nicht mehr wie bei größeren Zeiten möglich, sich nach der Auffassung des ersten Geräusches von ihm ab und dem zweiten zuzuwenden. Vor der eigentlichen Verschmelzung tritt, am deutlichsten bei Geräuschintervallen, von etwa 100 bis 50 σ das bemerkenswerte „Trillerphänomen" auf, ein Analogon zu der optischen Erscheinung des Flimmerns und zu entsprechenden Erscheinungen auf dem taktilen Gebiet; es ist hier so, daß die sinnliche Nachwirkung der vorausgehenden Empfindung noch nicht vorüber ist, wenn die folgende eintritt. Man kann kleine Anzahlen derart zusammengedrängter Eindrücke noch leidlich angeben, vermag auch, wenn sie sich intensiv oder qualitativ unterscheiden lassen, ihre Folgeordnung zu bestimmen, ist aber mehr geneigt, die Erscheinung als eine einzige nur noch nicht ganz kontinuierliche Empfindung denn als eine Mehrheit von Empfindungen zu bezeichnen.

An Trillern erfassen wir sicher keine Intervallgrößen im eigentlichen Sinn des Wortes mehr, sondern die G e s c h w i n d i g k e i t der Aufeinanderfolge der Geräusche und dies Kriterium der Geschwindigkeit bildet auch bei etwas größeren Distanzen die Grundlage des Vergleichsurteils, ja man kann es bis nahezu zu den größten anschaulich erfaßbaren leeren Intervallen hin willkürlich zur Urteilsgrundlage machen. Ausgefüllte Zeiten dagegen lassen bis zu recht kleinen Werten herab echte Dauereindrücke entstehen; konstante Töne mögen nach und nach bis auf 100 σ und weniger verkürzt werden, es sind immer noch echte Dauereindrücke und nicht etwa die Geschwindigkeiten der Aufeinanderfolge der beiden Phasen des Einsatzes und Aufhörens der Töne, auf die wir uns beim Zeitvergleich stützen.

Auf dem Gebiet der Zeitanschauung tritt sehr deutlich die Erscheinung der „absoluten" Eindrücke auf: gewisse Zeitstrecken imponieren als schlechthin groß, andere als schlechthin klein auch ohne einen Vergleich mit anderen Zeitstrecken. Wie bei anderen absoluten Eindrücken spielen zweifellos auch bei den zeitlichen gewisse unbewußte Maßstäbe, häufig erlebte und darum gut eingeprägte Mittelwerte, die unsere Einstellung gegenüber dem neuen Reiz bestimmen, eine Rolle. Darum kann dieselbe Zeit von etwa einer Sekunde das eine Mal absolut lang, das andere Mal absolut kurz erscheinen, je nachdem, was ihr vorausgegangen ist, daneben aber sind hier auch die besonderen Auffassungsbedingungen der Reize aus den extremen Gebieten an der Entstehung der absoluten Eindrücke mitbeteiligt: die Synthesenschwierigkeit bei langen Intervallen trägt mit bei zu der Entstehung des Eindrucks „lang", die Analysenschwierigkeit bei kurzen Intervallen zu der des Eindrucks „kurz".

Für den Vergleich von Zeitstrecken, sowohl für „ausgefüllte" wie für „leere", mag sich hier das Urteil auf Eindrücke von Dauern oder von Geschwindigkeiten der Aufeinanderfolge der Grenzempfindungen stützen, gilt das W e b e r sche Gesetz. Die Unterschiedsschwelle beträgt im Durchschnitt $^1/_{30}$ bis $^1/_{60}$ und kann nach großer Uebung bis auf $^1/_{100}$ sinken. Schwellenversuche deckten eine ganze Reihe von konstanten Fehlern auf, machten damit auf gewisse Täuschungsursachen des Zeitstreckenvergleichs aufmerksam und gaben wichtige Hinweise auf die Faktoren, von denen die Eindrücke der Dauer abhängig sind. Zunächst ist es von großer Bedeutung, ob sich der Beobachter während der objektiven Reiz- oder Intervalldauer auf die Gewinnung eines Zeitstreckeneindrucks konzentriert oder nicht, die Ablenkung von dem Zeitfluß durch eine anstrengende Nebenbeschäftigung führt zu einer Unterschätzung der verflossenen Zeitstrecke. Dann kommt es bei Intervallen auf die Beschaffenheit der Grenzempfindungen an, die günstigsten Bedingungen für den Zeitvergleich liegen nur dann vor, wenn die Grenzempfindungen einander gleich sind, jede Verschiedenheit kann zu Täuschungen führen.

Mit besonderer Sorgfalt ist der in mancher Hinsicht einfachste Fall des Intervallvergleichs untersucht worden, bei dem die Intervalle ohne Pause aneinanderstoßen: die Schlußmarke des ersten bildet zugleich die Anfangsmarke des zweiten. Wird hier nun der erste oder letzte von den drei Grenzeindrücken verstärkt oder sonstwie ausgezeichnet, dann isoliert er sich für das Bewußtsein, während sich die beiden anderen enger zusammenschließen, ihr Intervall erscheint kleiner als das andere. Eine Intensitätssteigerung bringt aber nicht nur eine Isolierung, sondern auch eine Verlängerung der sinnlichen Nachdauer des verstärkten Eindrucks mit sich und diese Nachdauer verlängert scheinbar ein Intervall, wenn sie seinem Endeindruck zukommt, während sie es verkürzt, wenn sie

seinen Anfangseindruck trifft. Wie die Intensitätssteigerung wirken auch andere Arten der Hervorhebung. Außerdem wird, wenn es sich um lange Zeitdistanzen handelt, das zweite gegenüber dem ersten überschätzt, während die früher allgemein angenommene entgegengesetzte Tendenz für kurze Intervalle in den neueren Untersuchungen von Benussi nicht nachgewiesen werden konnte.

Beim Vergleich zweier durch eine Pause getrennter Intervalle, die also durch vier Marken begrenzt werden, treten wieder andere Täuschungsfaktoren auf; da vereinigen sich naturgemäß je zwei von ihnen zu engeren Einheiten und der verkürzende Einfluß dieser Zusammenfassung ist um so größer, je geringer die Verschiedenheit der Grenzeindrücke an sich und je unauffälliger der Uebergangsschritt vom einen zum anderen ist. So wird z. B. ein durch kurze, verschieden hohe Töne begrenztes Intervall einem durch gleich hohe begrenzten gegenüber überschätzt, aber es kommt dabei nicht schlechthin auf den Tonhöhenunterschied, sondern auch auf die Auffälligkeit des musikalischen Intervalls der Töne an, ein Terzenschritt z. B. soll auffallender sein als ein Quintenschritt und darum ein durch Töne von Terzdistanz begrenztes Intervall gegenüber einem solchen, dessen Grenztöne im Verhältnis der Quinte zueinander stehen, überschätzt werden.

Es ist hier nicht möglich, alle über die Faktoren des Zeitstreckenvergleichs bekannt gewordenen Einzeltatsachen anzuführen, nur über die Kriterien, auf die sich die Urteile in diesen Versuchen stützen, ist noch ein Wort zu sagen. Bei längeren Dauern kann man deutlich konstatieren, daß die zweite Zeitstrecke während ihres Verlaufs der ersten innerlich gleichsam nachkonstruiert wird; das Ende der zweiten Zeitstrecke wird dem Beobachter an einem mehr oder minder genau bestimmten Zeitpunkt „fällig“ und er vermag einen verfrühten Abschluß an einem der Ueberraschung verwandten Erlebnis, einen verspäteten an dem Eindruck der Ueberfälligkeit, der gewöhnlich mit einer übermäßigen inneren Spannung einhergeht, festzustellen. Bei kleineren Dauern von etwa $^3/_4$ Sekunden oder weniger treten diese Phänomene ganz zurück, um bei Intervallen den Erscheinungen größerer oder geringerer Einheitlichkeit der Grenzeindrücke, einem stärkeren oder schwächeren Sichzusammendrängen Platz zu machen. Es ist noch nicht entschieden, ob diese Kriterien für die Dauernbeurteilung wesentlich und notwendig oder wieweit es etwa nur nützliche Nebeneindrücke sind, auf die die Urteile gelegentlich sich stützen, ohne unbedingt auf sie angewiesen zu sein. Daß sich die Eindrücke der Zeitdauer selbst nicht restlos in sie auflösen lassen, darf man mit demselben Recht behaupten, wie den Satz, daß sich die Eindrücke der Raumausdehnung nicht restlos in jene analogen Nebeneindrücke auflösen lassen, die man unter gewissen Bedingungen beim Raumstreckenvergleich regelmäßig findet.

Bei den kleinsten Intervallen unter etwa $^1/_3$ Sekunden stützt sich das Vergleichsurteil auf die Kriterien der größeren oder geringeren Geschwindigkeit der Aufeinanderfolge. Zur Wahrnehmung der Geschwindigkeit kann es überall dort kommen, wo zugleich die Dauer und irgendeine Veränderung an Eindrücken erfaßt wird.

4. Ueber die Pausen. In einer geordneten Folge von Tönen oder Geräuschen mag man wie in der Musik und der Sprache jedes ton- oder geräuschfreie Intervall als Pause bezeichnen; die psychologische Analyse wird alle jene leeren Zeitstrecken, deren Dauern erfaßt werden und die infolgedessen als wohlabgemessene Stücke in den Zeitkomplexen auftreten, Intervalle nennen und von den Pausen im engeren Sinn des Wortes unterscheiden. Läßt man im Experiment zwei durch eine Pause getrennte Intervalle vergleichen, dann werden objektiv durch die vier Grenzeindrücke drei reizfreie Zeitstrecken abgesteckt, für die Auffassung sind diese drei aber keineswegs gleichwertig, denn zu der Pausenzeitstrecke verhält sich der Beobachter ganz anders als zu den Intervallen, ihre Dauer wird ihm nicht zum Wahrnehmungsobjekt. Trotzdem erfüllt die Pause eine wichtige Funktion in dem Vergleichungsprozeß und kann unter Umständen sein Ergebnis bedeutsam beeinflussen. Als Optimum der Pausenlänge für den Zeitstreckenvergleich wurde durch Schwellenversuche eine Dauer von etwas weniger als 2″ (genauer 1,8″) ermittelt, ein Wert, der natürlich nicht scharf abzugrenzen ist. Pausen von 2 und mehr Sekunden nun bedingen bei kurzen Vergleichsintervallen einen konstanten Fehler im Sinn einer Unterschätzung des zweiten, bei langen Intervallen dagegen dürften sie unwirksam sein. Diese an sich nebensächliche Unterschätzungstatsache gewinnt dadurch eine Bedeutung, daß sie auf einen Einfluß des rückschauenden oder vorschauenden inneren Verhaltens des Beobachters oder beider zugleich in der Pause hinweist und dazu nötigt, dieses Verhalten einer genaueren Analyse zu unterwerfen.

Es wurde der Versuch gemacht, den Tatsachen durch die einfache Annahme gerecht zu werden, der Anstieg der Aufmerksamkeit während der Pause bringe es mit sich, daß das ihr folgende Intervall adäquater in seiner Eigenheit als (absolut) kleines resp. als (absolut) großes Intervall erfaßt werde. Allein dann müßte eine Pausenwirkung auch bei

großen Intervallen und zwar im Sinn einer Ueberschätzung des zweiten hervortreten, was neuerdings bestritten worden ist; ferner sieht man auch nicht ein, warum der in jedem Versuch nach dem Vorsignal eintretende Spannungsanstieg nicht in derselben Weise dem ersten Intervall zugute kommen sollte. Nein, die Täuschung muß in jenem Punkt begründet sein, in dem sich die Stellung des Beobachters zu dem einen und anderen Intervall wirklich unterscheidet: auf das erste schaut er nach Ausweis der Selbstbeobachtung in der Pause zurück und muß es irgendwie für den Vergleich festhalten. Das fällt für das zweite weg, denn das Urteil ist meist längst fertig, bevor noch einmal ein rückschauender Ueberblick eintreten könnte. Nun läßt sich weiter zeigen, daß die dadurch herbeigeführte Modifikation keine einfache Funktion der weiterfließenden (objektiven) Zeit ist, denn die Wirkung wird bei einer Verlängerung der Pause um das Mehrfache ihrer Dauer nicht gesteigert.

Was ist denn unter rückschauender Beachtung, was unter dem Festhalten eines Intervalleindruckes zu verstehen? Eine genauere Kenntnis dieser Vorgänge fehlt noch, es steht aber fest, daß es sich dabei nicht immer um ein erneutes Abstecken des Intervalls in der weiterfließenden Zeit handeln kann, denn bei längeren Intervallen erfordert der Rückblick beträchtlich weniger Zeit als das Intervall selbst beträgt. Damit dürfte die Tatsache im Zusammenhang stehen, daß man z. B. im Traum oder beim Phantasieren in wenigen Sekunden lange Ereignisketten wiedererleben und ihre Dauern scheinbar anschaulich erfassen kann. Von hier aus wird auch die Erkenntnis der „Vorstellungen“ von längeren Zeiträumen anzubahnen sein, soweit sie trotz ihrer Inadäquatheit und ihres schematischen Charakters der Anschaulichkeit nicht ganz entbehren.

5. Von den Zeitgestalten. Eine längere Reihe beachteter Eindrücke, die in mäßigen Zeitabständen einander folgen, treten im Bewußtsein zwangsmäßig zu Gruppen zusammen. Sind die Eindrücke von verschiedener Auffälligkeit oder liegen einige zeitlich näher beisammen, andere weiter auseinander, dann werden diese Momente für die Gruppenbildung maßgebend, sind dagegen alle Zeitstrecken zwischen den Eindrücken und diese selbst einander ganz gleich, dann kommt es zu rein subjektiven Gruppierungen und Hervorhebungen, die in hohem Grade der Willkür unterliegen und beliebig geändert werden können. Beim passiven Hinhören auf die Schlaggeräusche eines Metronoms tritt nach einiger Zeit, vielfach nach einer Phase der Unordnung langsam oder plötzlich ein Zeitpunkt ein, von dem an die Schläge in gleichen Gruppen und mit demselben Betonungsrelief innerhalb der Gruppen erscheinen, kurz es stellt sich ein regelmäßiger Rhythmus ein. Ein aufmerksamer Beobachter konstatiert, daß er aktiv an dieser Rhythmik beteiligt ist und ertappt sich gelegentlich auch auf kleinen Bewegungen der Hand, des Fußes oder Kopfes, durch die jenes Mittaktieren zum Ausdruck kommt. Manche Psychologen sehen diese motorischen Phänomene als notwendig für die Entstehung des subjektiven Rhythmus an, einige erklären sogar den Rhythmus schlechthin als ein motorisches Phänomen und berufen sich dabei auf die Tatsache, daß sich nicht alle Arten von Sinneseindrücken gleich gut für Rhythmisierungen eignen und von selbst dazu drängen, sondern nur solche, die eine enge Beziehung zu motorischen Erlebnissen bestimmter Art haben; eine Folge von gleichen optischen Eindrücken z. B. wird im allgemeinen nur durch entsprechende willkürliche Betätigung rhythmisiert, bei der das motorische Taktieren in der Regel im Vordergrund steht. Auch pflegt man in diesem Zusammenhang zu erwähnen, daß viele von unseren Körperbewegungen, darunter z. B. das Marschieren, von Natur aus rhythmisch verlaufen und daß sich eine Rhythmik zwangsmäßig auch bei einfachen Bewegungen einstellt, die man in rascher Folge möglichst gleichmäßig zu wiederholen versucht.

All das deutet in der Tat darauf hin, daß motorische Faktoren bei der Entstehung der Rhythmuserlebnisse eine wichtige Rolle spielen, beweist aber nicht, daß diese ohne sie nicht eintreten können und noch weniger, daß der Rhythmus nichts anderes als die motorischen Phänomene selbst sei; vielmehr gibt es viele Versuchsbedingungen, unter denen ganz geübte Beobachter nicht die Spur motorischer Beteiligung finden können, trotzdem ein ausgeprägter Rhythmus vorhanden ist. Und die Analyse der Rhythmuserlebnisse selbst zeigt deutlich zwei wesentliche Komponenten in ihnen auf, die beide nicht motorischer Natur sind, nämlich die Zusammenfassung je einiger Elemente zu Einheiten und das Betonungsrelief unter den Gliedern jeder Gruppe. Eine Wiederholung gleicher Gruppen bildet zwar in der Poesie und in der Musik die Regel, ist aber kein notwendiges Moment der Rhythmik. Die stärkere Betonung eines einzelnen unter sonst gleichen Eindrücken imponiert zunächst als eine Erhöhung seiner Intensität, die nicht von einer reizbedingten Intensitätssteigerung zu unterscheiden ist; die Tatsache aber, daß die stärkere Betonung auch einem Eindruck von merkbar geringerer Intensität zukommen kann, beweist, daß

das Betonungsrelief nicht einfach identisch ist mit einem Intensitätsrelief, ganz abgesehen davon, daß es sich auch auf rein qualitative oder örtliche Verschiedenheiten aufbauen kann.

Die Anzahl der unterscheidbaren und für die rhythmischen Betonungsreliefs verwertbaren Betonungsstufen ist nicht groß; zwischen die schlechthin betonten und die schlechthin unbetonten Elemente, mit denen die einfachen Zwei- und vielleicht auch Dreitakte auskommen, schiebt sich bei dem Vier- und Sechstakte eine Mittelstufe schwächer betonter Elemente ein und in noch komplizierteren rhythmischen Gebilden lassen sich wohl noch zwei weitere Zwischenstufen nachweisen, darüber hinaus aber dürfte die Zahl dieser Stufen nicht gehen; wo die Sprache mit ihnen nicht auskommt, hilft sie sich mit anderen Mitteln, z. B. mit Tonhöhenabstufungen, das ist der Melodie und geeigneten Pausen. Auch der Versuch, künstlich noch mehr Stufen z. B. in eine Reihe von Schlaggeräuschen einzuführen, gelingt nicht; wenn man einem gegebenen einfachen Rhythmus einen zweiten und diesem wieder einen dritten überordnet, dann kommt man, wenn die Zahl der sicher unterscheidbaren Betonungsstufen überschritten werden soll, an eine Grenze, von der an das tiefste Relief verwischt wird und verloren geht, sobald ein noch höheres hervortritt. Damit und nicht etwa mit dem Umfang des unmittelbaren Behaltens hängt es in erster Linie zusammen, daß die Anzahl der Elemente, die zu einer rhythmischen Einheit zusammengefaßt werden können, ohne daß ihre Ueberschaubarkeit leidet, eng beschränkt ist. Geht man von einem Dreitakt aus und bildet aus je zwei Untergruppen eine höhere Einheit, dann reicht man mit fünf Betonungsstufen bis zum 24-Takt; er dürfte die (praktisch wohl nie erreichte) theoretische Grenze für rhythmische Einheiten bilden.

6. Zur Theorie der Zeitanschauung. Eine Theorie der Zeitanschauung müßte zunächst über die Natur der physiologischen Korrelate der Temporalzeichen Aufschluß bieten. Man hat versucht, die elementare Unterscheidung zweier Eindrücke nach ihrer Zeitlage samt der einzigen Richtung des Vorher und Nachher, die es im Gebiete dieser Unterschiede gibt, mit der allgemeinen Gedächtnisfunktion in Zusammenhang zu bringen oder gar mit ihr zu identifizieren. Ein Zusammenhang dürfte in der Tat bestehen, es gäbe keine Erinnerung ohne die Fähigkeit, des Vergangenheitscharakters von Ereignissen bewußt zu werden; ob aber auch die Temporalzeichen auf der Gedächtnisfunktion beruhen, also etwa deshalb voneinander verschieden sind, weil in die späteren Eindrücke Nachwirkungen von den früheren eingehen, muß als zweifelhaft bezeichnet werden. Jedenfalls vermochte bis jetzt keine von den spezielleren Ausgestaltungen dieser Annahme der Kritik standzuhalten.

Von da aus wären dann erstens die Prozesse verständlich zu machen, durch welche die Eindrücke längerer Dauern zustande kommen und wäre zweitens die bewußte Stellungnahme des Subjekts zu der abfließenden Zeit zu klären, d. h. festzustellen, wie wir zur Auffassung des „jetzt“ kommen und wie uns jedes Jetzt unter den Händen einen Vergangenheitscharakter gewinnt, der sich weiter und weiter steigert. Der Zeitumfang des anschaulich bewußten Jetzt variiert von dem Minimum der anschaulichen Dauer bis etwa zu ihrem Maximum von mehreren Sekunden (psychische Präsenzzeit). Wieweit der anschauliche Vergangenheitscharakter reicht, steht nicht fest, doch wird man kaum fehlgehen, wenn man den Umfang z. B. bei Ereignissen, deren Zusammenhang miterfaßt wird, auf mehrere Minuten veranschlägt; fernere Vergangenheiten werden nur mit Hilfe indirekter Kriterien, also inadäquat erfaßt. Für die Zukunft, die wir mit Hilfe von Vorstellungen erwartend überblicken, dürften ungefähr dieselben Grenzen gelten.

Literatur. *Eine zusammenfassende Darstellung bietet:* ***Benussi***, *Psychologie der Zeitauffassung. 1913. — Von Einzelarbeiten seien besonders genannt:* ***Meumann***, *Beiträge zur Psychologie des Zeitsinns. Philos. Stud.*, 8, 9, 10, 12. — ***Schumann***, *Zur Psychologie der Zeitanschauung. Zeitschr. f. Psychol.*, 17 *u.* 18. — ***Schultze***, *Beitrag zur Psychologie des Zeitbewußtseins. Archiv für die ges. Psychol.*, 13. — ***Katz***, *Experimentelle Beiträge zur Psychologie des Vergleichs im Gebiet des Zeitsinns. Zeitschr. f. Psychol.*, 42. — ***Koffka***, *Experimentaluntersuchungen zur Lehre vom Rhythmus. Ebenda*, 52. — ***Pauli***, *Ueber die Beurteilung der Zeitordnung von optischen Reizen. Arch. f. Psych.*, 21. — ***Behn***, *Der deutsche Rhythmus und sein eigenes Gesetz. 1912.* — ***Michotte***, *Nouvelles recherches sur la simultanéité apparente. 1912.*

K. Bühler.

Zelle und Zellteilung.

Botanisch.

mylon u. a. b) Fette Oele und Fette. c) Wachs. d) Terpene, Harze, Kautschuk. e) Eiweißkörper, Eiweißkörner und Eiweißkristalle. f) Kalk- und Kieselsalze. g) Andere Inhaltskörper. 8. Membran: a) Formale Eigenschaften. b) Struktur. c) Chemische Charaktere. II. Ontogenie der Pflanzenzelle. 1. Wachstum der Zelle. 2. Kernteilung: a) Karyokinese, Vegetative und generative oder Reduktionsteilung, Zahl der Chromosomen, Individuelle Schwankungen und abnorme Vermehrung der Chromosomenzahlen; Größe der Chromosomen; Teilung der Centrosomen. Verhalten des Nukleolus bei der Teilung. Abnorme Teilungsbilder. Abweichende Teilungsbilder bei den Kryptogamen. b) Amitose. 3. Zellteilung: a) Querwandbildung. b) Freie Kernteilung, simultane Zellteilung, Vielzellbildung. c) Vollzellbildung (Verjüngung). d) Zerklüftung. e) Freie Zellbildung. f) Zellsprossung. g) Abnorme Zellteilungen. 4. Kernfusion. 5. Wachstum, Vermehrung und Metamorphose der Chromatophoren. III. Physiologie der Pflanzenzelle. 1. Aggregatzustand der lebenden Zellenteile; Bewegung: a) Ortsveränderung der Zellen. b) Plasmaströmung. c) Aggregatzustand und Bewegungsfähigkeit der Zellkerne und Chromatophoren. d) Orientierungsbewegungen. e) Plasma- und Kerndurchtritte. f) Gesetz der rechtwinkligen Schneidung. 2. Kohlensäureassimilation. 3. Wachstum. 4. Der Kern als Träger der Vererbung. 5. Physiologischer Tod der Zellen und ihrer Teile.

Einleitung. Historisches.

Unterwirft man irgendein Pflanzenorgan einer mikroskopischen Untersuchung, so läßt sich schon bei mäßig starker Vergrößerung meist mühelos feststellen, daß das ganze Gebilde aus zahlreichen kleinen, rundlichen oder kantigen Kammern sich zusammensetzt. Man hat diese Kammerung mit dem Bau der Bienenwaben verglichen und die einzelnen Kammern, aus welchen sich die Organe der Pflanzen aufbauen, als Zellen bezeichnet.

Mit dem zelligen Bau der Pflanzen ist eine der wichtigsten Eigenschaften genannt, welche die Gewächse unter sich und mit den Tieren gemeinsam haben; denn auch diese bestehen aus Elementen, die in allen wesentlichen Punkten den Bausteinen gleichen, aus welchen wir die Organe der Pflanzen zusammengesetzt finden; allerdings ist bei tierischen Objekten die Umgrenzung der einzelnen Zellen im allgemeinen nicht so deutlich wahrnehmbar, wie es bei den Zellen der Pflanzen der Fall zu sein pflegt. Diese sind — von wenigen Ausnahmen abgesehen — mit einer toten, festen Zellhaut oder Zellmembran ausgestattet, die den wesentlichen lebendigen Teil umschließt; die Zellen der Tiere sind nackt. Die lebendigen Anteile der tierischen wie pflanzlichen Zellen bestehen vor allem aus einer trüben, zähflüssigen Masse, dem Protoplasma oder Cytoplasma, und einem (seltener mehreren) deutlich umgrenzten Körperchen, dem Zellkern (Kern oder Nukleus), der allseits von dem Protoplasma umschlossen wird.

Bevor diese und andere Teile der Pflanzenzelle näher geschildert werden sollen, wird eine kurze Darlegung der geschichtlichen Entwickelung unserer Kenntnisse von der Zelle und ihren Teilen am Platze sein.

Die relativ großen Dimensionen, in welchen sich die Zellen der Pflanzen gewöhnlich zeigen, und die Leichtigkeit, mit welcher ihre Grenzen wahrgenommen werden können, machen es verständlich, daß es vegetabilische Objekte waren, an welchen nicht nur zum erstenmal „Zellen" wahrgenommen und als Bausteine des Ganzen erkannt wurden, sondern durch welche die Begründer der anatomischen Disziplinen auch zur Zellentheorie, d. h. zur Aufstellung der Lehre geführt wurden, daß alle Lebewesen lediglich aus Zellen und den von diesen geschaffenen Produkten zusammengesetzt seien.

Rob. Hooke, ein englischer Physiker, Mathematiker und Architekt, war der erste, der mit Hilfe des zusammengesetzten Mikroskops „Zellen" sah (1667); er untersuchte dünne Schnitte des Flaschenkorks und fand, daß dieser eine fein gekammerte Masse darstellte; der Vergleich des aus Zellen aufgebauten Objekts mit einer Bienenwabe stammt von ihm, ebenso der Terminus Zelle.

Der erste, der wissenschaftlich planmäßige Zellenforschung betrieb, war Marcello Malpighi; auch er arbeitete mit vegetabilischem Material und brachte in seiner Anatome plantarum (1675 bis 1679) den Nachweis vom zelligen Aufbau der Pflanzen. Malpighi unterscheidet bereits verschiedene Zellen- und Gewebeformen; die Zellen des Parenchymgewebes heißen bei ihm utriculi.

Das 18. Jahrhundert bringt nur geringe Fortschritte; um so schneller schreitet die Erkenntnis bald nach Beginn des 19. vorwärts. Moldenhawer, Treviranus, Meyen und H. v. Mohl sind hier an erster Stelle zu nennen. Die Bedeutung der Zellen als morphologische und physiologische Elementarorgane, die Identität der Zellen höherer Gewächse mit dem Körper einzelliger Pflanzen standen bereits fest, und in den 30er Jahren gelang schon an einigen Algen die Beobachtung der Zellenteilung (Dumortier 1832; Morren 1836; H. v. Mohl 1835). Auch bei den Phanerogamen erfolgt, wie Meyen 1838 beschreibt, die Zellvermehrung durch Zellenteilung an den Vegetationspunkten.

Ueber den Inhalt der Pflanzenzellen war freilich in den ersten drei Jahrzehnten des Jahrhunderts nicht viel bekannt, und das Wesen der Zelle lag für die Forscher

jener Zeit darin, daß sie ein allseits von einer Membran umschlossenes Gebilde darstellte. Selbst die Entdeckung der Strömung, die zuerst von Corti (1774) bei Wasserpflanzen am Zellinhalte wahrgenommen wurde und ähnliche Studien Treviranus' (1811) hatten zu keiner tiefgehenden Erforschung des Zellinhaltes anzuregen vermocht. Nur Stärke und Chlorophyll werden als Einschlüsse der Zellen genannt. Erst 1833 beschreibt Rob. Brown zum erstenmal den Zellkern, die „Areola" oder den „Nukleus", den er in den Staubfädenhaaren von Tradescantia und in anderen Objekten gefunden und als ständig wiederkehrenden Bestandteil der von ihm untersuchten Zellen erkannt hatte.

Die Kenntnis von diesem Gebilde und seinem regelmäßigen Auftreten wird bald für die weitere Entwickelung der Zellenlehre bedeutungsvoll. An sie knüpfen die Arbeiten Schleidens an, der die Genese der Zellen mit diesem Inhaltskörper in Beziehung zu bringen versucht (1838). Wo die Bildung neuer Zellen bevorsteht, ist nach Schleiden zunächst eine Anhäufung einer schleimigen Masse, die ungefähr dem Cytoplasma der modernen Autoren entsprechen mag, erkennbar. In ihr, dem „Cytoblastem", treten — wie Kristalle in der Mutterlauge — Körnchen auf, und um diese bildet sich der granulierte „Cytoblast", der Zellkern. Dann hebt sich von seiner Oberfläche eine Membran ab, die die Hülle der neuen Zelle darstellt.

Trotz des Rückschritts, den Schleidens Lehre gegenüber der von Meyen u. a. verfochtenen Auffassung von der Vermehrung der Zellen durch Teilung bedeutete, gewann sie dennoch eine große Nachfolgerschaft und namentlich durch ihren Einfluß auf die Erforschung der tierischen Zelle größte Bedeutung.

Was die tierischen Zellen betrifft, so hatte das Zeitalter des Mikrographen zwar mit den geformten Elementen des Spermas (Ham 1677), mit den roten Blutkörperchen (Leeuwenhoek 1715) bekannt gemacht; die ersten Beiträge zu einer wissenschaftlichen Zellenlehre lieferten aber erst im 19. Jahrhundert die Beobachtungen, die Purkinje, Valentin, Joh. Müller und Henle — gestützt auf die Ergebnisse der Botaniker — an Epithelien, an der Chorda dorsalis, dem Drüsengewebe und anderen durch deutlich wahrnehmbare Zellenstruktur ausgezeichneten Objekten gesammelt hatten. Die entscheidenden Arbeiten mit dem Nachweis der zellulären Struktur aller tierischen Organe lieferte Schwann. Er folgt Schleiden darin, daß er die Wichtigkeit des Zellkernes für das Wesen der Zelle und ihre Entwickelung anerkennt; gestützt auf die Ergebnisse seiner ontogenetischen Studien vermag er darzutun, daß alle Organe der Tiere aus Zellen oder aus deren Umbildungsprodukten sich zusammensetzen und findet, daß alle Zellen, die am Aufbau eines Organismus teilnehmen, vor allem in ihrer Entwickelungsgeschichte gemeinsame Züge haben.

Abgesehen von der irrigen, von Schleiden begründeten und von Schwann geteilten Auffassung von der Entstehung neuer Zellen lagen die bedenklichsten Schwächen der Schwannschen Lehre in der ungerechtfertigten Bedeutung, die von ihr der Membran der Zellen beigemessen wurde. Die Meinung, daß nicht nur jede Zelle eine Membran habe, sondern auch jedes von einer Membran umhüllte Gebilde wie die Zellkerne eben auf diese Eigenschaft hin als „Zelle" angesprochen werden dürfe („Relativität des Zellenbegriffs"), war einer gedeihlichen Entwickelung der Zellenlehre wenig förderlich.

Die Lehre, daß die morphologischen Einheiten, aus welchen die tierischen Gewebe sich aufbauen, von einer ähnlichen Membran umhüllt wären, wie die Zellen der Pflanzen, wurde schon 1840 von Purkinje bekämpft. Für ihn waren die Gewebe der Tiere vorzugsweise aus „Körnern" zusammengesetzt, die mit den Pflanzenzellen durch den Besitz von Kernen übereinstimmten, aber von jenen sich dadurch unterschieden, daß sie lange oder überhaupt dauernd ohne Membranhüllen blieben. Mit diesen Feststellungen Purkinjes war nicht nur der Unterschied zwischen Tier- und Pflanzenzelle gefunden, sondern auch schon die Aufmerksamkeit der Forscher auf die heute als plasmatische bezeichneten Teile der Zelle als ihre Hauptbestandteile gelenkt.

In den vierziger Jahren unterzogen Nägeli und H. v. Mohl die „gummi"ähnliche Substanz, die Schleiden in den Zellen der Pflanzen gefunden hatte, eingehenden chemischen und physikalischen Untersuchungen. Mohl nannte sie Protoplasma und zeigte, daß dieses die Substanz sei, welche die von Corti (s. o.) entdeckten Bewegungen ausführt. Ferdinand Cohn (1850) zeigte, daß alle Eigenschaften, die der „Sarkode" zukommen, d. h. der Substanz, aus welcher die niederen tierischen Organismen bestehen (Dujardin 1835), auch das Protoplasma umhäuteter Pflanzenzellen teilt. Daß auch der Inhalt der letzteren nicht dauernd an die Membran gefesselt zu bleiben braucht, sondern bei der Schwärmsporenbildung als nackte Masse sein Membrangehäuse verlassen kann, war ebenfalls schon bekannt und stellte einen weiteren

Punkt der Uebereinstimmung zwischen tierischen und pflanzlichen Zellen dar. Diese und andere Erfahrungen führten Max Schultze (1854 bis 1866) dazu, die alte Auffassung von der Zelle aufzugeben und eine zutreffendere Definition zu formulieren: „Eine Zelle ist ein Klümpchen Protoplasma, in welchem ein Kern liegt.“ Brücke und Kühne, de Bary und Cienkowski setzten an zoologischen und botanischen Objekten die Zellenstudien im Sinne Max Schultzes fort.

Die alte Schleiden-Schwannsche Lehre von der Zellbildung wurde durch die von Mohl und Nägeli angestellten Untersuchungen über Zellhaut und Zellinhalt und durch zahlreiche ontogenetische Untersuchungen über Scheitelzellen und Zellennetze gestürzt. Auf zoologischem Gebiet war es Kölliker, der als erster für die Kontinuität in der Entwickelung der Zellen eintrat und erkannte, „daß in der ganzen Reihe der Entwickelung der tierischen Gewebe, ebenso wie bei den Pflanzen, keine Zellenbildung außerhalb der schon vorhandenen sich finde, vielmehr alle Erscheinungen als die ununterbrochene Folge von Veränderungen ursprünglich gleich bedeutender und alle von einem ersten abstammender Elementarorgane aufzufassen seien“ (1844). Nach ihm haben namentlich Remak auf Grund seiner embryologischen Untersuchungen (1852, 1855) und Virchow für die schwierige Gruppe der Bindegewebe und für pathologische Zellbildungsprozesse die Entwickelungskontinuität dargetan (1852, 1855: „Omnis cellula e cellula“).

Wie sich bei der kontinuierlichen Entwickelung der Zellen ihr Inhalt, vor allem der Zellkern verhielt, blieb zunächst noch strittig.

Die Botaniker (Hofmeister u. a.) hielten lange an der Meinung fest, daß der Kern vor der Teilung der Zelle sich löste und später in den beiden Tochterzellen je ein Kern neu gebildet würde, — die an tierischen Zellen arbeitenden Forscher dagegen, Remak, Leydig, Joh. Müller u. a., nahmen an, daß der Kern erhalten bleibe, daß der Teilung der Zelle die des Kerns vorausgehe und dieser sich dabei strecke, sich einschnüre und dann in zwei Hälften zerfalle. Die Forschungsarbeit der letzten Jahrzehnte hat dargetan, daß bei tierischen und pflanzlichen Zellen stets Kernteilung der Zellteilung vorangeht. Für die tierische Zelle wurde der Nachweis, daß „omnis nucleus e nucleo“ sich entwickele, namentlich durch Auerbach, Bütschli, R. und O. Hertwig, Flemming, v. Beneden, Rabl und Boveri, für das Pflanzenreich durch Strasburger erbracht.

Was die Arbeit Strasburgers für die Erkenntnis der Pflanzenzelle bedeutet, wird auf den nachfolgenden Spalten noch ausführlich zu zeigen sein.

Literatur. *Zur Geschichte der Zellforschung.* — **R. Browne,** *On the organs and mode of fecund. in Orchideae a. Asclepiadeae, Transact. Linn. Soc.,* 16, *1833.* — **Brücke,** *Elementarorganismen, Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien 1861.* — **F. Cohn,** *Nachtr. z. Naturgesch. d. Protoc. pluvialis, Nova acta,* 22, *1850.* — **Dumortier,** *Rech. s. l. struct. comp. et le dével., des animaux et des végétaux, 1832.* — **Dutrochet,** *Rech. s. l. struct. intime des animaux et des vég., 1829.* — **Henle,** *Ueber d. Ausbreitung d. Epithelium im menschl. Körper, Müllers Arch., 1838.* — **R. Hooke,** *Micrographia or some physiol. descript. of minute bodies made by magnif. glasses, London Roy. Soc., 1667.* — **Kölliker,** *Die Lehre v. d. tierischen Zelle, Zeitschr. f. wiss. Bot., 1845.* — **Derselbe,** *Entwickelungsgesch. d. Cephalopoden, 1844.* — **Kühne,** *Unters. üb. d. Protopl. und die Kontraktilität, 1864.* — **Leeuwenhoek,** *Arcana naturae, 1715 bis 1722.* — **Malpighi,** *Anatome plantarum. London 1675 bis 1679.* — **Meyen,** *Phytotomie, 1830.* — **H. v. Mohl,** *Ueber d. Vermehrung d. Pflanzenzellen durch Teilung, 1835.* — **Derselbe,** *Die veget. Zelle, Wagners Handwörterbuch,* 4, *1853.* — **Derselbe,** *Ueber d. Bau d. porösen Gefäße der Dikot., Abh. Akad. München 1830.* — **Nägeli,** *Zellen, Zellbildung u. Zellwachst. bei d. Pfl., Zeitschr. f. wiss. Bot.,* 3, 4. — **Purkinje,** *Rezension über Schwann, Jahrb. f. wiss. Kritik, 1840.* — **Remak,** *Unters. über d. Entwickelung d. Wirbeltiere, 1855.* — **Schleiden,** *Beitr. z. Phytogenesis, Müllers Arch., 1838.* — **M. Schultze,** *Ueber Muskelkörperchen u. das, was man eine Zelle zu nennen habe, Müllers Arch., 1861.* — **Derselbe,** *Ueber d. Organismen d. Polythalamien, 1854.* — **Derselbe,** *D. Protopl. d. Rhizopoden u. d. Pflanzenzellen, 1863.* — **Schwann,** *Mikrosk. Unters. über d. Uebereinst. in der Struktur u. d. Wachst. d. Tiere u. Pfl., 1839.* — **Strasburger,** *Zellbildung und Zellteilung, 1. Aufl., 1875, 3. Aufl., 1880.* — **Treviranus,** *Vom inwendigen Bau d. Gewächse, 1806.* — **Virchow,** *Ueber die Identität v. Knochen-, Knorpel- u. Bindegewebskörperchen, Verh. phys. med. Ges. Würzburg 1852.* — **Derselbe,** *Zellularpathologie, Virchows Arch.,* 8, *1855.*

Zusammenfassende Darstellungen der Zellenlehre. **Delage,** *La struct de protopl. et les théories sur l'hérédité etc., 1895.* — **Flemming,** *Zellsubstanz, Kern- u. Zellteilung, 1882.* — **Gurwitsch,** *Morph. u. Biol. d. Zelle, 1904.* — **Heidenhain,** *Plasma u. Zelle, 1907.* — **Henneguy,** *Leçons sur la cellule, 1896.* — **O. Hertwig,** *Allg. Biol., 3. Aufl., 1912.* **Strasburger,** *Die Ontogenie d. Zelle seit 1875, Progr. rei bot.,* 1, *1, 1907.* — **Verworn,** *Allg. Phys., 4. Aufl., 1903.* — **Weismann,** *D. Keimplasma, 1892.* — **Wiesner,** *Die Elementarstruktur u. d. Wachst. d. leb. Subst., 1891.* — **Wilson,** *The cell in developm. and inherit., 2. edit. 1900.*

I. Morphologie der Pflanzenzelle.

1. Allgemeines. Größe und Form der Zellen.

Die Zellen der Pflanzen gleichen den der Tiere darin, daß auch sie im wesentlichen aus einer plasmatischen, den Zellkern umschließenden Masse (Protoplasma), für die seit Strasburger in der botanischen Literatur die Bezeichnung Cytoplasma sich eingebürgert hat, bestehen. Sie unterscheiden sich von den tierischen Zellen, wie schon oben auseinanderzusetzen war, namentlich durch den Besitz einer festen Membran, welcher der lebende Inhalt der Zelle unmittelbar anliegt, und die nur den niedersten Vertretern des Pflanzenreichs, den Schleimpilzen, den Flagellaten und wohl auch den Myxobakterien und ferner vielen schwärmenden Fortpflanzungszellen (Schwärmsporen, Spermatozoen u. a.) fehlt. Ferner zeichnen sich die Zellen der Pflanzen durch den Besitz geformter plasmatischer, farbloser oder pigmentierter Einschlüsse, der Chromatophoren, aus, die nur in den Zellen der Bakterien, Myxomyceten und Pilze völlig vermißt werden.

Die Größe der Pflanzenzellen schwankt innerhalb sehr weiter Grenzen. Die kleinsten einzelligen Organismen, die wir kennen — die Bakterien — sind pflanzlicher Natur; manche von ihnen sind so klein, daß sie an der Grenze dessen liegen, was uns die Mikroskope noch zu zeigen vermögen. Die Zellen der Spirochaete pallida sind unmeßbar dünn, und es ist noch nicht ausgemacht, ob es nicht sogar Organismen und Zellen von ultramikroskopischen Dimensionen gibt.

Andererseits liefert das Pflanzenreich auch Beispiele für erstaunlich große Zellenformate. Mehrere Zentimeter lang sind die dünnen, reich verzweigten Hyphenschläuche der Phycomyceten, und noch länger und noch voluminöser ist der Thallus mancher Schlauchalgen (Siphoneen), vor allem die weinbeerenähnlichen Valonien und die meterlangen Caulerpen, deren Vegetationskörper trotz seiner reichen Gliederung nur ein unseptiertes plasmaerfülltes Lumen besitzt, und insofern als einzellig bezeichnet werden darf.

Beide Extreme in den Dimensionen finden sich bei den Thallophyten; bei den Bryophyten, Pteridophyten und Phanerogamen halten sich die Zellen in mittlerer Größe, sind mit bloßem Auge nur ausnahmsweise noch deutlich erkennbar, werden aber bei mikroskopischer Untersuchung schon unter mittelstarken Systemen meist leicht wahrgenommen. Nur die Wurzelhaare (Rhizoiden), die Pollenschläuche, die ungegliederten Milchröhren, die Holz- und Bastfasern vieler Pflanzen und einige wenige andere Zellarten zeigen, daß auch den höheren Pflanzen die Fähigkeit zur Bildung sehr umfänglicher Zellenindividuen nicht völlig abgeht.

Die individuellen Schwankungen der Zellenvolumina erreichen selbst bei den mittelgroßen Zellen der höheren Pflanzen manchmal erhebliche Werte. Die Mittelwerte sind für die Gewebeformen bestimmter Arten charakteristisch und für diese erblich festgelegt (Sierp).

Hand in Hand mit der Größenentwickelung der Zellen geht die Entwickelung ihres lebenden Inhalts: die mäßig großen Zellen der Phanerogamen, Pteridophyten u. a. sind einkernig, während bei Siphoneen und Phycomyceten in dem Lumen der auffallend großen Zellen sehr zahlreiche Zellkerne liegen. Ihr Bau unterscheidet diese beiden Pflanzengruppen so wesentlich von der gekammerten Struktur, die im übrigen allen zu ansehnlichen Dimensionen heranwachsenden Pflanzen zukommt, daß Sachs jene als nichtzelluläre Organismen von den typisch vielzellig gebauten zu unterscheiden vorgeschlagen hat. Diese Unterscheidung durchzuführen wird aber namentlich durch das Auftreten vielzelliger Organismen, die in jeder Zelle ansehnlich viele Kerne beherbergen, sehr erschwert. Hansteins Unterscheidung in Monoplasten und Symplasten, d. h. einkernige und vielkernige Zellen, hat sich ebenso wenig eingebürgert wie der von Sachs vorgeschlagene Terminus Energide, als welche von diesem Forscher die aus einem Zellkern nebst der von ihm beeinflußten Plasmapartie bestehende Einheit bezeichnet werden sollte.

Die Form der Pflanzenzellen ist bei den höheren Gewächsen wenig abwechslungsreich: überall wiederholen sich dieselben kugeligen, polyedrischen, zylindrischen Parenchymformen und die langgestreckten Fasern der Prosenchymgewebe über die in dem Artikel „Gewebe der Pflanzen" näheres zu finden ist. Mannigfaltig gestaltete und verzweigte Zellformen finden sich nur ausnahmsweise, so namentlich bei den ungegliederten Milchröhren, den Spikularzellen, bei vielen Trichomen, seltener bei den Sklerenchymfasern. Von der reichen Verzweigung, zu der die großen Zellen vieler Phycomyceten und Siphoneen befähigt sind, war schon oben die Rede. Das einzellige Botrydium entwickelt unten einen reich verzweigten wurzelähnlichen Teil, oben eine große kugelige Blase; die Caulerpen übertreffen alles durch die blattähnliche Gestalt, die die oberen Teile ihrer reich gegliederten Zellen annehmen können. Ganz abenteuerliche Formen haben die mit hörner- oder extremitätenähnlichen

Gliedern ausgestatteten Zellen mancher Peridineen (Ceratium).

In allen diesen Fällen ist die feste Membran der formbestimmende und formerhaltende Teil der Zelle. Nackte Pflanzenzellen bleiben in der Form stets einfach und ungegliedert.

2. Cytoplasma und Vakuole.

Das Cytoplasma ist eine trübe, zähe Flüssigkeit, die der Zellhaut im ganzen Umfang der Zelle anliegt. Die Zellen der Bildungsgewebe pflegen vom Cytoplasma völlig erfüllt zu sein, während in ausgewachsenen Zellen ein mehr oder minder umfangreicher Anteil des Zellvolumens von Zellsaft in Anspruch genommen wird, d. h. einer wässerigen Lösung der verschiedensten Stoffe, die allseits vom Cytoplasma umschlossen wird. Wir nennen derartige im Cytoplasma liegende Zellsafttropfen Vakuolen. Sind mehrere oder viele Vakuolen in einer Zelle vorhanden, so bekommt das Cytoplasma grobschaumige Struktur. Liegt nur eine Vakuole in der Zelle, so liegt das Cytoplasma als dünner, oft erst nach besonderen Eingriffen (Plasmolyse, vgl. den Artikel „Turgor") wahrnehmbarer Schlauch (Primordialschlauch) der Zellwand an und durchzieht sehr oft in Form mehr oder minder zahlreicher dicker oder feiner, verzweigter oder unverzweigter Stränge und Fäden den Zellsaftraum (vgl. Fig. 1).

Die das Lumen jugendlicher Zellen erfüllende Plasmamasse ist, wie sich bei näherer Untersuchung zeigt, nicht überall von gleicher Beschaffenheit; die feinen Körnchen und Saftbläschen (Mikrosomen), welche die Trübung des Cytoplasmas bedingen, fehlen in der äußersten, der Zellhaut anliegenden Schicht. Wir bezeichnen diese als Hautschicht, das sie aufbauende Plasma als Hyaloplasma (Pfeffer), das trübe körnchenführende als Polioplasma (Nägeli) oder Körnerplasma. Dieser Unterschied in der Beschaffenheit der äußeren und inneren Plasmaschichten kommt behäuteten und nackten Zellen in gleicher Weise zu.

Treten im Cytoplasma Vakuolen auf, so zeigt sich auch gegen sie das Cytoplasma von ähnlichen Hautschichten umgrenzt wie der Membran oder der Außenwelt gegenüber (Vakuolenhaut).

Körnerplasma und Hyaloplasma dürfen nicht als zwei nebeneinander vorkommende Arten des Cytoplasmas aufgefaßt werden, sondern sind nur verschiedene Erschei-

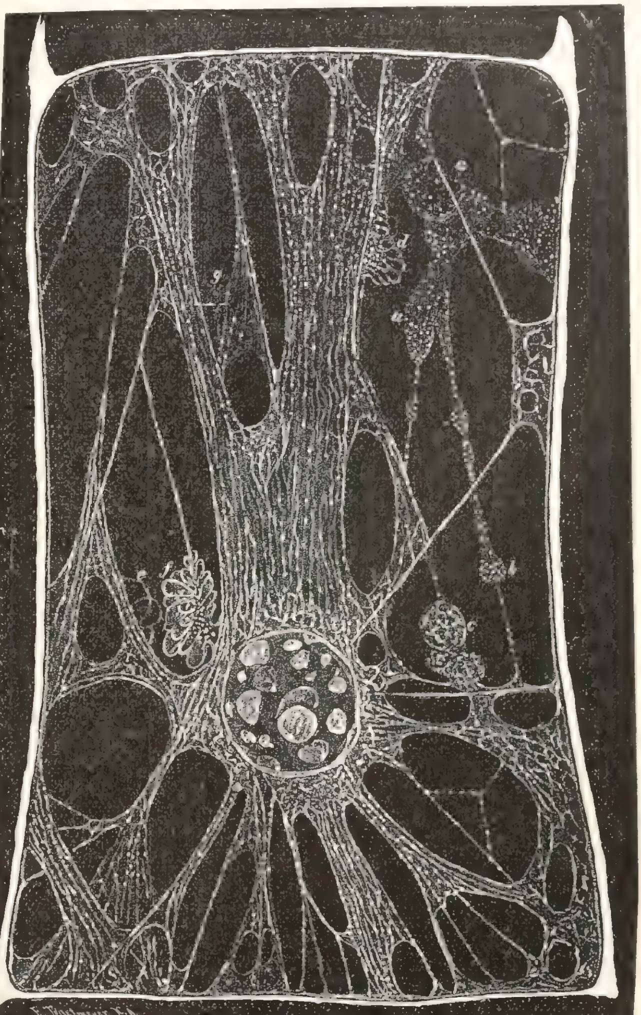


Fig. 1. Cytoplasmaverteilung in der Zelle (Haar von Cucurbita pepo); die Membran ist weiß eingetragen; der Plasmaschlauch, der ihr anliegt, ist außerordentlich dünn; von dem Kern gehen nach oben ein mächtiger Cytoplasmastrang, nach unten sehr zahlreiche zartere Stränge zur Membran. Erklärung der Buchstaben im Text. Nach M. Heidenhain.

nungsformen derselben lebendigen Substanz: aus Körnerplasma kann stets körnchenfreies Hyaloplasma werden, wenn z. B. durch Verwundung die innen liegende Masse des Körnerplasmas bloßgelegt wird; an der neuen Oberfläche bildet sich aus diesem eine Schicht Hyaloplasma, indem die Körnchen nach innen gedrängt werden. Es darf daher angenommen werden, daß diese Grundsubstanz des Körnerplasmas mit der körnerfreien Materie des Hyaloplasmas identisch ist.

Desgleichen haben wir es mit verschiedenen Erscheinungsformen der nämlichen Cytoplasmasubstanz zu tun, wenn wir in derselben Zelle alveolär, d. h. wabig gebaute und fibrilläre oder faserige Cytoplasmaanteile nebeneinander vorkommen sehen. In Figur 1 ist die fibrilläre Struktur der zentralen kräftigen und auch der schwächeren Plasmastränge deutlich erkennbar. Bei a und b liegen breiige Plasmatropfen bei c, d, e und f mehr oder minder deutlich alveoläre Massen; bei g und an anderen Stellen zeigt sich das Cytoplasma in Form segelartig ausgespannter Lamellen. Es kann nicht zweifelhaft sein, daß die fibrilläre Struktur der Stränge durch das Strömen des Plasmas zustande kommt; die Fibrillen sind alle in der Richtung des Stromes eingestellt, und mit Haberlandt werden wir in dem Fibrillensystem nichts anderes als ein in die Länge gezogenes Maschenwerk sehen, dessen isodiametrische Saftbläschen zu kanalartigen Formen gestreckt worden sind. Mit Němec besondere reizleitende Strukturen in den fibrillären Plasmasträngen zu sehen liegt kein Grund vor.

Die ungleichen Strukturen, die das Cytoplasma in verschiedenen Teilen einer Zelle erkennen lassen kann, führte Strasburger zur Unterscheidung von Kinoplasma und Trophoplasma. Die Termini sind insofern nicht glücklich gewählt, als sie eine Einsicht in die Physiologie der verschiedenen Plasmaformen vortäuschen können, von der wir noch fern sind. Dennoch haben sich die Ausdrücke in der cytologischen Literatur mehr eingebürgert als die von demselben Forscher in Vorschlag gebrachten Termini Filarplasma und Alveolarplasma, welche die Strukturunterschiede der beiden Plasmaformen zum Ausdruck bringen. Das fibrillär gebaute Kinoplasma wird namentlich bei den Teilungen der Zellkerne (s. u., vgl. Fig. 24, 30, 39 u. a.) an diesen sichtbar und liefert die Strahlen um die Centrosomen (s. S. 760 und vgl. Fig. 8). Zum Kinoplasma rechnet Strasburger aber auch die Hautschicht der Zelle und die Kernwandung (s. S. 759), während er die Vakuolenwände für trophoplasmatischen Ursprungs zu halten geneigt ist. Diese verschiedenen kinoplasmatischen Gebilde für stofflich übereinstimmend oder einander verwandt zu halten oder sie entwicklungsgeschichtlich miteinander in Beziehung und in einen Gegensatz zu den trophoplasmatischen Anteilen der Zellsubstanz zu bringen, ist freilich nur eine Hypothese und, wie ich glaube, keine besonders wahrscheinliche. Beobachtungen am Embryosack von Lilium Martagon führten Strasburger 1908 zu der Meinung, daß das Trophoplasma unter dem Einfluß der den Nukleolus aufbauenden Stoffe zu Kinoplasma verwandelt werde; um die ins Cytoplasma gelangten Nukleolen bilden sich kinoplasmatische Strukturen aus. —

Im allgemeinen bedeutet die Membran, wie bereits aus dem oben Gesagten hervorgeht, vollkommene Umhüllung des Cytoplasmas und Scheidung benachbarter Protoplasten voneinander; jedoch bedarf der Satz auch für umhäutete Zellen mehrfacher Einschränkung.

Eine im Pflanzenreich allgemein verbreitete Erscheinung ist die Verbindung benachbarter Zellen durch Plasmodesmen. Diese stellen äußerst feine Plasmafäden dar, welche von den Protoplasten benachbarter Zellen her schon frühzeitig in die Membran hineinwachsen und in dieser aufeinandertreffen. Eine Verschmelzung der beiden Plasmazäpfchen tritt nach Strasburger nicht ein. Die bevorzugten Orte, an welchen sich die Plasmodesmen entwickeln, sind die Stellen, welche später als Schließhäute von

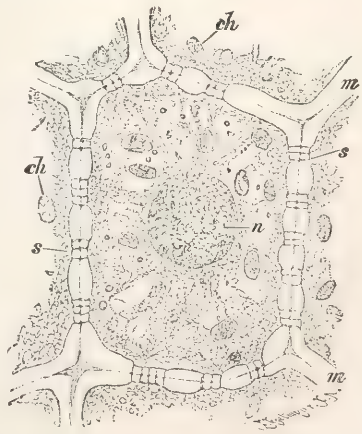


Fig. 2. Plasmodesmen. Zelle aus dem Rindengewebe der Mistel (nach Quellung und Färbung der Wände m); ch Chromatophoren. s Schließhäute der Tüpfel. n Zellkern. Nach Strasburger.

Tüpfeln erscheinen; diese pflegen von einer ansehnlich großen Zahl Plasmodesmen perforiert zu sein (vgl. Fig. 2, aggregierte Plasmodesmen); jedoch können die Plasmo-

desmen auch als solitäre (Kohl) d. h. einzeln an beliebigen Stellen der verdickten Zellwand diese durchsetzen. Durch die Plasmodesmen werden die Protoplasten eines vielzelligen Organismus miteinander zu einem einheitlichen kontinuierlichen Körper lebender Substanz verbunden. Bei der Stoffwanderung und Reizleitung spielen sie vermutlich eine bedeutsame Rolle.

Nach Strasburger sind die Plasmodesmen Abkömmlinge der Hautschicht des Cytoplasmas. Hierin gleichen sie den Geißeln oder Cilien, die uns hier interessieren, weil auch mit ihnen plasmatische Gebilde gegeben sind, die außerhalb der Zellwand liegen. Die Cilien behäuteter Zellen kommen dadurch zustande, daß an sehr eng umschriebenen Stellen das Cytoplasma durch die Membran hindurchwächst und außerhalb der Zellhaut sich als zarter, aber sehr zäher Faden entwickelt.

Extramembranöses Plasma, welches vorübergehend außerhalb der Zellwand leben und wirken, andererseits auch wieder in das Lumen der Zelle zurückgelangen kann, findet sich bei den beweglichen Diatomeen (vgl. den Artikel „Bewegungen der Pflanzen"), vielleicht auch bei den Peridineen.

Jugendliche Zellen sind noch völlig mit Cytoplasma erfüllt; während ihres späteren Wachstums erfährt das Cytoplasma, wie schon oben zu erörtern war, keine der Volumenzunahme der Zellen entsprechende Vermehrung; vielmehr tritt im Innern des Cytoplasmas eine mehr oder minder reichliche Ausscheidung von Flüssigkeit ein, die so reichlich sich ansammeln kann, daß bei erwachsenen Zellen weitaus der größte Teil des Zellenlumens von Zellsaft erfüllt ist. Dieser füllt einen oder mehrere durch Plasmalamellen getrennte Räume, deren Form und Verteilung von den Kapillaritätsgesetzen bestimmt wird. Neben den großen Zellsaftanhäufungen kommen im Cytoplasma noch kleinere Saftbläschen vor, die ihm bei reichlicher Einlagerung ein grobschaumiges Aussehen geben können. Alle Zellsaftansammlungen im Cytoplasma — gleichviel ob groß oder klein — heißen Vakuolen.

Von der Plasmahaut, welche die Vakuolen umschließt, und die sich nicht selten durch besondere Derbheit auszeichnet, war schon oben die Rede. Es ist nicht schwer, durch mechanische oder chemische Eingriffe das Cytoplasma bis auf die Vakuolenhäute zu zerstören oder diese von dem übrigen Cytoplasma zu trennen. de Vries und Went haben die von ihren lebenden plasmatischen Wänden umspannten Vakuolen als Tonoplasten bezeichnet und in ihnen besondere Organe der Zelle zu finden geglaubt, die sich durch Teilung vermehren. Da in dem die Ontogenie der Zelle behandelnden Kapitel auf diese Gebilde nicht mehr zurückgekommen werden soll, sei schon hier bemerkt, daß jene Theorie unhaltbar ist; vielmehr können Vakuolen in nackten wie in umhäuteten Protoplasten neu im Cytoplasma entstehen (Pfeffer). Sie sind nichts anderes als tote Flüssigkeitstropfen im Cytoplasma, das ander den Tropfen berührenden Grenzfläche zu einer derben Haut wird.

Kontraktile oder pulsierende Vakuolen, d. h. solche, die sich rhythmisch zusammenziehen und wieder vergrößern und bei der Kontraktion oder Systole einen Teil ihres Inhalts in das Cytoplasma ergießen, treten bei Flagellaten und Myxomyceten, den Zoosporen und schwärmenden Gameten der Pilze und Algen auf; bei den Volvocineen liegen häufig zwei pulsierende Vakuolen in je einer Zelle, in den Plasmodien der Schleimpilze zahlreiche. Nach Dodel-Port und Strasburger verstreichen von einer Systole bis zur nächsten bei den Schwärmern von Ulothrix 12 bis 15 Sekunden. Vgl. auch den die Bewegungen der Pflanzen behandelnden Artikel.

Die in den Vakuolen enthaltene Flüssigkeit gibt meist saure Reaktion und enthält in Lösung die verschiedensten anorganischen (Nitrate, Sulfate, Phosphate) und organischen Stoffe; unter letzteren sind Kohlehydrate (Traubenzucker, Rohrzucker, Inulin), organische Säuren und deren Salze (Apfelsäure, Weinsäure, Oxalsäure), Amidoverbindungen, Glukoside, Alkaloide und Farbstoffe die wichtigsten. Farbige Zellsäfte finden sich vor allem in den Zellen blauer, blauroter oder rosenroter Pflanzenteile; das in ihnen enthaltene Anthocyan oder Blumenblau zeigt sich in roter Form, wenn der Zellsaft sauer reagiert — in blauer bei alkalischer Reaktion. Zusatz von Säuren oder Alkalien verursacht Farbenumschlag von Blau in Rot bzw. umgekehrt.

Braune und gelbe Vakuolensäfte sind nur für Blüten bekannt; die schwarzen Flecke der Blüten von Vicia faba u. a. bekommen ihre Färbung durch einen braunen Blütenfarbstoff (Anthophaein), der auch bei vielen Orchideen (Coelogyninae) auftritt; die gelbe Farbe der Blüten von Primula, Digitalis lutea, Linaria vulgaris u. a. wird bedingt durch das zellsaftlösliche Antochlor (Anthoxanthin).

Die Konzentration der Lösung, welche die Vakuolen füllt, kann so steigen, daß Uebersättigung eintritt und die gelösten Stoffe ausfallen. In anthocyanhaltigen Zellen vieler Objekte fällt der Farbstoff in Form von Ballen (Blumenblätter von Pelargonium zonale) oder Kristallen aus (Rotkraut, Begonia maculata u. a., Molisch).

In den Vakuolen der Closterien fallen Gipskriställchen aus, im Zellsaft von Bromeliaceenblattzellen gerbstoffähnliche Tröpfchen (Wallin) u. dgl. m.

Beispiele für geformte Inhaltsbestandteile, die aus dem Cytoplasma in die Vakuole geraten können, liefern die Tanzkörperchen der Hefezellen.

In den Valoniazellen gibt der voluminöse Zellsaftraum den Tummelplatz für parasitisch lebende Mikroorganismen ab.

Unter abnormen Bedingungen kann das Cytoplasma verschiedenartige degenerative Veränderungen erfahren. Vakuolige Degeneration, welche dem Cytoplasma eine mehr oder minder grobschaumige Struktur gibt, tritt ein, wenn lebende Zellen in Wasser liegen, ferner nach Einwirkung von alkalischen Mitteln, nach Verwundung, in hungernden Zellen usf. Nach Degen ist die nach Alkalibehandlung eintretende Vakuolisation des Cytoplasmas zurückzuführen auf die Entstehung von Lösungsvakuolen, die sich rings um die von den Alkalien ausgefällten Niederschlagspartikel bilden. Němec sah bei Plasmolyse erst Niederschläge, später Vakuolen im Cytoplasma entstehen. Körnige Degeneration, bei der sich Cytoplasma und Vakuolen mit Granulis füllen, erfolgt z. B. bei Säurebehandlung oder nach Wasserentziehung durch Plasmolyse. Nach Berthold können aus den in den Zellen enthaltenen übersättigten Lösungen auch nach Erschütterungen Niederschläge ausfallen.

Sehr merkwürdige Veränderungen spielen sich an Cytoplasma und Vakuole bei dem als Aggregation (Darwin, de Vries) bezeichneten Vorgang ab. In den Tentakelzellen von Drosera wird nach mechanischer oder chemischer Reizung die große zentrale Vakuole in mehr oder minder zahlreiche kleine zerlegt; das Volumen des Cytoplasmas nimmt dabei zu. Bei hinreichend kräftiger chemischer Reizung werden in den Vakuolen gleichzeitig noch Gerbstoff- und Eiweißniederschläge sichtbar. Bokorny hat gezeigt, daß auch die Zellen vieler anderer Pflanzen nach Einwirkung von schwach alkalischen Medien, besonders von Koffeinlösung, dieselben Veränderungen durchmachen. Dieselben Reagentien bewirken Ausfällung farbloser Körnchen (Proteosomen). —

Besonders große Granula, die im Cytoplasma unter verschiedenen Bedingungen — Temperaturerniedrigung, Plasmolyse, Welken, Verwundung, Einwirkung von Giften — ausfallen, sind die sogenannten extra-nuklearen Nukleolen (Němec). Hydropische Degeneration, welcher stark wachsende, unzureichend ernährte Zellen verfallen, wird an Verarmung des Cytoplasmagehalts, gleichzeitig an Schwund der Kern- und Chromatophorenmasse erkannt. Besonders weit gehen diese Veränderungen der Zellen und des Zelleninhalts bei Entstehung der hyperhydrischen Gewebe (vgl. den Artikel „Pflanzenkrankheiten").

Feste Koagulationspfröpfe bilden sich nach Verwundung besonders großer Zellen (Siphoneen, Milchröhren, Brennhaare).

Ueber die feinere Struktur des Cytoplasmas und über seine chemischen Qualitäten wird in dem die tierische Zelle schildernden Artikel berichtet werden; auf seine physikalischen Eigenschaften wird unter „Physiologie der Zelle" hinzuweisen sein.

Literatur[1]. ***Th. Bokorny***, *Ueb. d. Einwirkung basischer Stoffe auf d. lebende Protopl., Jahrb. f. wiss. Bot.*, 19, *206, 1888.* — ***G. Haberlandt***, *Ueber fibrilläre Plasmastrukturen, Ber. d. D. Bot. Ges.*, 19, *569, 1901.* — ***F. G. Kohl***, *Dimorphismus d. Plasmaverbindungen, Ber. d. Bot. Ges.*, 18, *361, 1900.* — ***Fr. Kuhla***, *Die Plasmaverbind. bei Visc. alb., Bot. Zeitg.*, 58, *29, 1900.* — ***A. Meyer***, *Die Plasmaverbind. u. d. Fusionen der Pilze der Florideenreihe, Bot. Zeitg.*, 60, *139, 1902.* — ***H. Molisch***, *Ueber amorphes u. kristallis. Anthocyan, Bot. Zeitg.*, 63, *159, 1905.* — ***B. Němec***, *Ueb. Ausgabe ungelöster Körper in hautumkleideten Zellen, Sitz.-Ber. böhm. Ges. Wiss., 1899.* — ***Derselbe***, *D. Reizleitung u. d. reizleitenden Strukt. b. d. Pfl., 1901.* — ***W. Pfeffer***, *Z. Kenntn. d. Plasmahaut u. Vakuolen, Abh. sächs. Ges., 1890.* — ***Ed. Strasburger***, *Schwärmsporen, Gameten, pflanzl. Spermatozoiden u. d. Wesen d. Befruchtung, Histol. Beitr.*, 4, *1892.* — ***Derselbe***, *Ueber Cytoplasmastrukturen, Kern- u. Zellteilung, Jahrb. f. wiss. Bot.*, 30, *221, 1897.* — ***Derselbe***, *Zu d. jetzigen Stande d. Kern- u. Zellteilungsfragen, Anat. Anz.*, 8, *177, 1893.* — ***Derselbe***, *Ueber Protoplasmaverbindungen pflanzl. Zellen, Jahrb. f. wiss. Bot.*, 36, *493, 1901.* — ***Derselbe***, *Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger u. Reduktionsteilung, Jahrb. f. wiss. Bot.*, 45, *429, 1908.*

3. Zellkern.

Der Dualismus von Cytoplasma und Zellkern ist in Tier- und Pflanzenzellen ganz allgemein. Die frühere Annahme, daß bei Vertretern der am Anfang des Systems stehenden Gruppen des Pflanzenreichs der lebendige Inhalt der Zellen noch keine Differenzierung in Cytoplasma und Zellkern erfahren habe, und in ihren Zellen eine die Qualitäten jener beiden in sich verbindende plasmatische Masse vorliegt (Archiplasma), läßt sich nicht mehr aufrecht erhalten, nachdem auch bei Bakterien und Cyanophyceen Zellkerne nachgewiesen worden sind.

Kerne sind nicht nur bei allen Pflanzengruppen anzutreffen, sondern sie stimmen auch bei Vertretern der verschiedensten Verwandtschaftsgruppen sehr weitgehend miteinander überein.

Die Kerne sind farblose, deutlich umgrenzte, meist kugelähnliche Gebilde, die stets allseits von Cytoplasma umgeben sind. Wird das Innere der Zelle von Zellsaft in

[1]) Da es an einer modernen zusammenfassenden Darstellung der die Pflanzenzelle betreffenden Forschungsergebnisse noch fehlt, wird sich die Aufzählung zahlreicher in der Zeitschriftenliteratur enthaltenen Abhandlungen nicht vermeiden lassen.

Anspruch genommen, so liegt der Zellkern entweder im wandständigen Plasmabelag oder — an Plasmafäden aufgehängt — in der Mitte der Zelle (Fig. 1). Am Zellkern pflegt eine besonders reichliche Masse von Cytoplasma sich anzuhäufen.

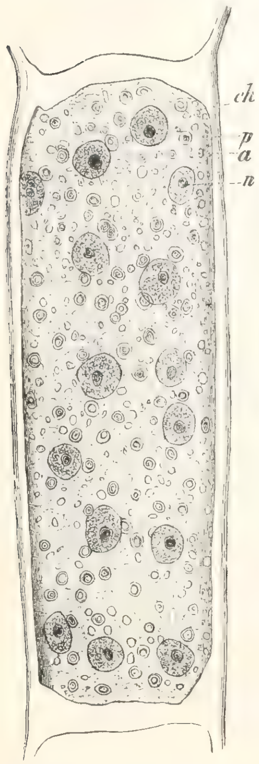


Fig. 3. Vielkernige Pflanzenzelle fixiert und gefärbt (Cladophora). ch Chromatophoren. n Zellkerne. p Amylumherde. a Stärkekörnchen. Nach Strasburger.

In den Bildungsgeweben der höheren Pflanzen, den Epidermen und Trichomen, den Zellen der Konjugaten u. a. m. sind die Zellkerne meist ohne weiteres deutlich wahrzunehmen; in anderen Fällen bedarf es einer Vorbehandlung der Zellen mit Jod, oder einer nach vorausgegangener Fixierung angewandten Tinktion mit Anilinfarben u. ähnl., um die Kerne sichtbar und kenntlich zu machen. Man vergleiche hierüber den Artikel über „Mikroskopische Technik".

3a) **Form, Zahl und Größe.** Die Form der Zellkerne ist im allgemeinen kugel- oder halbkugelähnlich (Fig. 1 u. 3). Seltener — und zwar in langgestreckten Zellen anzutreffen — sind spindelförmig ausgezogene Kerne (etiolierte Keimlinge, Wurzelhauben, Blattepidermen von Hyacinthus u. ähnl.), deren Substanz an den Enden geradezu zilienartig sich ausspinnen kann (Fig. 4 A).

In den Schleimgefäßen von Lycoris radiata finden sich neben Kernen von rundlicher oder gestreckter Form fadenförmig ausgezogene („Fadenkerne"), die bei einer Breite von 0,1 bis 0,3 μ bis 1,5 mm lang werden können (Fig. 4 B). Aehnlich gestaltete Kerne sind auch in Sekretzellen anderer Art gefunden worden.

In ausgewachsenen Zellen erfahren die im plasmatischen Wandbelag liegenden Kerne deutliche Abplattung zu linsen- oder plattenartigen Gebilden. Dazu kommen zumal in alternden Zellen allerhand Unregelmäßigkeiten im Umriß, gelappte und „amöboide"



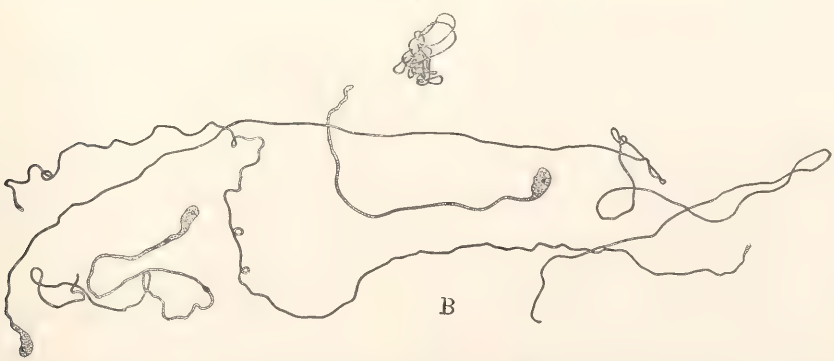


Fig. 4. Ungewöhnliche Kernformen aus normalen Zellen. A. Kerne mit zilienähnlichen Fortsätzen; aus den Blattstielzellen von Pelargonium zonale. Links die häufige, rechts zwei seltene Formen. Nach Haberlandt. — B. Fadenkerne aus dem Schleimsaft von Lycoris radiata. Nach Molisch.

Formen. Melonenartig gerippte Kerne fand Molisch in den Aloëzellen (A. saponaria u. a.).

Aehnliche Formanomalien wie in alternden Zellen treten auch unter abnormen Lebensbedingungen in jüngeren Teilen der Pflanzenorgane auf, z. B. in den Zellen vieler Gallen. Besonders merkwürdig sind die Kerne, die in den von Synchytrium mercurialis bewohnten Wirtszellen (Mercurialis perennis) sich finden: die Kerne liegen unmittelbar an den Parasiten angeschmiegt und sind von einem reich verzweigten Kanalsystem durchzogen, das gegenüber dem Parasiten mündet. Liegen zwei Parasiten in der nämlichen Wirtszelle, so hat ihr Kern zwei Kanalsysteme aufzuweisen (Fig. 5).

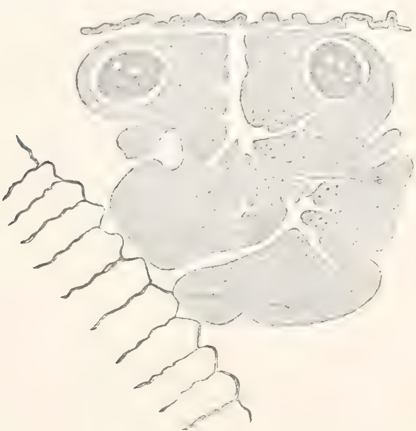


Fig. 5. Riesenkern mit zwei Kanalsystemen aus der von Synchytrium mercurialis erzeugten Galle (auf Mercurialis perennis). Nach v. Guttenberg.

Allerhand Zwangsformen nimmt der Zellkern an, wenn das Lumen der Zelle (Endosperm von Zea mays u. ähnl.) mit festen Körpern (Stärkekörnern) ganz erfüllt ist. —

Was die Zahl der Kerne betrifft, die in einer Zelle sich finden, so gilt im allgemeinen der Satz, daß große Zellen im allgemeinen viele oder mehrere, kleine Zellen nur einen Kern beherbergen. Die unseptierten Thalli der Siphoneen, deren Lumen trotz aller Weiträumigkeit und Verzweigung als das einer Zelle aufgefaßt werden darf, enthalten in ihrem Cytoplasma viele tausend Kerne. Aehnlich steht es mit dem unseptierten Mycel der Phycomyceten. Diese „nichtzellulären" Organismen (s. S. 752) sind mit den typisch-vielzellig gebauten und aus einkernigen Zellen bestehenden durch zahlreiche Uebergänge verbunden: die Rotalge Griffithsia Bornetiana enthält in ihren Zellen bis zu 4000 Kerne, die grüne Cladophora (Fig. 3) gegen 100 Kerne in jeder Zelle. Pflanzen, die in ihren vegetativen Teilen aus einkernigen Elementen bestehen, entwickeln in ihren Fortpflanzungsorganen vielkernige Zellen, über die Kerne der Embryosäcke vgl. den Artikel über „Fortpflanzung der Gewächse"; die jungen Asci von Humaria granulata können bis 1000 Kerne enthalten. Selbst die vegetativen Teile einer und derselben Pflanze können sich hinsichtlich ihrer Kernzahl unterscheiden: die ungegliederten Milchröhren sind vielkernig, die anderen Zellen der sie beherbergenden Pflanzen einkernig.

Daß abnormerweise statt einkerniger Zellen vielkernige entstehen und im Experiment willkürlich erzeugt werden können, wird bei Behandlung der Zellenteilung zu besprechen sein.

Ebenso wie die Zahl der Kerne zeigt auch ihre Größe gewisse Beziehungen zum Volumen der betreffenden Zellen: kleine einkernige Zellen enthalten im allgemeinen kleinere Kerne als große. Die Kerne im Endosperm von Fritillaria können bis 50 μ Durchmesser erreichen und gehören wohl zu den größten noch teilungsfähigen Kernen, die bisher beobachtet worden sind. Folgende Messungen stammen von Zimmermann:

Hyacinthus (Wurzelspitze)	20 μ
Fritillaria, Assimilationsgewebe	16
Abies excelsa, Markstrahlzellen	10
Taxus baccata, Blatt	7
Cladophora	5
Cucurbita pepo, Stammspitze	5
Selaginella Martensii, Blatt	3

Relativ große Zellkerne haben im allgemeinen die Koniferen, Liliaceen, Orchideen, Ranunculaceen, Loranthaceen, relativ kleine die Mehrzahl der Dikotyledonen und namentlich die Pilze.

Man pflegt aus der Größe der Kerne auf besonders lebhaften Stoffwechsel zwischen Cytoplasma und Kernen zu schließen und bringt hiermit die auffällige Größe der in Sekretzellen liegenden Kerne in Verbindung. Zu den größten dürften die 200 μ im Durchmesser erreichenden kugeligen Riesenkerne der Aloinzellen (nach Molisch) gehören. Unter dem Einfluß vieler gallenerzeugenden Parasiten entstehen besonders großkernige Zellen; besonders auffällig auch durch ihr Volumen sind die in den Wirtszellen des schon erwähnten Synchytrium mercurialis (auf Mercurialis perennis) liegenden Kerne, die bis 50 und 60 μ Durchmesser erreichen können (Fig. 5), und deren Volumen das 250fache des normalen Kernvolumens beträgt (nach Guttenberg). In den Pilzwirtszellen der Orchideenwurzeln (Epidendrum) fand Burgeff Kerne von 9 μ Durchmesser, in den Verdauungszellen waren sie bis 33 μ groß; besonders große Kerne

fand Lopriore bei Regenerationsvorgängen u. dgl. m.

3b) Struktur und Inhaltskörper. Wir wenden uns nun zur Betrachtung der feineren Struktur des Kernes. Ihre Untersuchung an lebendem Material begegnet besonderen Schwierigkeiten; man hat daher versucht, mit Hilfe sehr zahlreicher Fixier- und Färbemittel die Struktureigentümlichkeiten der Zellkerne sichtbar zu machen. Der Schilderung der Ergebnisse, welche mit Hilfe dieser Methoden (vgl. den Artikel „Mikroskopische Technik") gewonnen worden sind, sei vorausgeschickt, daß alle Methoden, durch welche Strukturen sichtbar werden, die vorher nicht sichtbar waren, wesentliche Veränderungen in dem behandelten Objekte hervorrufen, und daß den durch die Methoden der modernen Mikrotechnik sichtbar gemachten Bildern keineswegs unbedingt ähnliche Strukturen am lebenden Objekt zugrunde liegen müssen. Alle Resultate, die auf fixiertem und gefärbtem Material gewonnen worden sind, sind daher nur mit Vorbehalt zu beurteilen, solange nicht Untersuchungen am lebenden Objekt (subjektive Beobachtung oder Photographie im ultravioletten Licht) jene Resultate bestätigt haben. Mehr noch als für die auf folgenden Spalten gegebenen Mitteilungen gilt das Gesagte für die Beurteilung der bei Kernteilungen (s. S. 799ff.) gefundenen Strukturen.

Die Grenzschicht des Cytoplasmas, mit welcher dieses den Zellkern berührt, zeigt mehr oder minder deutlich differente Beschaffenheit; es ist die Kernwandung, die ebenso körnchenfrei ist wie die äußere Hyaloplasmaschicht; der von ihr umspannte Raum ist die mit Kernsaft erfüllte Kernhöhle. Andererseits kann auch der Kern selbst an seiner Oberfläche eine besonders feste, von seiner inneren Masse abhebbare Haut entwickeln; Fig. 6 zeigt die Blasenkerne aus dem Milchsaft von Musa chinensis, die durch eine weit abgeblähte Kernmembran sich auszeichnen.

Die ganze Masse des Kernes erscheint bei starker Vergrößerung fein gekörnt. Im fixierten und gefärbten Material findet man ein kompliziertes Netzwerk im Kerne vor (Fig. 7), das wie ein Wandbelag der Kernhöhle anliegt. Am Aufbau dieses zarten Gerüstes glaubt Strasburger zwei Substanzen beteiligt: die Hauptmasse, die mit den üblichen Kernfärbemitteln nur wenig gefärbt wird (Linin, Achromatin), und in ihr stark färbbare Körnchen (Chromatin). Der Wahrheit näher kommt wohl die von Grégoire, Wisselingh u. a. vertretene Auffassung, daß das Retikulum des Kernes nur aus einer Substanz (Lundegårdhs Karyotin) bestehe. Dieser Stoff ist übrigens nicht immer gleichmäßig über den ganzen Kern verteilt, sondern zeigt sich hier und da in Form knotenartiger Anhäufungen, die als Prochromosomen (Lundegårdhs Karyosomen) oft beschrieben worden sind, und auf die später (vgl. Fig. 29) zurückzukommen sein wird.

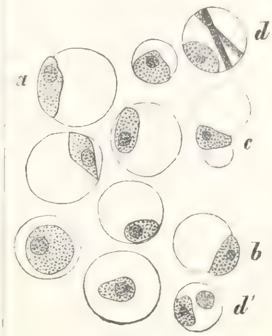


Fig. 6.

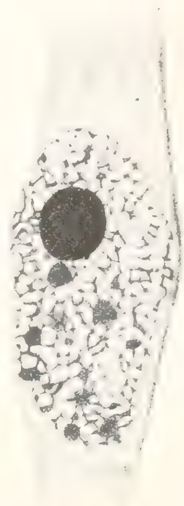


Fig. 7.

Fig. 6. Blasenkerne aus dem Milchsaft von Musa chinensis; die innere Kernmasse in verschiedenen Lagen innerhalb der Kernmembran (a—d); bei d und d′ eiweißähnliche Kristalle. Nach Molisch.

Fig. 7. Ruhender Kern mit deutlichem Chromatinretikulum; alte Zelle von Vicia faba. Nach Sharp.

Oft schon am lebenden Material deutlich erkennbar sind die stark lichtbrechenden Kernkörperchen oder Nukleoli, meist kugelige, wenige μ große Gebilde, die in Einzahl oder Mehrzahl in den Kernen liegen und bei Anwendung der üblichen Methoden sich besonders stark färben. Ihre Zahl ist meist gering; sehr zahlreiche kleine Nukleoli führen die Kerne alternder Charazellen. Die in Fig. 5 gezeigten Riesenkerne sind auch mit ungewöhnlich großen (bis 20 μ Durchmesser) Nukleolen ausgestattet. Die Form der Nukleoli ist meist kugelähnlich oder ellipsoidisch, selten langgestreckt. Im Innern der Kernkörperchen sind oft Vakuolen — eine oder mehrere in jedem Nukleolus — wahrzunehmen. — Ueber die sogenannten extranuklearen Nukleolen und ihren Ursprung vgl. das S. 756 gesagte.

Eiweißkristalloide treten in den Zellkernen sehr verschiedener Pflanzen auf (Lathraea, Alectorolophus, Utricularia, Pinguicula, Campanula u. v. a.; Liste bei

Molisch 1913). Sie haben deutlich kantige Kristallform oder sind unregelmäßig gestaltet, sind klein oder nehmen den Hauptanteil des Kernvolumens für sich in Anspruch. Ihre Entstehung ist für Alectorolophus genauer untersucht worden (Sperlich); in den Kernen bilden sich Vakuolen, und in diesen fallen ein oder mehrere Eiweißkristalle aus, die bei reichlicher Entwickelung den Kern ganz deformieren können. Die Kristalloide des Kernes dienen offenbar als Reservematerial, nach dessen Verbrauch die deformierten Kerne wieder ihre ursprüngliche Form annehmen.

Stärke, Oxalatkristalle und Gerbstoff sind in Zellkernen niemals vorhanden.

Abnorme Bedingungen können den Zellkern in ähnlicher Weise verändern, wie das Cytoplasma (s. oben). Der Kern kann unter dem Einfluß des in die Zellen eindringenden Wassers sich vakuolisieren, sogar platzen; vakuolig werden die Zellkerne ferner unter dem Einfluß des Frostes (Matruchot, Molliard), nach Plasmolyse, beim Welken der Pflanzenorgane und auch nach anderen störenden Eingriffen in das Zellenleben. Chromatinarm zeigen sich die Kerne nach schlechter Ernährung, im Gewebe der Gallen, in alternden Zellen, nach Einwirkung von Radium- oder Röntgenstrahlen; in Zea mays, die von Ustilago maydis infiziert war, fand v. Guttenberg Kerne, die überhaupt kein Chromatin mehr erkennen ließen.

Körnige Degeneration des Zellkernes beobachtete Klemm nach Einwirkung von Säuren.

In Alnus incana verwandeln sich die Kerne nach Infektion durch Exoascus amentorum in eine die Zelle fächernde Querplatte (v. Guttenberg).

Die Chromatinkörner in den Kernen der Droseratentakeln werden nach der Reizung zu Stäbchen, die sogar einen spiremähnlichen Chromatinfaden zusammen bilden können (Rosenberg).

Unter dem Einfluß von mechanischem Druck sah Klebs den Kern der Euglenen vorübergehend quellen und homogen werden; wird der Druck aufgehoben, so wird die Struktur des Kernes wieder wahrnehmbar.

3c) Kern der Schizophyten. Der lange Streit, der um die Kerne der Schizophyten (Bakterien und Cyanophyceen) geführt worden ist, dürfte nunmehr in dem Sinne als erledigt zu betrachten sein, daß auch diese einfachsten pflanzlichen Organismen Kerne in ihren Zellen führen — allerdings Kerne, die sich in manchen wesentlichen Punkten von den der höheren Pflanzen unterscheiden.

Der Kern der Cyanophyceen unterscheidet sich von dem der höheren Organismen nach Guilliermond im wesentlichen nur durch Fehlen der Kernmembran; er stellt eine Anhäufung von Chromatingebilden dar, die ihn nach Auffassung des genannten Autors dem Chromidialapparat tierischer Protisten vergleichbar machen (vgl. Fig. 35).

Bei den Bakterien verbietet es die Kleinheit der Objekte, in die Struktur der namentlich von A. Meyer als Kerne beschriebenen Gebilde weiter einzudringen. Sie sind bis jetzt mit Sicherheit erst für Bazillen, Sarcina und Micrococcus nachgewiesen worden (A. Meyer). Ob die von Swellengrebel beschriebenen Chromatinspiralen (Bakterium-, Spirillumarten) als kernähnliche Gebilde aufzufassen sind, mag noch dahingestellt bleiben. Guilliermond findet in den Bakterienzellen ähnliches Chromidienmaterial wie in den der Cyanophyceen. Bemerkenswert sind die Beobachtungen Kruis', der bei mikrophotographischer Aufnahme von Bakterienzellen im ultravioletten Licht Körperchen nachweisen konnte, die für jenes ebenso undurchlässig sind wie es für die Zellkerne der höheren Pflanzen feststeht. Auch dieses Ergebnis spricht sehr für die Kernhaltigkeit der Bakterienzellen.

Ueber den Chromatinnukleolus der Spirogyren und anderer Algen wird später berichtet werden; über den Zellkern der Flagellaten vgl. den die letzteren behandelnden ausführlichen Artikel.

Literatur. *A.* ***Guilliermond,*** *Contrib. à l'étude cytol. des Cyanoph., Rev. gén. de Bot.,* 18, *392, 1906.* — ***v. Guttenberg,*** *Cytol. Stud. an Synchytriumgallen, Jahrb. f. wiss. Bot.,* 46, *453, 1909.* — ***G. Haberlandt,*** *Ueber d. Bezieh. zw. Funktion u. Lage d. Zellkerns, 1887.* — ***H. Lundegårdh,*** *D. Caryotin im Ruhekern usw., Arch. f. Zellforsch.,* 9, *205, 1912.* — ***A. Meyer,*** *Zelle d. Bakt., 1912.* — ***H. Molisch,*** *Ueber Zellkerne bes. Art., Bot. Zeitg.,* 57, *177, 1899.* — ***Derselbe,*** *Stud. über den Milchsaft und Schleimsaft d. Pfl., 1901.* — ***Derselbe,*** *Mikrochemie d. Pfl., 1913.* — ***A. Sperlich,*** *D. Zellkernkristalloide u. Alectorolophus, Beih. bot. Zbl.,* 21, *I, 1, 1906.* — ***A. Zimmermann,*** *Morph. u. Phys. d. pflanzl. Zellkerns, 1896.*

4. Centrosom.

Ueber die den Kern begleitenden Centrosome, kleine, meist sphärische, von plasmatischen Strahlungen (Astrosphären) umgebene Gebilde, wird in dem die tierische Zelle behandelnden Artikel genau berichtet werden. Sie spielen in den Zellen der Pflanzen eine sehr viel geringere Rolle als in den der Tiere und sind mit Sicherheit nur für Algen, Pilze und Bryophyten nachgewiesen worden. Besonders günstige Objekte für ihr Studium geben einige großzellige Meeresalgen ab (vgl. Fig. 8). Den Angaben über Centrosomen in den Zellen höherer Pflanzen liegen offenbar Verwechslungen mit extranuklearen Nukleolen (s. S. 756) oder ähnlichen Inhaltskörpern der Zelle zugrunde (Němec, Körnicke). Uebrigens gehen auch die Meinungen der Autoren über die in den Zellen der niederen Pflanzen ge-

fundenen, den Kern begleitenden Körperchen auseinander; auch ist es fraglich, ob stets innerhalb der Strahlensonnen Centrosomen liegen.

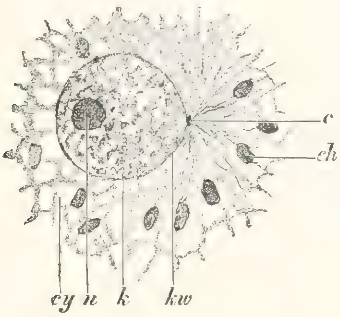


Fig. 8. Centrosom mit Strahlensonne am Kern von Fucus serratus. k Kern, kw Kernwand, n Nukleolus, c Centrosom, ch Chromatophoren, cy Cytoplasma. Nach Strasburger.

In naher Verwandtschaft mit den Centrosomen stehen wohl die Cilienbildner oder Blepharoplasten (Webber), die in den Spermatozoidmutterzellen vieler Kryptogamen (Chara, Bryophyten, Pteridophyten) und bei Gingko auftreten. In den entsprechenden Teilen der Archegonien fehlen blepharoplastenähnliche Zellenorgane, was nach Strasburger gegen ihre Identifizierung mit den Centrosomen spricht. Nach ihrer Herkunft unterscheidet Ikeno zwischen plasmodermalen, kern- und centrosomähnlichen Blepharoplasten — zu letzteren gehören alle bei Archegoniaten gefundenen. — Nach Kränzlin sind auch die Elateren (Capillitiumfäden) der Myxomyceten von centrosomähnlichen Blepharoplasten (Elateroplasten) abzuleiten; dieser Befund würde mit der phylogenetischen Deutung der Elateren als „erstarrte Geißeln“ übereinstimmen.

Literatur. ***W. Belajeff,*** *Ueber d. C. in d. spermatog. Zellen, Ber. d. D. Bot. Ges.,* **17**, *1899.* — ***S. Ikeno,*** *Z. Frage n. d. Homologie d. Bl., Flora,* **96**, *1906.* — ***M. Körnicke,*** *Centros. bei Angiosp., Flora,* **96**, *501, 1906.* — ***H. Kränzlin,*** *Z. Entwickelungsgesch. d. Sporangien bei d. Trichien u. Arcyrien, Arch. f. Protistenkunde,* **9**, *107, 1907.* — ***D. W. Mottier,*** *Nuclear a. cell divis. in Dictyota dichot., Ann. of Bot.,* **14**, *163, 1900.* — — ***B. Němec,*** *Ueber centrosomenähnl. Gebilde in veget. Zellen d. Gefäßpfl., Ber. d. D. Bot. Ges.,* **19**, *301, 1901.* — ***E. Strasburger,*** *Kernteil. u. Befrucht. bei Fucus, Jahrb. f. wiss. Bot.,* **30**, *197, 1897.*

5. Chromatophoren und Verwandtes.

Die Chromatophoren (Schmitz) oder Farbstoffträger (Tieghems leucites actifs, Schimpers Plastiden, A. Meyers Trophoplasten) sind plasmatische, lebendige Einschlüsse der Zelle, die stets im Cytoplasma liegen und ihren Namen den Pigmenten verdanken, die an sie gebunden sein können. Chromatophoren treten nur in den Zellen der Pflanzen auf, gehören aber keineswegs zu den unerläßlichen Bestandteilen vegetabilischer Zellen. Sie fehlen sämtlichen Bakterien, Myxomyceten, Cyanophyceen und Pilzen. Unter den Flagellaten finden sich chromatophorenfreie und chromatophorenführende Formen.

Nach der Farbe, in der sie sich uns zeigen, unterscheiden wir Chloroplasten, d. h. grüne, chlorophyllführende Chromatophoren, die in den Zellen der Gefäßpflanzen, der Bryophyten, Characeen, Chlorophyceen, Konjugaten und einiger Flagellaten sich finden;

die Phaeoplasten oder gelben (braunen) Farbstoffträger der Phaeophyceen; auch die Diatomeen, Peridineen und die gelben Flagellaten enthalten ähnlich gefärbte Chromatophoren;

die Rhodoplasten oder die roten Farbstoffträger der Rhodophyceen und vielleicht auch der roten Flagellate Rhodomonas;

die Chromoplasten, welche rote, rotgelbe oder gelbe Farbe enthalten und vorzugsweise in Blüten und Früchten auftreten, — und schließlich

die Leukoplasten, d. h. farblose Gebilde, die ihre Zugehörigkeit zu den Farbstoffträgern durch physiologische und entwickelungsgeschichtliche Qualitäten rechtfertigen, namentlich dadurch, daß die meisten von ihnen imstande sind, Farbstoff zu entwickeln und zu pigmentierten Chromatophoren zu werden.

5a) Chloroplasten, Phaeo- und Rhodoplasten. Sie alle verlieren bei Behandlung mit Alkohol ihre Pigmente; diese gehen in Lösung, und eine eiweißreiche Grundsubstanz, das Stroma, bleibt als unlöslicher Rest erhalten. In welcher Weise das Pigment im Stroma verteilt ist, ist schwer zu ermitteln. Die Chloroplasten vieler Pflanzen erscheinen bei Betrachtung mit starker Vergrößerung oft körnig, und man darf hieraus mit Schimper und A. Meyer wohl schließen, daß das Chlorophyll in ihnen ungleichmäßig verteilt ist und vakuolenähnliche Räume des Stromas erfüllend die sogenannte Grana der Chromatophoren bildet. Freilich wäre zu erwägen, ob die feinkörnige Beschaffenheit der Chromatophoren nicht bereits ein Zeichen degenerativer Veränderung darstellt; denn es fehlt andererseits nicht an Chloroplasten, die so klar und gleichmäßig in ihrer Substanz erscheinen — und dasselbe gilt für die gelben und roten Chromatophoren vieler Algen — daß man entweder die Existenz äußerst kleiner Grana annehmen, die sich der mikroskopischen

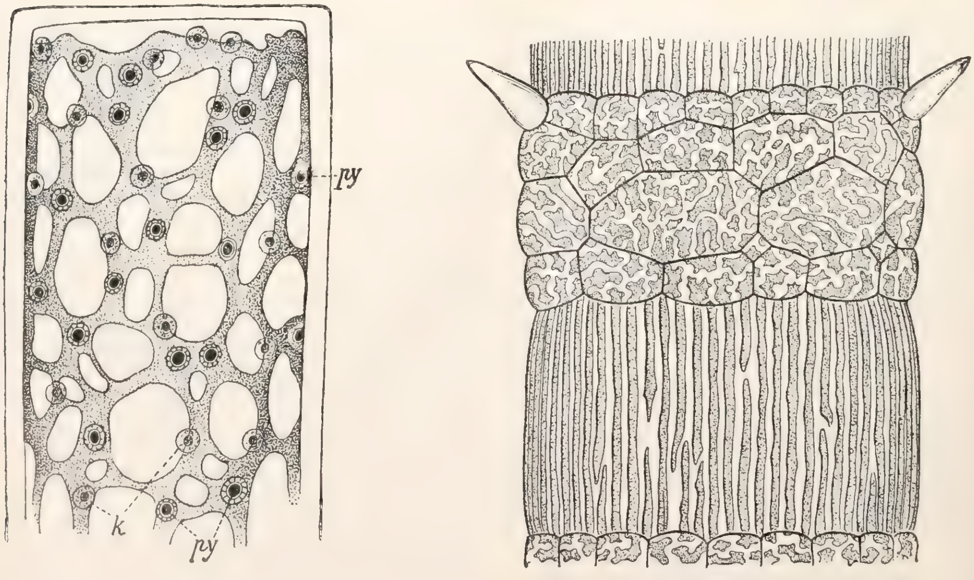
Wahrnehmung entziehen, oder die Möglichkeit einer gleichmäßigen Verteilung der Pigmente im Stroma der verschiedenartigen Chromatophoren in Rechnung ziehen muß. (Liebaldt).

Eine besondere Haut scheint das Cytoplasma an seiner die Chromatophoren berührenden Grenzfläche im allgemeinen nicht auszubilden. Bei Selaginella Martensii fand Haberlandt allerdings auf der konkaven Seite der Chromatophoren eine relativ derbe, bis 0,4 μ dicke Plasmaschicht.

Das „Peristromium", von welchem Senn die Chloroplasten vieler Pflanzen umgeben fand, stellt nach diesem ein System pseudopodienartig veränderlicher Stränge dar; seine Existenz in ungeschädigten Zellen und seine Bedeutung für diese ist schon wiederholt bezweifelt worden. Liebaldt fand pseudopodienartige Fortsätze nur an degenerativ veränderten Chloroplasten. In geschädigten Zellen fand Liebaldt fernerhin feine Plasmagerinnsel sich an die Fortsätze der Chloroplasten ansetzen und diese sich an den Zellkern derart anschließen, daß Kerne und Chromatophoren durch feine Stränge miteinander verbunden schienen. Nichts anderes stellen wohl die von Lidforss und Derschau studierten Verbindungsfasern dar, die von Lidforss als unmittelbare Fortsetzungen des Zellkerns angesprochen worden sind. — Daß an denjenigen Stellen, in welchen Chromatophoren oder andere Körper im cytoplasmatischen Wandbelag eingebettet liegen, auch die den Zellsaftraum durchsetzenden Plasmafäden anzusetzen pflegen (vgl. Fig. 1) ebenso wie sie in Armpallisaden u. ähnl. die Membransepten mit dem Zellkern verbinden, ist oft zu beobachten und physikalisch leicht verständlich.

In Form und Größe variieren die Chloroplasten der höheren Pflanzen (einschließlich der Bryophyten) nur wenig. Fast immer handelt es sich um kleine, linsenähnliche Scheibchen („Chlorophyllkörner"), die in großer Anzahl in den Zellen sich finden und im protoplasmatischen Wandbelag der typischen Assimilationszellen mosaikartig in einer Schicht nebeneinander liegen. Ausnahmen machen die meisten Arten der Lebermoosgattung Anthoceros, deren Zellen je einen Chloroplasten enthalten, und die Gattung Selaginella, bei der die trichterförmigen Assimilationszellen nur je einen (S. Martensii, S. grandis) oder je zwei (S. caesia) Chromatophoren enthalten.

Bei den Algen ist die Mannigfaltigkeit in der Form der Chromatophoren — sowohl der grünen als auch der braunen und roten — eine sehr beträchtliche. Neben linsenförmigen, die in der Form den Chlorophyllkörnern der höheren Pflanzen gleichen und wie diese zahlreich in jeder Zelle beieinander zu finden sind, haben namentlich die plattenförmigen große Verbreitung. Die Platten wiederholen mit ihrer Tafel-, Napf- oder Muldenform (viele Diatomeen, Ulothrix usw.), als Ring- oder Spiralband (Draparnaldia, Spirogyra), als reichverzweigtes oder gitterartig durchbrochenes Gebilde (Oedogonium, Cladophora, vgl. Fig. 9 A) die Form eines Teils der Zellwand, der sie folgen und von der sie



A B

Fig. 9. Verschieden geformte Chromatophoren. A. Teil einer Zelle von Cladophora arcta mit gitterartig durchbrochenem Chloroplasten, k Zellkern, py Pyrenoid. B Stück eines Ceramiumsprosses. Nach Schmitz und Schimper.

eine dünne Cytoplasmaschicht trennt. Die Chromatophoren sind ganzrandig oder mit feinen pseudopodienartigen Fortsätzen (Spirogyra, Draparnaldia) ausgestattet. Dimorphie der Chromatophoren ist bei Ceramium zu erkennen; die langen Internodialzellen enthalten zahlreiche parallel nebeneinander liegende, bandförmige Chromatophoren, die parallel zur Längsachse des Fadens orientiert sind, während die Knotenzellen kurze, unregelmäßig gelappte Chromatophoren bergen (Fig. 9B).

Alle hier erwähnten Chromatophoren und viele andere ihnen ähnliche liegen stets im cytoplasmatischen Wandbelag der Zellen, gelegentlich auch in den Plasmafäden, die den Zellsaftraum durchziehen. Anders verhalten sich die grünen Platten von Mesocarpus, die als ebene Gebilde die Mitte der zylindrischen Zellen einnehmen.

Chromatophoren, bei welchen von einem Mittelstück zahlreiche pseudopodienartige Fasern ausgehen, finden sich z. B. bei der Diatomee Striatella und namentlich bei Zygnema.

Die Zahl der in einer Zelle vereinigten Chromatophoren ist dann, wenn große platten- oder bandförmige Organe entwickelt werden, meist eine geringe; die Mesocarpuszellen enthalten nur je einen Chromatophoren, die Zellen von Zygnema, vieler Diatomeen u. a. je zwei; manche Pleurosigmaarten enthalten vier Chromatophoren u. dgl.

Degenerative Veränderungen lassen sich an Chloroplasten namentlich nach Zutritt von Wasser beobachten; die Chloroplasten werden vakuolig und schwellen in kürzester Zeit zu umfangreichen Blasen oder grobschaumigen Massen auf. Ueber Entmischungsvorgänge, welche das ursprünglich sehr fein im Substrat verteilte Pigment submikronische und mikronische Korngrößen gewinnen lassen, hat Liebaldt eingehende Untersuchungen angestellt.

5b) Chromoplasten. Die Chromoplasten sind diejenigen Chromatophoren, welche vor allem den gelben und rotgelben Perigonblättern und Perikarpgeweben (Blüten von Tropaeolum, vieler Kompositen u. a., Hagebutten, Tomaten usw.) ihre Farbe geben. In vegetativen Organen einheimischer Gewächse sind Chromoplasten seltener; wichtige Beispiele für ihr Vorkommen in solchen liefern einige Parasiten und Saprophyten (Orobanche, Neottia nidus avis), die fertilen Sprosse von Equisetum arvense, die leuchtend roten Wurzeln der kultivierten Möhre (Daucus carota) und einige Koniferen, deren Nadeln im Winter schmutzigroten Ton annehmen, indem sich ihre Chloroplasten zu Chromoplasten verwandeln. Neuerdings hat Rothert gezeigt, daß in den Tropen die vegetativen Organe sehr zahlreicher Gewächse Chromoplasten enthalten.

Die Struktur der Chromoplasten gleicht der der Chloroplasten insofern, als auch bei jenen ein Stroma und das ihm eingelagerte Pigment — es handelt sich um Karotine — unterschieden werden müssen; das Pigment liegt jedoch in dem Stroma sehr oft in Form deutlich sichtbarer, großer Tröpfchen oder Grana, die weit gröber sind als die entsprechenden Einschlüsse der Chloroplasten. Seltener sind die Fälle, in welchen das Pigment nicht in Tropfen-, sondern in Kristallform dem Stroma eingebettet ist. Dann wird den Chromoplasten eine kristallähnliche kantige oder spindelähnliche Form aufgenötigt (vgl. Fig. 10A). Die Zellen der

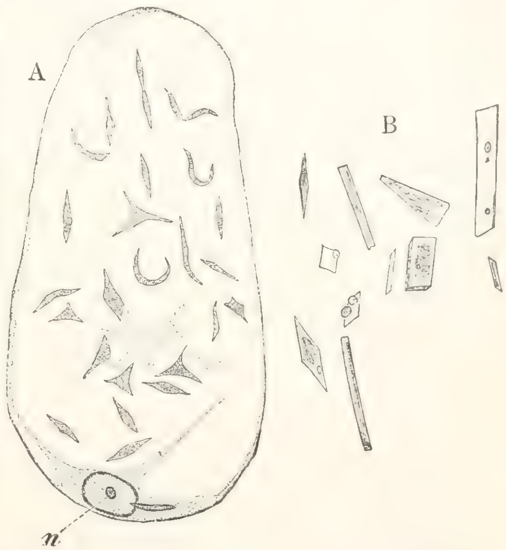


Fig. 10. Chromoplasten. A Zelle aus dem Fruchtfleisch von Crataegus coccinea. n Zellkern. B Farbkörper aus der Wurzel von Daucus carota, zum Teil mit Stärkeeinschlüssen. Nach Strasburger.

roten Möhre zeichnen sich dadurch aus, daß das Karotin in ihnen in Form deutlicher großer, tafel- oder nadelähnlicher Kristalle anzutreffen ist; das Stroma der Chromoplasten ist auf einen spärlichen Rest reduziert oder völlig geschwunden (Fig. 10B).

5c) Als Leukoplasten werden die farblosen Chromatophoren zusammengefaßt. Wir finden solche entwickelungsgeschichtlich und physiologisch recht verschieden geartete Gebilde in den Vegetationspunkten der Sprosse, in den Eizellen, in den Zellen der unterirdischen Organe, in Milchsäften, in den weißen Teilen panaschierter Blätter und wohl überhaupt in allen farblosen Zellen chlorophyllentwickelnder Gewächse. Sie ähneln in der Form den Chlorophyllkörnern oder haben unregelmäßig-amöboide Gestalt, wie die im Milchsaft von Euphorbia lathyris

liegenden (vgl. Fig. 11). Einschlüsse von Eiweißkristallen (s. unten) können den Leukoplasten gestreckte Gestalt aufnötigen.

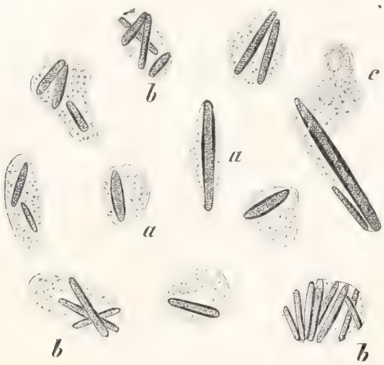


Fig. 11. Leukoplasten aus dem Milchsaft von Euphorbia lathyris. a mit einem Stärkestäbchen. b mit mehreren Stärkestäbchen. c mit nukleolenähnlichen Einschlüssen. Nach Molisch.

Leuko-, Chloro- und Chromoplasten sind keineswegs mit scharfen Grenzen voneinander abzugrenzen, sondern durch allerhand Uebergänge miteinander verbunden. Leukoplasten können zu Chloroplasten, diese zu Chromoplasten werden (s. S. 797); wie einerseits die zuerst genannte Wandlung unvollkommen bleiben kann, so daß sehr pigmentarme Uebergangsstadien zwischen Leuko- und Chloroplasten zustande kommen, so können andererseits Karotingrana in wechselnder Menge im grünen Stroma von Chloroplasten sich entwickeln (Rotherts Intermediärplastiden). Schließlich fehlt es auch nicht an „Chromo-Leukoplastiden" d. h. an Chromatophoren, die in ihrem farblosen Stroma nur ganz spärliche Karotingrana aufzuweisen haben.

Ausnahmen von der Regel bilden Leukoplasten, die von der Metamorphose zu farbigen Chromatophoren dauernd ausgeschlossen bleiben; Beispiele liefern die Leukoplasten der Epidermis von Tradescantia virginiana, die Leukoplasten der Milchsäfte u. ähnl.

5d) Irisierende Inhaltskörper der Meeresalgen. Möglicherweise gehören in diesen Zusammenhang auch die irisierenden Platten, die von vielen Rot- und Braunalgen (Chylocladia, Chondriopsis, Nitophyllum, Taenioma, Cystoseira u. a.) durch Lichtreflektion eigenartigen Schimmer ausgehen lassen. Es handelt sich um Platten von eiweißähnlichen Substanzen — bei Bryopsis um faserige Aggregate — die von Berthold als Lichtreflektoren angesprochen worden sind. Nach v. Faber stehen sie den Chromatophoren nahe und gehen aus denselben Anlagen hervor wie diese. Bestätigung bleibt abzuwarten.

5e) Cyanoplasten. Was es mit den Cyanoplasten für eine Bewandtnis haben mag, welche von Politis unlängst als plasmatische Anthocyanbildner für die Blüten und Früchte zahlreicher Pflanzen beschrieben worden sind, bedarf noch der näheren Untersuchung. — Nach Guilliermond entstehen sie auf gleiche Weise wie die Chromatophoren, sollen aber später in die Vakuole geraten.

5f) Elaioplasten. Lipoplasten oder Elaioplasten, d. h. chromatophorenähnliche plasmatische Gebilde, welche Fett umschließen, gibt Schütt für die Peridineen an. Auch die Bütschlischen Körper, die Lauterborn in Diatomeen fand, gehören wohl in diesen Zusammenhang (O. Richter). Als Elaioplasten sind ferner die in den Zellen junger Vanillablätter und in vielen anderen Monokotyledonen einzeln oder zu mehreren liegenden Körper, die aus Oel und einer dieses umschließenden plasmatischen Masse bestehen, beschrieben worden. Sie sind kugelig gestaltet oder unregelmäßig gelappt. Durch Behandlung mit verschiedenen Reagentien (Schwefelsäure, Pikrinsäure u. a.) läßt sich das Oel aus den Elaioplasten austreiben. Beer, der ähnliche Gebilde auch bei einer dikotylen Pflanze (Gaillardia Lorenziana, Compositae) fand, will sie entwickelungsgeschichtlich auf degenerativ veränderte Chromatophoren zurückführen.

Als Elaioplasten oder Oelbildner werden von Molisch auch die im Milchsaft von Homalanthus populneus (Euphorbiac.) schwimmenden, fettumschließenden, plasmatischen Kugeln an. Fettumschließende Vakuolen fand derselbe Forscher im Milchsaft der Musaarten.

Unter dem gleichen Namen sind gelegentlich auch problematische Zelleinschlüsse anderer Art beschrieben worden, ohne daß ihre Natur als ölbildende plasmatische Organe wirklich erwiesen wäre.

Von den Proteïnoplasten wird unten noch kurz zu sprechen sein.

5g) Einschlüsse der Chromatophoren. In den Chloroplasten der Euglenen, der meisten Konjugaten und vieler Chlorophyceen, in den Chromatophoren zahlreicher Diatomeen, der Bangiaceen, der Nemalieen und einiger anderer Florideen liegen dicke knotenartige Körper, die als Pyrenoide bezeichnet werden. Außerhalb des Reichs der Algen sind solche nur bei Anthoceros gefunden worden. Sie sind stets allseits von Chromatophorensubstanz umgeben und treiben diese zuweilen gewaltig auf.

Ueber die Natur der Pyrenoide (vgl. Fig. 3, 9 und 48) ist nicht viel Sicheres bekannt. Unzweifelhaft bestehen sie aus einer sehr eiweißreichen Masse, die zuweilen kristallähnlich kantige Formen erkennen läßt, so daß man den Pyrenoiden geradezu Eiweiß-

kristallnatur hat zuschreiben wollen; daß in Pyrenoiden Kristalle aus Eiweißkörpern vorkommen, ist wohl nicht zweifelhaft. Molisch fand bei Untersuchung fixierter und gefärbter Spirogyren, daß die Pyrenoide in Hohlräumen der Chloroplasten an strahligen Fäden aufgehängt seien — „wie eine Spinne im Netz."

Von den Stärkekörnern, welche rings um die Pyrenoide sich bilden und diese maskieren können (Stärkeherde, Stärkekerne) wird später zu berichten sein (s. S. 803).

Von weiteren Einschlüssen, die in Chromatophoren anzutreffen sind, seien zunächst die Eiweißkristalle genannt. Sie treten nicht gerade häufig (Orchideen, Borragineen u. a.) als nadel- oder tafelförmige oder anders gestaltete Gebilde im Innern der Chromatophoren — auch an deren Oberfläche — auf und können in Chromatophoren jeder Art sich zeigen.

Leukosomen nennt Zimmermann die in den Leukoplasten mancher Tradescantiaarten, bei Paphiopedilum barbatum u. a. einzeln oder zu mehreren auftretenden kugeligen Einschlüsse, die ihren Reaktionen nach als amorphes Eiweiß zu gelten haben. — Als Albigrana hat A. Meyer tropfenähnliche farblose Einschlüsse der Chloroplasten von Pellionia und ergrünter Leukoplasten der Kartoffel beschrieben.

Oeltröpfchen sind in Chromatophoren weit verbreitet; wie die Eiweißkristalle liegen auch sie im Chromatophoren eingebettet oder an seiner Oberfläche (Orchideen, Agaven, Kakteen, Mesembrianthemum u. v. a.). Da die Oeleinschlüsse namentlich in den Chromatophoren alternder Zellen sich bemerkbar machen, darf vielleicht gefolgert werden, daß ihr Erscheinen ein Symptom der Degeneration der Chromatophoren sei. Daß auch jugendliche und zweifellos noch lebenskräftige Chromatophoren an ihrer Oberfläche Oeltröpfchen produzieren können, lehren die Chlorophyllkörner der Vaucheria.

Als Karyoide bezeichnet Palla kleine kuglige farblose Körperchen, die bei den Konjugaten der Oberfläche der Chloroplasten anliegen.

5h) Stigma. Hier mag nach des seltsamen Organs Erwähnung geschehen, das als Stigma oder Augenfleck bezeichnet wird und nur bei einzelligen, beweglichen Zellen — farblosen und farbigen Flagellaten, Peridineen, Schwärmsporen von Algen — auftritt. Mit den Chromatophoren hat der Augenfleck gewisse Struktureigentümlichkeiten gemeinsam; auch bei ihm ist ein „Stroma" von wechselnder, scheibchen- oder stäbchenähnlicher Gestalt und ein ihm eingelagerter, roter oder brauner, zur Gruppe der Karotine gehöriger Farbstoff zu unterscheiden. Diese Stigmata liegen einzeln — seltener zu zwei oder zu mehreren — an dem Vorderende der Zellen oft in unmittelbarem Anschluß an einen Chromatophoren. Strasburger hält die Stigmata für pigmentführende Verdickungen der Hautschicht des Cytoplasmas und findet unter der pigmentierten Schicht einen linsenförmigen hyalinen Körper. —

Die wichtigsten Einschlüsse der Chromatophoren, die Stärkekörner, werden sogleich ausführlich zu behandeln sein.

5i) Farbiges Cytoplasma bei Schizophyten. Wir nannten oben die Cyanophyceen unter den chromatophorenfreien Organismen. In der Tat scheint bei ihnen der Fall verwirklicht zu sein, daß nicht wohlumgrenzte, selbständige Organe des Cytoplasmas, sondern dieses selbst zum Träger der Pigmente wird. Von den Autoren, die über den Bau des farbigen Teils der Cyanophyceenzelle sich geäußert haben, scheinen diejenigen das Richtige zu treffen, welche die peripherische Schicht des Cytoplasmas als den Sitz der Pigmente gelten lassen und das Vorkommen echter Chromatophoren in Abrede stellen.

Unter den Bakterien liefern die Purpurbakterien ähnliche Fälle; das Pigment durchsetzt den ganzen Cytoplasmaleib.

Literatur. ***G. Berthold,*** *Beitr. z. Morphol. u. Physiol. d. Meeresalgen, Jahrb. f. wiss. Bot.,* **13**, *569, 1882.* — ***F. C. v. Faber,*** *Ueb. d. Organisation u. Entwickel. der irisierenden Körper d. Florideen, Zeitschr. f. Bot.,* **5**, *801, 1913.* — ***G. Haberlandt,*** *Die Chlorophyllkörner d. Selaginellen, Flora,* **71**, *291, 1888.* — ***E. Liebaldt,*** *Ueb. d. Wirkung wässeriger Lösungen oberflächenaktiver Subst. auf d. Chlorophyllkörner, Zeitschr. f. Bot,,* **5**, *65, 1913.* — ***A. Meyer,*** *Das Chlorophyllkorn usw., 1883.* — ***H. Molisch,*** *Ueber vorübergehende Rotfärbung d. Chlorophyllkörner in Laubbl., Ber. d. D. Bot. Ges.,* **20**, *442, 1902.* — ***Derselbe,*** *Mikrochemie d. Pfl., 1913.* — ***W. Rothert,*** *Ueber Chromoplasten in veget. Organen, Bull. acad. de Cracovie, 1911.* — ***A. F. W. Schimper,*** *Unters. über d. Chlorophyllkörner u. die ihnen homologen Gebilde, Jahrb. f. wiss. Bot.,* **16**, *1, 1885.* — ***F. Schmitz,*** *Die Chromatoph. d. Algen, 1882.* — ***G. Senn,*** *Die Gestalts- u. Lageveränderung der Pflanzenchromatophoren. Leipzig 1908.* — ***E. Strasburger,*** *Schwärmsporen, Gameten, pflanzl. Spermatozoiden usw., Histol. Beitr.,* **4**, *1892.*

6. Chondriosomen.

Die Chondriosomen sind kleine auffallend mannigfaltig gestaltete Einschlüsse des Cytoplasmas, welchen in neuester Zeit zahlreiche Untersuchungen gewidmet worden sind. Ihre Besprechung mag hier der Behandlung der Chromatophoren folgen, weil die Chondriosomen mit diesen in enge ontogenetische Beziehungen gebracht worden sind und viele

Autoren in den Chondriosomen nichts anderes als sehr frühe Entwicklungsstadien der Chromatophoren sehen.

Die Chondriosomen haben zunächst die Erforscher der tierischen Zelle sehr beschäftigt (s. „Zelle und Zellteilung“, Zoologisch). Sie zeigen sich, wie zuerst Meves fand, auch in den Pflanzenzellen als kugelige, wurstähnliche, stäbchen-, perlschnur-, semmelähnliche Gebilde (vgl. Fig. 12), deren wechselnde Gestalt seitens

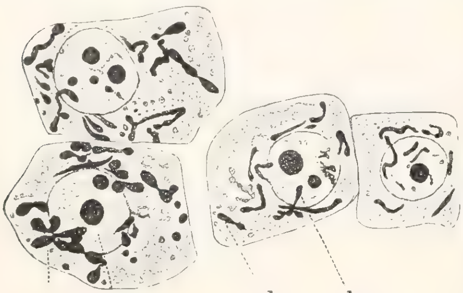


Fig. 12. Chondriosomen; einige Zellen aus der Sproßspitze eines Keimlings von Asparagus officinalis. k Zellkern. ch Chondriosomen. Nach Lewitsky.

der Zoologen zur Aufstellung zahlreicher Termini (Mitochondrien, Chondriokonten, Chondriomiten) geführt hat. Ihr Nachweis macht keine Schwierigkeiten, wenn man sich geeigneter „chondriosomenerhaltender“ Fixiermittel bedient (Bendasche Lösung); Essigsäure u. a. wirken zerstörend auf die Chondriosomen.

Chondriosomen sind bereits bei allen Hauptgruppen des Pflanzenreichs gefunden worden, auch bei den Pilzen, deren Reichtum an Chondriosomen wegen der vermuteten Beziehungen der letzteren zu den Chromatophoren besonders überrascht. Lewitsky u. a. fanden in ihren Präparaten neben sehr kleinen Chondriosomen solche, die in Form und Größe den Chromatophoren glichen und haben hieraus geschlossen, daß die Chromatophoren aus Chondriosomen entstehen. Von anderer Seite ist hingegen geltend gemacht worden, daß in ausgewachsenen Zellen Gebilde beiderlei Art ohne vermittelnde Uebergangsformen nebeneinander vorkommen können. Die von Rudolph vertretene Auffassung, daß Chromatophoren und Chondriosomen entwickelungsgeschichtlich nichts miteinander zu tun haben, wird durch Scherrers Befunde an Anthoceros (über die Chloroplasten dieser Gattung s. S. 762) bestätigt. Niemals wurden Chondriosomen in der Scheitelzelle gefunden, wohl aber ließ sich die Kontinuität in der Entwickelung der Chromatophoren in allen Stadien der Entwickelung des Mooses dartun.

Wie unsicher unsere Kenntnisse über Herkunft und Bedeutung der Chondriosomen noch sind, wird dadurch illustriert, daß Löwschin neuerdings Chondriosomen als Myelinformen zu erklären versucht hat. In der Tat besteht zwischen diesen und jenen eine beachtenswerte Aehnlichkeit. Auch muß es als auffallend bezeichnet werden, daß selbst die in einer Zelle vereinigten Chondriosomen sich in Form und Größe mehr voneinander unterscheiden, als wir es bei unzweifelhaften Zellenorganen zu sehen gewöhnt sind.

Erschwert wird die Kritik der in der Chondriosomenliteratur niedergelegten Angaben noch dadurch, daß höchst wahrscheinlich Gebilde verschiedener Art in ihr miteinander identifiziert worden sind. Mit den von Hertwig und Goldschmidt studierten Chromidien, welche nach diesen Autoren versprengte, im Cytoplasma liegende Chromatinanteile nuklearen Ursprungs darstellen und von Goldschmidt mit den Mitochondrien identifiziert werden, sind möglicherweise die von v. Derschau beschriebenen Plasmaeinschlüsse (Endosperm von Fritillaria) identisch.

In der früheren Literatur finden sich wiederholt Inhaltskörper der pflanzlichen Zelle beschrieben, welche den Mitochondrien der jüngeren Autoren zum mindesten sehr ähnlich sind, so die von Zimmermann beschriebenen Nematoplasten, die von Swingle und Lagerheim in Florideen und der Ascoidea rubescens gefundenen Vibrioiden u. a. m.

Literatur. **G. Lewitsky,** *Ueber d. Chondriosomen in pflanzl. Zellen, Ber. d. D. Bot. Ges.,* **28,** *538, 1910.* — **A. M. Löwschin,** *„Myelinformen“ u. Chondrios., Ber. d. D. Bot. Ges.,* **31,** *203, 1913.* — **R. Meves,** *Ueber d. Vorkommen v. Mitochondrien bezw. Chondromiten in Pflanzenzellen, Ber. d. D. Bot. Ges.,* **22,** *284, 1904.* — **K. Rudolph,** *Chondrios. u. Chromatophoren, Ber. d. D. Bot. Ges.,* **30,** *605, 1912.* — **A. Scherrer,** *D. Chondrios. u. Chromatophoren v. Anthoceros, Ber. d. D. Bot. Ges.,* **31,** *493, 1913.* — **E. W. Schmidt,** *Pflanzl. Mitoch., Progr. rei bot.,* **4,** *163, 1912.*

7. Tote Inhaltskörper der Zelle.

7a) Stärke[1]), Paramylon u. a. Die Stärke oder das Amylum kommt in der

[1]) Die sogenannte flüssige Stärke, die in der Epidermis von Saponaria officinalis und einigen anderen Objekten gefunden wird, hat ihren Namen auf die Blaufärbung hin bekommen, die sie wie das Amylum mit Jod gibt. Sie hat mit den Kohlehydraten nichts zu tun und ist eine gerbstoffähnliche Verbindung.

Pflanze nur in Körnerform vor. Die Stärkekörner entstehen ausschließlich im Innern lebender Zellen und zwar nie anders als in innigster Abhängigkeit von den Chromatophoren (s. S. 803), welche das heranwachsende Stärkekorn während der Dauer seiner ganzen Entwickelung stets allseits umhüllen. Figur 13 zeigt einen Chloroplasten,

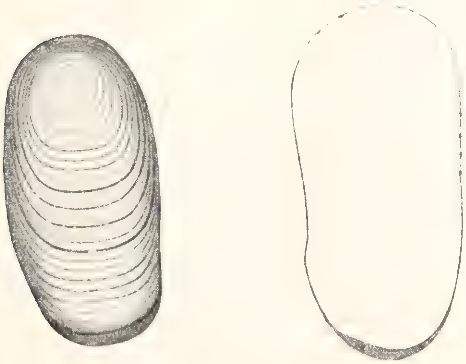


Fig. 13. Einfaches Stärkekorn aus Pellionia Daveauana mit Chloroplastenumhüllung. Rechts der Chloroplast allein, durch Färbung in seiner Kontinuität erkennbar gemacht. Nach A. Meyer.

welcher auf einer Seite mit dicker Schicht, im übrigen nur als sehr dünner Belag das in ihm entstandene Stärkekorn umhüllt.

Die Form der einzelnen Stärkekörner ist im allgemeinen rundlich oder eiförmig; sehr regelmäßig in ihrer Rundung sind z. B. die Körner der Cerealien, unregelmäßiger und mannigfaltiger gestaltet sind die der Kartoffel. Entstehen sehr viele Stärkekörner nebeneinander, so daß sie das ganze Zellinnere erfüllen, so kommt es zu polyedrisch abgeplatteten Formen. Stäbchenförmige (Fig. 11) und hantelförmige Stärkekörner finden sich im Milchsaft der Euphorbiaceen.

Die Größe der Stärkekörner wechselt innerhalb weiter Grenzen: in den assimilierenden Chloroplasten erscheint die Assimilationsstärke (s. unten) in Form gerade noch wahrnehmbarer Körnchen oder sehr kleiner flacher Scheibchen; in den Reserveorganen der Pflanzen finden wir Körner von sehr stattlichen Dimensionen (bei Canna indica bis zu 130 μ Durchmesser, in den Schuppen der unterirdischen Sprosse von Lathraea bis 275 μ).

Stärkekörner, die von einer derben Membran umkapselt sind, fand Buscalioni in Vicia narbonensis.

Wachsen in einem Chromatophoren mehrere Stärkekörner heran, so kommen diese schließlich in gegenseitige Berührung und liefern bei fortgesetzter Stärkeproduktion seitens des Chromatophoren ein aus zwei, drei oder noch mehr Anteilen zusammengesetztes Stärkekorn (vgl. Fig. 14); sie lassen zwei oder mehr Wachstums- und Schichtungszentren in sich erkennen, während die einfachen Körner naturgemäß nur ein Wachstumszentrum besitzen.

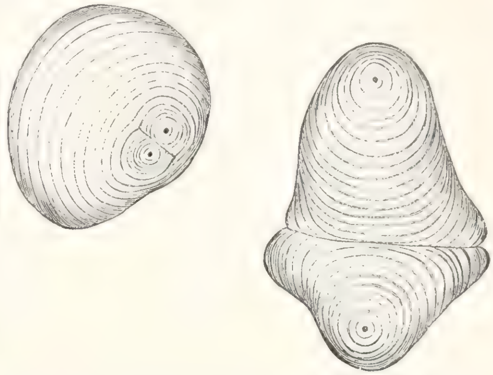


Fig. 14. Zusammengesetzte Stärkekörner aus dem Rhizom von Canna indica; ein halb und ein ganz zusammengesetztes Korn. Nach Strasburger.

Halb zusammengesetzt werden diejenigen Körner genannt, bei welchen mehr oder minder zahlreiche gemeinsame Schichten, welche sämtliche vereinigte Teilkörner umhüllen, vorhanden sind (Fig. 14 links); fehlen derartige gemeinsame Schichten, so liegen ganz zusammengesetzte Körner vor (Fig. 14 rechts).

Die Zahl der Teilkörner, die ein zusammengesetztes Korn aufbauen helfen, kann sehr beträchtlich werden. Bei der Stärke des Reis werden 4 bis 100 Teile gezählt, beim Hafer bis 300, bei Spinacia glabra bis über 30000. Je nach der Zahl der Teilkörner spricht A. Meyer von diadelphischen, triadelphischen usw., oligoadelphisch (bis 9 Komponenten) und polyadelphisch zusammengesetzten Körnern (Zwillinge, Drillinge, Viellinge).

An der Grenze zwischen je zwei Teilkörnern ist meist eine feine Spalte wahrnehmbar.

Die Stärkekörner sind kristallinische Gebilde. Mit A. Meyer dürfen wir sie uns aus feinen nadelförmigen radial orientierten Kriställchen (Trichiten) zusammengesetzt denken. Dieser Aufbau gibt ihnen den Charakter von Sphärokristallen und macht ihr Verhalten im polarisierten Licht verständlich: zwischen gekreuzten Nikols lassen sie ein dunkles Kreuz auf hellem Grunde sichtbar werden; der Schnittpunkt des Kreuzes liegt im Wachstumszentrum der Stärkekörner. In manchen Stärkekörnern ist

der radialfaserige Bau der Körner unmittelbar wahrzunehmen.

Sehr viel deutlicher als die feine radiale Streifung ist bei zahlreichen Stärkearten die konzentrische Schichtung der Körner: stark lichtbrechende Schichten wechseln mit schwächer brechenden. Die Frage, welche Struktureigentümlichkeiten diese Erscheinung bedingen, ist von verschiedenen Autoren verschieden beantwortet worden. A. Meyer nimmt an, daß in den verschiedenen Lagen der geschichteten Stärkekörner das quantitative Verhältnis der Trichite zu den zwischen ihnen liegenden Hohlräumen ein verschiedenes sei. Fällt das Schichtungszentrum der Stärkekörner mit ihrem mathematischen Mittelpunkt ungefähr zusammen, so nennen wir die Schichtung der Körner eine konzentrische; erscheint das Schichtungszentrum nach der Peripherie hin verschoben, so sind die Körner exzentrisch geschichtet (vgl. Fig. 13).

Der Nachweis der Stärkekörner geschieht durch Anwendung von Jodlösungen (Jodjodkalium, Jodtinktur und ähnlichen), durch welche jene blaugefärbt werden. Nach A. Meyer bestehen die Stärkekörner aus Amylose und Amylodextrin. Als „rote Stärkekörner" werden diejenigen bezeichnet, die mit Jod erst violette, dann rotbraune Färbung annehmen; Beispiele liefern die „Klebstärke" von Oryza sativa var. glutinosa (Klebreis) und Sorghum vulgare glutinosum (Klebhirse), die Stärkekörner im Samenmantel von Chelidonium majus und Myristica fragrans („Macis"), im Samen von Sinapis alba, den Embryonen verschiedener Orchideen usf.

Bei der Untersuchung der Nahrungsmittel zu praktischen Zwecken hat die Beschaffenheit der Stärkekörner große diagnostische Bedeutung.

Das Kartoffelmehl besteht aus Körnern sehr ungleicher Größe. Die umfangreichsten messen bis 100 μ (längster Durchmesser) und sind mit den kleinsten, wenige μ großen durch Uebergänge verbunden. Die Form der Körner ist unregelmäßig muschelförmig, ihre Schichtung exzentrisch. Einfache, seltener halb- und ganz zusammengesetzte Körner.

Bei Roggen, Weizen und Gerste finden sich relativ große bohnen- oder runde scheibenförmige Körner (20 bis 60 μ Durchmesser, Großkörner) und kleine (ca. 6 μ Kleinkörner), die durch keine Uebergänge miteinander verbunden sind. Die Körner des Roggens sind die größten (oft über 50 μ), und lassen strahlige Risse in sich erkennen. Schichtung ist wenig deutlich oder überhaupt nicht wahrzunehmen.

In dem Endosperm des Mais liegen kugelige oder polyedrisch abgeplattete Körner; 15 bis 30 μ.

Hafer und Reis sind durch reich zusammengesetzte Körner (s. o.) ausgezeichnet. Beim Hafer kommen neben diesen noch Einzelkörner, darunter solche von spindelförmiger oder „tränenähnlicher" Gestalt vor.

Die Leguminosensamen sind durch große eiförmige, bis 70 μ große Stärkekörner ausgezeichnet, die bei Untersuchung in Wasser eine breite strahlig verzweigte Spalte aufweisen. Schichtung im äußeren Teil der Körner deutlich erkennbar.

Das westindische Arrow-root (Maranta arundinacea) besteht aus eiförmigen, 30 bis 40 μ großen, deutlich geschichteten Körnern; in ihrem Wachstumszentrum findet sich eine feine Spalte. Nur einfache Körner.

Das brasilianische A. oder Kassawamehl (Manihot utilissima) besteht meist aus zusammengesetzten Körnern; die „paukenförmigen" Teilkörner etwa 20 μ groß.

Vgl auch den Artikel „Brotfrüchte".

Bei der Lösung der Stärkekörner durch diastatische Fermente schmelzen jene nicht gleichmäßig von außen her ab, sondern es werden mannigfaltig gestaltete Gänge und Kanäle in die Körner hineingelöst (Korrosionsfiguren), so daß diese schließlich, wie Figur 15 zeigt, in lauter kleine Stückchen zerfallen.



Fig. 15. Korrosionsfiguren an Stärkekörnern der Gerste. 1 bis 4 aufeinanderfolgende Stadien der Lösung. Nach Strasburger.

Paramylon ist ein von den Flagellaten gebildetes Kohlehydrat, das in Form von scheiben-, stäbchen- (Fig. 16 A), ring-, uhrglasähnlich oder anders geformten Körnern sich in den Zellen zeigt. Mit den Stärkekörnern stimmen die Körner des Paramylons nicht nur durch ihre physiologische Bedeutung für die Zelle überein, sondern auch in ihrer Struktur; sie zeigen konzentrische Schichtung. Die Paramylonkörner von Euglena velata var. β-granulata bestehen aus schraubig verlaufenden Schichten (Fig. 16 B).

Die Bildung der Paramylonkörner geht offenbar ganz anders als die der Stärkekörner vor sich. Sie liegen niemals in den Chloroplasten völlig eingebettet, sondern liegen ihnen nur an, und die Chloroplasten sind an ihrer Entstehung wohl nur insofern beteiligt, als sie das Material liefern, aus welchen im Cytoplasma die Paramylonkörner aufgebaut werden. Lösen sich die

Körner von den Chromatophoren, an welchen sie hafteten, ab, so können sie vom strömenden Plasma fortgetragen werden. Auch farblose Flagellaten können Paramylon entwickeln.

Durch Jodlösungen läßt sich Paramylon nicht färben.

Florideenstärke kommt in Form kugeliger, scheiben- oder napfförmiger oder ähnlich gestalteter Körner in den Zellen sehr zahlreicher, vielleicht aller Florideen vor. Schichtung ist an den Körnern nicht zu erkennen. Mit Jod nehmen sie bei verschiedenen Arten verschiedene Farben — weinrot, violett, blau — an.

Wie die Paramylonkörner entstehen und liegen auch die der Florideenstärke im Cytoplasma. Welcher Art ihre Beziehungen zu den Chromatophoren sind, welchen sie oft anliegen, und ob



A



B

Fig. 16. Paramylonkörner. A Stäbchenförmige Körner in Euglena acus. Nach Klebs. B Korn mit spiraliger Struktur nach Quellung und Lockerung der Schichten (Euglena velata β granulata). Nach Bütschli.

überhaupt entwickelungsgeschichtliche Beziehungen bestehen, bedarf näherer Untersuchung.

Als Phaeophyceenstärke bezeichnete Schmitz die in den Zellen der Fucoideen (Phaeophyceen) oft sehr reichlich vorhandenen Körperchen, die mit den beiden zuletzt beschriebenen Einschlußkörpern darin übereinstimmen, daß sie an den Chromatophoren entstehen, ohne dauernd an diese gebunden zu bleiben. Es sind dieselben Gebilde, die Crato als Physoden, Kylin als Fucosanblasen, andere Autoren unter anderem Namen beschrieben haben. Nach Kylin handelt es sich bei ihnen nicht um Körner, sondern um kleine mit „Fucosan" gefüllte plasmatische Bläschen. Ueber ihre chemische Natur gehen die Meinungen stark auseinander.

Noch weniger weiß man über die Chemie des Leukosin, das in Tröpfchenform in manchen Flagellaten (Chrysomonadineen) gefunden wird.

Literatur. ***A. Binz,*** *Beitr. z. Morph. u. Entstehungsgesch. d. Stärkekörner, Flora,* 76, *34, 1892.* — ***L. Buscalioni,*** *Sopra un caso rariss. di incapsul. dei granuli d'amido, Malpighia,* 10. — ***O. Bütschli,*** *Ueber d. feineren Bau d. Stärkekörner, Verh. Naturf. med. Ver. Heidelberg, N. F.,* 5. — ***Derselbe,*** *Beitr. z. Kenntnis d. Paramylons, Arch. f. Protistenkunde,* 7, *197, 1906.* — ***G. Klebs,*** *Ueber d. Organisation einiger Flagellatengruppen usw., Unters. bot. Inst., Tübingen,* 1, *233, 1883.* — ***R. Kolkwitz,*** *Beitr. z. Biol. d. Florideen, Wiss. Meeresunters.,* 4. *Helgoland 1900.* — ***H. Kylin,*** *Ueber d. Inhaltskörper d. Fucoideen, Ark. f. Bot.,* 11, *Nr. 5, 1912.* — ***A. Meyer,*** *Unters. über d. Stärkekörner, 1895.* — ***Nägeli,*** *Die Stärkekörner, 1858.* — ***J. N. Salter,*** *Zur näheren Kenntn. d. Stärkekörner, Jahrb. f. wiss. Bot.,* 32, *117, 1898.*

7b) Fette Oele und Fette sind bei den Vertretern aller Hauptgruppen des Pflanzenreichs — von den Bakterien bis zu den Angiospermen — weit verbreitete Inhaltsbestandteile der Zellen. Sie liegen in tropfenähnlichen Formen vor, die naturgemäß wenig Mannigfaltigkeit zeigen. Fettkristalle sind selten, sie zeigen sich in Gestalt langer feiner Nadeln im Samen von Elaeis guineensis, Bertholletia excelsa u. a.

Die Oelkörper der Lebermoose stellen eine durch eine plasmatische oder plasmaähnliche Grundlage zu einem kugeligen oder eiförmigen Gebilde verbundene Anhäufung von Oeltröpfchen dar; sie liegen in Einzahl oder zu mehreren in den Zellen und erreichen z. B. bei Radula complanata und bei den Marchantiaceen ansehnliche Größe. Nach Garjeanne entstehen die Oelkörper aus Vakuolen. Die Natur der Membran, welche die Oelkörper umhüllt, ist noch nicht genügend aufgeklärt.

7c) Wachs tritt nur ausnahmsweise innerhalb der Pflanzenzellen auf (Früchte von Rhusarten, von Myristica ocuba, Milchsaft von Ficus ceriflua u. a.). Bei Rhus vernicifera fand Möbius so dicke Wachsschichten im Innern der Zellen auf den Membranen liegen, daß die Zellen Steinzellen ähnlich wurden.

7d) Auf die Terpene und Harze, die in Zellen besonderer Art oder in Interzellularräumen liegen, ist in dem über die Gewebe der Pflanzen behandelnden Artikel berichtet worden.

Ueber die Entwickelung der Sekretzellen und ihres Sekretinhaltes gehen die Meinungen auseinander. Tschirch nimmt an, daß das Sekret ohne direkte Mitwirkung des Cytoplasmas in der Membran der Zellen und zwar in einer besonders schleimreichen, sogenannten resinogenen Schicht der Zellwand entstehe. In der Tat sehen wir bei den Hautdrüsen das Sekret zwischen der Kutikula und den unter ihr liegenden Zellhautschichten sich anhäufen, während im

Cytoplasma keinerlei Sekrettröpfchen nachzuweisen sind. Bei den schizogenen Sekretlücken wandert nach Tschirchs Lehre das in der Membran entstandene Sekret in die Interzellularräume aus, bei den Sekretzellen gelangt es ins Lumen der Zelle.

Ob Tschirchs Auffassung für die Sekretorgane jeglicher Art zutreffend ist, muß fraglich erscheinen. In den Sekretzellen der Aristolochiaceen, Lauraceen und Piperaceen fand Berthold den Sekrettropfen von einer zarten Zellulosehülle umspannt und diese an der Haut der Sekretzelle mit einem näpfchenartigen Gebilde befestigt. R. Müllers entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen haben ergeben, daß das Sekret bei Aristolochia im Cytoplasma entsteht, daß die kleinen Oelvakuolen zu einer großen zusammenfließen und diese sich mit einem konischen Fortsatz der Zellwand anlegt. Später wird die plasmatische Vakuolenwand zu Zellulose.

Kautschuk tritt vor allem im Milchsaft der verschiedensten Gewächse (Moraceen, Euphorbiaceen, Apocynaceen, Asclepiadaceen u. a.) in Form kleinster Kügelchen auf. Seltener zeigt sich Kautschuk in Sekretzellen (Fruchtfleisch von Strutanthus und Phtirusa).

Literatur. ***R. Beer***, *On Elaioplasts, Ann. of bot.*, **23**, *63, 1909.* — ***A. J. M. Garjeanne***, *Die Oelkörper d. Jungermanniales, Flora*, **92**, *457, 1903.* — ***W. v. Küster***, *Die Oelkörper d. Lebermoose. Basel 1894.* — ***M. Möbius***, *Ueber Wachsausscheidung im Inneren d. Zellen, Ber. d. D. Bot. Ges.*, **15**, *435, 1897.* — ***R. Müller***, *Z. Anat. u. Entwickelungsgesch. d. Oelbehälter, Ber. d. D. Bot. Ges.*, **23**, *292, 1905.* — ***W. Pfeffer***, *Die Oelkörper d. Lebermoose, Flora*, **2**, *1874.* — ***A. Tschirch***, *D. Harze u. Harzbehälter. Leipzig 1906.* — ***J. H. Wakker***, *Ein neuer Inhaltskörper d. Pflanzenzelle, Jahrb. f. wiss. Bot.*, **23**, *1, 1892.*

7e) Eiweißkörper, Eiweißkörner und Eiweißkristalle. Ebensolche Eiweißkörper wie im Zellkern und in den Chromatophoren (s. S. 759 und 765) finden sich bei höheren und niederen Pflanzen auch als Einschlüsse im Cytoplasma. Entweder sie zeigen sich in Form wohlentwickelter Kristalle oder in Gestalt allerhand seltsamer Schlingen, Spindeln, Sicheln usw. oder als amorphe Körner. Diejenigen Eiweißeinschlüsse, die in Vakuolen liegen, seien gleichzeitig mit den im Cytoplasma eingebetteten hier behandelt, da über ihre Lage in diesem oder in jenen nicht immer leicht zu entscheiden ist.

Wohl ausgebildete Eiweißkristalle finden sich bei vielen Meeresalgen (Florideen), in den Sporangiumstielen vieler Mucorineen, in der Blattepidermis von Polypodium ireoides. Ein bekanntes Beispiel aus dem Reich der Phanerogamen liefern die Kartoffelknollen, die in den äußeren Lagen ihres Parenchyms schöne Eiweißhexaëder beherbergen.

Die Mannigfaltigkeit der spindel-, peitschenähnlich, ring- oder schlingenförmig gestalteten Eiweißkörper, die in Epidermis und Grundgewebe verschiedener Kakteen auftreten (Epiphyllum, Opuntiaarten) veranschaulicht Figur 17 A.

Im Milchsaft von Musa ensete treten Kristalle von ähnlicher Gestalt auf, wie im Epiphyllumrindengewebe, daneben Kristallvakuolen d. h. klare Bläschen, die in sich einen oder mehrere meist stäbchenförmige Kristalle bergen (vgl. Fig. 17 B). Molisch, der diese Gebilde auch bei M. chinensis fand, hält die Substanz der Kristalle für eiweißähnlich.

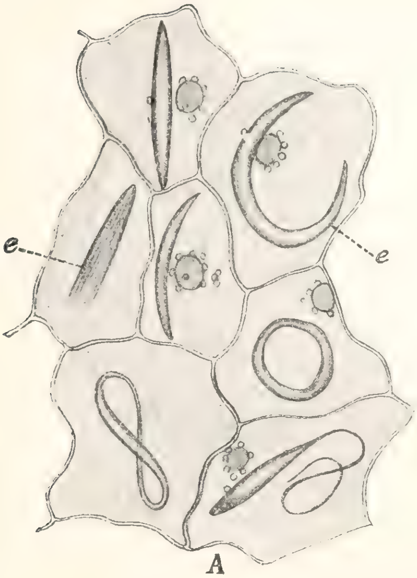
Ebenfalls aus eiweißähnlicher Substanz bestehen vermutlich die von Gardiner in den Epidermen von Drosera und Dionaea gefundenen spindel- und nadelförmigen Gebilde (Plastoiden, Rhabdoiden).

Die Protein- oder Aleuronkörner sind sehr viel weiter verbreitet als die bisher beschriebenen Eiweißkörper und finden sich in allen reifen Samen. In stärkehaltigen Samen (Gramineen u. a.) sind die Aleuronkörner meist klein und einfach gebaut, in fetthaltigen (Umbelliferen, Ricinus usw.) oft stattlich (bis 60 μ groß) und kompliziert gebaut, wie sogleich näher auseinanderzusetzen sein wird.

Die Aleuronkörner entstehen aus eiweißreichen Vakuolen des Cytoplasmas, indem diese beim Reifen der Samen allmählich ihren Wassergehalt verlieren und ihren Eiweißinhalt eindicken. Später bei der Keimung spielt sich der entgegengesetzte Vorgang ab und aus den körnigen trockenen Eiweißmassen werden wieder eiweißreiche Vakuolen. Gefärbte Aleuronkörner, die dasselbe Pigment enthalten, das wir sonst in Vakuolen anzutreffen gewöhnt sind (Anthocyan, s. S. 755), sind für einige Maisvarietäten bekannt.

Eine von der herrschenden Auffassung stark abweichende Meinung hat Peklo über die Entstehung der Aleuronkörner der Gramineen geäußert. Nach ihm sind die Aleuronkörner das Produkt von Pilzhyphen, welche die Aleuronzellen der Samen mit ihrem Geflecht erfüllen; in unreifen Sommerweizenkörnern u. a. glaubt Peklo den mykogenen Ursprung der Aleuronkörner und die Hyphen des Symbionten deutlich erkannt zu haben; er hält diesen für einen dem Mucor Rouxianus ähnlichen Pilz, dessen Hyphen an ihrer Oberfläche die Aleuronkörner produzieren.

Die Aleuronkörner geben die Eiweißreaktionen und bestehen nach Tschirch und Kritzler vorzugsweise aus Globulinen. Die kleinen Aleuronkörner, die sich in den Kotyledonen der Erbse und anderer Legumi-



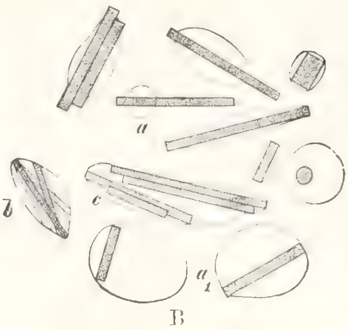


Fig. 17. Eiweißkörper. A Schlingen-, spindel-, ring- oder peitschenförmige Eiweißkörper (e) in den Epidermiszellen von Epiphyllum. B Kristallvakuolen mit stäbchenförmigen Eiweißkristallen aus dem Milchsaft von Musa chinensis. Die Vakuolenhaut ist teilweise (a) oder ganz (a') von den Kristallen abgehoben. b und c Kristallbündel. Nach Molisch.

nosen, in den Zellen der Aleuronschicht in den Früchten von Roggen, Weizen, Gerste, Mais u. a. finden (vgl. den Artikel „Brotfrüchte"), bestehen durchweg aus einer amorphen Grundsubstanz. Bei den großen Aleuronkörnern vieler fettreicher Samen sind in diesen noch Eiweißkristalle und andere Einschlüsse zu finden. Die Kristalle, die in Ein- oder Mehrzahl im Aleuronkorn liegen, gehören dem regulären oder hexagonalen Kristallsystem an; bei Ricinus (vgl. Fig. 18k) nehmen sie den größten Teil des Aleuronkorns für sich in Anspruch.

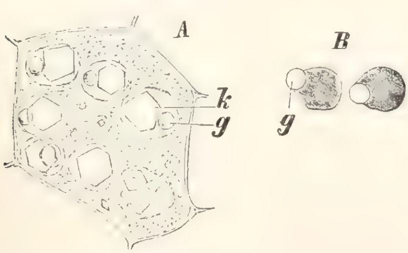


Fig. 18. Aleuronkörner mit Eiweißkristallen (k) und Globoiden (g), Zellen aus dem Endosperm von Ricinus. Nach Strasburger.

Wie bei Ricinus enthalten auch die Aleuronkörner von Linum, Papaver, Datura u. a. neben Eiweißkristallen noch Globoide, kugelähnliche, eiweißfreie Einschlüsse, die aus einem organischen mit Ca und Mg gepaarten Phosphat bestehen (Fig. 18g). Auch sie können einzeln oder zu mehreren in den Aleuronkörnern erscheinen.

Kristalle von Calciumoxalat, die in der Grundsubstanz eingebettet sind oder in den Globoiden liegen, sind selten (Myristica, Umbelliferen u. a.).

Nur Kristalloide enthalten z. B. die Aleuronkörner von Theobroma cacao, nur Globoide oder Oxalatkristalle z. B. die von Foeniculum capillaceum.

Die zarte Membran, welche die Aleuronkörner umspannt, gibt ebenfalls Eiweißreaktionen.

Proteinkörper besonderer Art hat Molisch im Milchsaft von Cecropia peltata und Brosimum microcarpum (Moraceae) gefunden. Sie haben kugelige, birnen-, linsen-, spindelähnliche oder irgendwelche andere rundliche oder polyedrische Gestalt und gleichen den Stärkekörnern darin, daß neben Einzelkörnern auch zusammengesetzte (Zwillinge, Drillinge) vorkommen, und namentlich dadurch, daß sie von einem chromatophorenähnlichen farblosen Organ, einem „Proteinoplasten" gebildet werden. Neben solchen, welche bereits ein oder mehrere ansehnlich große Proteinkörper führen, findet man im Milchsaft auch solche, „Leukoplasten", die noch keine Körner enthalten oder mit deren Bildung eben erst begonnen haben.

Das sogenannte „Volutin", das zuerst in den Zellen von Spirillum volutans („Volutanskugeln") beobachtet wurde, zeigt sich bei Bakterien, Pilzen und Algen in Form amorpher, stark lichtbrechender Massen, die einzeln oder zu mehreren in den Zellen liegen. A. Meyer kommt zu dem Schluß, daß es eine Nukleinsäureverbindung, aber kein Nukleoproteid sei. Bei höheren Pflanzen

ist es bisher nur in den Globoiden der Aleuronkörner von Ricinus und Cucurbita gefunden worden.

Litertur. ***G. Amadei,*** *Ueber spindelf. Eiweißkörper in d. Familie d. Balsamineen, Bot. Zbl.,* **73**, *33, 1898.* — ***A. Meyer,*** *Orient. Unters. über d. Verbreitung, Morph. u. Chemie des Volutins, Bot. Zeitg.,* **62**, *113, 1904.* — ***H. Molisch,*** *Ueber merkwürdig geformte Proteinkörper in d. Zweigen v. Epiphyllum, Ber. d. D. Bot. Ges.,* **3**, *195, 1885.* — ***Derselbe,*** *Stud. über Milchsaft u. Schleimsaft d. Pfl., 1901.* — ***J. Peklo,*** *Ueb. d. Zusammensetzung d. sog. Aleuronschicht, Ber. d. D. Bot. Ges.,* **31**, *370, 1913.* — ***W. Pfeffer,*** *Unters. über d. Proteinkörner, Jahrb. f. wiss. Bot.,* **8**, *429, 1872.* — ***A. F. W. Schimper,*** *Unters. über d. Proteinkrist. d. Pfl. Straßburg 1878.* — ***K. v. Spiess,*** *Ueber d. Farbstoffe d. Aleuron, Oest. bot. Zeitschr.,* **54**, *440, 1904.* — ***A. Tschirch und H. Kritzler,*** *Mikroch. Unters. über d. Aleuronkörner, Ber. d. D. pharm. Ges.,* **10**, *214, 1900.*

7f) Kalk- und Kieselsalze. Von allen Stoffen, die in den Zellen der Pflanzen sich in Kristallform zeigen, ist das Calciumoxalat der weitaus verbreitetste. Calciumoxalatkristalle finden sich bei Algen und Pilzen, Farnen und fast sämtlichen phanerogamen Familien. Sie fehlen den Zellen der Bryophyten, den Cyperaceen, Najadaceen, Lemnaceen, vieler Scrophulariaceen und Lentibulariaceen.

Die Kristallformen, in welchen das Calciumoxalat sich zeigt, gehören dem tetragonalen (quadratischen) und dem monoklinen (monosymmetrischen) System an; die tetragonalen Kristalle enthalten 6 Aequivalente Kristallwasser, die monoklinen nur zwei. Namentlich die monoklinen leuchten zwischen gekreuzten Nikols lebhaft auf. Entweder es kommen allseits wohl entwickelte Kristallindividuen, die Einzelkristalle der botanischen Literatur, zustande, oder kugelige Aggregate zahlreicher Kristallindividuen, die Drusen, an deren Oberfläche mehr oder minder dicht gedrängt die Spitzen der einzelnen Komponenten wahrnehmbar werden, die den Drusen das „morgensternähnliche" Aussehen geben. Bei den Sphärokristallen handelt es sich ebenfalls um kugelige Aggregate zahlreicher nadelförmiger, radial gestellter Komponenten (Trichiten, s. S. 767), die allerdings keine freien Kristallflächen mehr erkennen lassen.

Die Einzelkristalle erscheinen in tetragonalen oder monosymmetrischen Formen; tetragonal sind die sehr häufigen Oktaeder (Fig. 19), die sich mit Deuteropyramiden, mit Prisma, mit Pinakoid und Prisma kombinieren können. Monosymmetrische Kristalle haben die Form von Hendyoedern oder von solchen abgeleitete (vgl. Fig. 19). Monosymmetrisch sind ferner die Raphiden, lange nadelähnliche, bündelweise beieinander liegende Kristalle (Fig. 19 XII), und die ihnen ähnlichen, derben vierkantigen Prismen der Rothertschen Kristallzellen (Fig. 20, 21), die auch als Styloiden bezeichnet werden; wahrscheinlich sind auch die kreuzförmigen

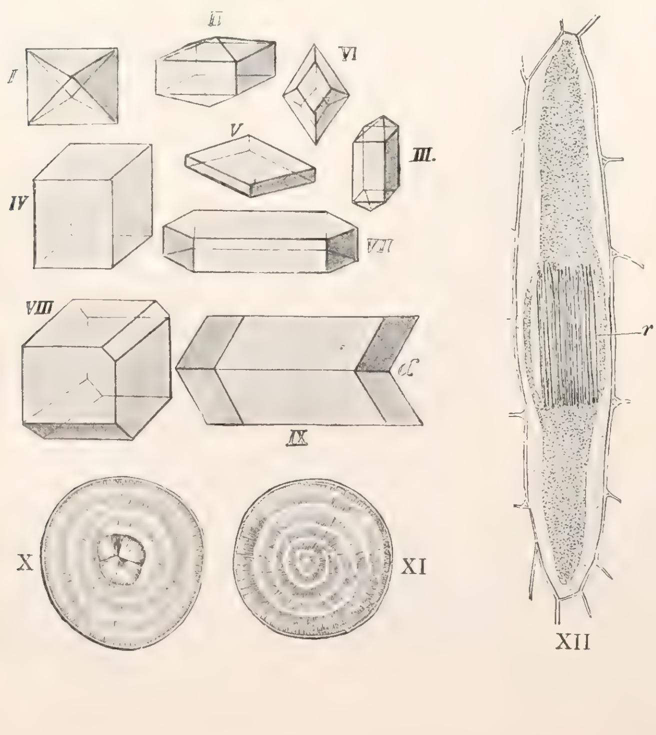


Fig. 19. Kristalle von oxalsaurem Kalk. I tetragonale Pyramide. II und III Kombination von Pyramide und Prisma. IV monokline Rhomboeder. V rhombische Tafel. VI vermutlich Kombination von positiver und negativer Hemipyramide mit der Basis. VII Kombination der rhombischen Tafel mit Klinopinakoid. VIII Kombination des Rhomboeders mit Hemipyramide. IX Zwillingskristall. X und XI Sphärokristalle mit konzentrischer oder schraubenähnlicher Schichtung. XII Raphidenbündel (r). I—IX nach Zimmermann aus Molisch, Mikrochemie. X und XI nach Möbius. XII nach Strasburger.

Kristalle von Spirogyra setiformis monosymmetrisch.

Die Drusen, die in sich oft einen „Kern" aus organischer Substanz bergen, können ebenfalls beiden Kristallsystemen angehören, je nach der Beschaffenheit ihrer Komponenten.

Die aus Calciumoxalat bestehenden Sphärokristalle haben mit den Stärkekörnern oft deutliche konzentrische Schichtung gemein (Fig. 19 X, XI). Ihre radialfaserige Struktur ist leicht zu erkennen.

Als kryptokristallinisches Calciumoxalat oder Kristallsand wird die aus kleinen, unregelmäßig gestalteten Körnchen gebildete, manche Zellen vollständig erfüllende Masse bezeichnet, deren einzelne Komponenten nur ausnahmsweise noch Andeutungen kristallähnlicher Formen (Vesques „sable tetraédrique") erkennen lassen.

Einzelkristalle und Drusen sind bei den Phanerogamen außerordentlich weit verbreitet; Raphiden und lange stabförmige Kristalle treten namentlich bei Monokotyledonen sehr reichlich auf, ferner bei den Vitaceen, bei Impatiens, Galium u. a. Entweder sie liegen einzeln oder in beschränkter Zahl in den Zellen — oder sie erscheinen bündelweise vereinigt (Raphiden, Styloiden): Figur 20 zeigt den Querschnitt durch ein



Fig. 20. Kristallzelle aus der Rinde von Cordyline indivisa; das Kristallbündel ist bei der Präparation zerfallen. Nach Rothert.

Kristallbündel von Cordyline indivisa und die schachbrettartige Anordnung der Kristallindividuen.

Die Größe der Kristalle schwankt innerhalb weiter Grenzen; sehr große Drusen liegen z. B. in den Blättern von Juglans und im Rhabarberrhizom. Das Gewicht eines Einzelkristalls aus dem Mesophyll von Agave americana gibt Andrews mit 0,00055 mg an; die Kristalle können bis 500 μ lang und 25 μ breit werden. Kleine Kristallnädelchen, die durch Fett zusammengeklebt werden und Drusen vortäuschen, treten in den Pogostemoneen auf (F. Mayer).

Kristallsand tritt z. B. in den Blättern vieler Solanaceen, Amarantaceen, Chenopodiaceen u. a. auf; die dichte Füllung läßt die von ihm in Anspruch genommenen Zellen völlig undurchsichtig erscheinen.

Sphärokristalle aus Calciumoxalat sind selten. Bei Phallus caninus liegen sie in kugelförmigen Erweiterungen der Hyphen. Beispiele aus der Reihe der Phanerogamen liefern die Kakteen (Phyllocactus Fig. 19 X und XI), die Samenschale einiger Caryophyllaceen (Silene cucubalus, Elisanthe noctiflora) und das Mark einiger Terminaliaarten.

Bei Pilobolus treten stabförmige Calciumoxalatgebilde auf, die an den Enden keulenartig anschwellen können und den Sphärokristallen nahe zu stehen scheinen.

Ob die hier genannten Raphiden und Sphärokristalle aus Calciumoxalat bestehen, ist übrigens noch nicht mit voller Sicherheit erwiesen. Auffallend ist, daß es nicht gelingt, bei Kristallisationsversuchen Raphiden aus Oxalatlösungen zu gewinnen. Wehmer hat die Vermutung ausgesprochen, daß sie aus zitronensaurem Kalk bestehen.

Die Zellen, welche die Calciumoxalatniederschläge beherbergen, gleichen entweder in Form und Größe ihren kristallfreien Nachbarn oder erfahren irgendwelche besondere Ausbildung, werden zu kristallführenden „Idioblasten", deren Volumen das Vielfache des der anderen Zellen erreichen kann. Daß auch ihre Form mit der der Kristalle in kausalen Beziehungen stehen kann, machen z. B. die mit langen stabförmigen Kristallen ausgestatteten spindelförmigen Kristallidioblasten der Pontederiaceen (vgl. Fig. 21) klar; welcher Art

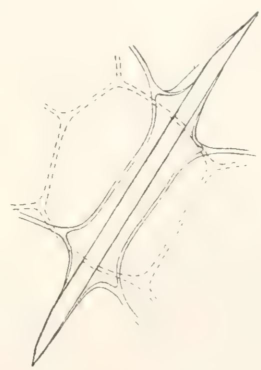


Fig. 21. Kristallzellen aus Pontederia. Nach Rothert.

diese Beziehungen sind, ist noch fraglich; passive Dehnung der Wand durch den heranwachsenden Kristall ist nach Rothert ausgeschlossen.

Der lebendige Inhalt der kristallführenden Zellen bleibt auch dann, wenn die Kristalle ausgewachsen sind, im allgemeinen erhalten; der Kern bleibt nachweisbar. Die mit monosymmetrischen Styloiden ausgestatteten Kristallzellen (Fig. 20) sterben stets ab; ihre verkorkten Membranen sinken ein. Raphidenzellen haben meist unverkorkte

Wände; sie bleiben nach Fuchs stets am Leben.

Sehr viele, wenn nicht alle Kristallablagerungen, werden von dem Protoplasten mit irgendeiner Hülle umgeben: die Raphiden liegen in einem protoplasmaähnlichen, stark quellenden Schleime (Fig. 19XII), die Einzelkristalle und Drusen in einer zellhautähnlichen Hülle, die die Reaktionen reiner Zellulose oder verholzter Membranen (Rosanoffsche Kristalle im Mark von Ricinus, im Fruchtfleisch der Hagebutten usw.), in Rotherts „Kristallzellen" die Reaktion verkorkter Membranen gibt. Die Membranhülle der Rosanoffschen Kristalle ist durch ein stielartiges Glied oder in anderer Weise mit der Membran der kristallführenden Zelle verbunden.

Außer oxalsaurem (und eventuell zitronensaurem) Calcium fallen in lebenden Pflanzenzellen nur wenige Substanzen in Kristallform aus.

Sphärokristalle und unregelmäßige Aggregate von Magnesiumoxalat treten in den Blättern der Paniceen auf, meist nur in getrocknetem, seltener auch in lebendem Material (Monteverde).

Calciumphosphat fand Zimmermann bei Cyperus (Blatt und Stengel) als schalenartige Hülle eines aus Calciumoxalat gebildeten Kernes.

Die kleinen Kriställchen, die in den Vakuolen von Closterium schwimmen, bestehen aus Calciumsulfat.

Calciumkarbonat wird vorzugsweise in den Membranen oder an der freien Außenfläche der Pflanzenorgane deponiert. Viel seltener erscheint es im Innern der Zellen. Ausfüllungen mit Calciumkarbonat sind namentlich für die Gefäße des Kernholzes von Ulmus, Celtis, Sorbus u. a. beschrieben, ferner im Perikarp von Cerinthe minor gefunden worden.

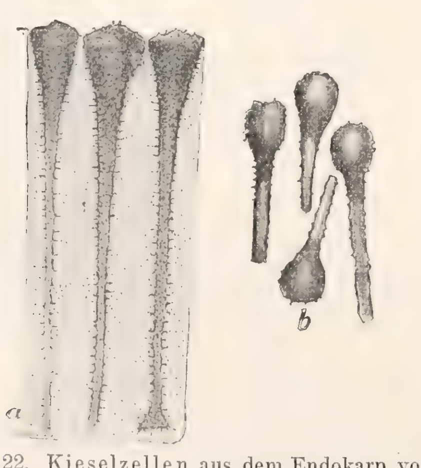


Fig. 22. Kieselzellen aus dem Endokarp von Phytelephas. a die mit Kieselsäure erfüllten pallisadenförmigen Zellen. b die beim Veraschen zurückbleibenden, etwas zusammengesinterten Kieselmassen. Nach Molisch.

Krümelige oder kompakte, trübe oder glashelle Kieselsäurekonkretionen (Kieselkörper) treten in den Zellen der Kryptogamen (Hymenophyllaceen, Angiopteris), der Monokotyledonen (Orchideen, Palmen, vgl. Fig. 22, Scitamineen, Gramineen) und vieler dikotyler Familien (Podostemonaceen, Chrysobalanaceen, Aristolochiaceen u. v. a.) auf. Entweder sie stellen kleine Körnchen dar, die frei in der Zelle liegen, oder umfangreiche Gebilde, die das ganze Lumen der Zelle erfüllen und sogar die Tüpfelkanäle gleichsam im Abguß wiederholen (vgl. Fig. 22 a und b). Ausfüllung von Gefäßen und anderen Elementen des Kernholzes erfolgt bei Chrysobalanaceen und Verbenaceen. Diese Kieselkörper umschließen einen organischen Kern (Calciumoxalatkristalle oder andere organische Verbindungen), die erst nach dem Glühen durch Kohlebildung kenntlich werden.

Stegmata oder Deckzellen (Mettenius) heißen die bei Hymenophyllaceen, Palmen, Orchideen und Scitamineen auftretenden Zellen, welche die Bastfaserbündel begleiten; ihre den letzteren anliegenden Wände sind stark verdickt, in ihrem Lumen liegt ein Kieselkörper.

Literatur. ***P. C. A. Fuchs,*** *Unters. über d. Bau d. Raphidenzellen, Oest. bot. Zeitschr.*, 48, *324, 1898.* — ***F. G. Kohl,*** *Anat.-phys. Unters. d. Kalksalze u. Kiesels. i. d. Pfl., 1889.* — ***M. Möbius,*** *Sphärokristalle von Kalkoxalat bei Kakteen, Ber. d. D. Bot. Ges.*, 3, *178, 1885.* — ***W. Rothert,*** *Die Kristallzellen d. Pontederiaceen, Bot. Ztg.*, 58, *75, 1900.* — ***W. Rothert und W. Zalenski,*** *Ueber eine besond. Kategorie von Kristallbehältern, Bot. Zbl.*, 80, *1, 1899.* — ***C. Wehmer,*** *Zur Charakteristik des zitronens. Kalkes usw., Ber. d. D. Bot. Ges.*, 11, *333, 1892.*

7g) Andere Inhaltskörper. Für einige weitere Inhaltskörper, die in den Zellen verschiedener Thallophyten gefunden worden sind, wird eine kurze Erwähnung um so mehr genügen, als man über die meisten von ihnen erst wenig Sicheres weiß.

Die in den Zellen der Schwefelbakterien reichlich oder spärlich auftretenden Kügelchen bestehen aus reinem Schwefel, der hier in einer bei Zimmertemperatur noch flüssigen Modifikation erscheint. Auch in Oscillarien sind ähnliche Schwefeleinschlüsse gefunden worden.

Schwebekörperchen oder Airosomen nennt Molisch gewisse unregelmäßig gestaltete Einschlüsse der Cyanophyceenzellen, die früher für Gasbläschen („Gasvakuolen") gehalten worden sind. Ueber ihren chemischen Charakter läßt sich nichts Bestimmtes sagen; auf alle Fälle sind sie kein Gas, auch kein freier Schwefel, kein Harz, kein Eiweiß, kein Fett und kein Gerbstoff. A. Fischer schreibt ihnen Kohlehydratnatur zu.

Die Gerbstofftropfen, die in den Zellen gerbstoffreichen Gewebe, z. B. vieler Rinden sehr voluminös werden und einen beträchtlichen

Teil des Zellumens für sich in Anspruch nehmen können, gehen nach Klercker aus kleinen, im Cytoplasma liegenden Körnchen hervor, an deren Stelle später Vakuolen (Gerbstoffvakuolen) sichtbar werden, die von einer plasmatischen Hülle umspannt werden.

Aehnlich steht es um die kleinen Gerbstoffbläschen in den Zellen der Zygnemaceen.

Die einfachen und zusammengesetzten Körnchen, die im Lumen der auf Pilea (Urticac.) parasitierenden Alge Phytophysa Treubii sich finden, geben Zellulosereaktion (Zellulosekörner); bei der Sporenbildung werden sie gelöst.

Zellulinkörner nennt Pringsheim die in den Hyphen und den Oogonien von Saprolegnia auftretenden, anfangs scheibenförmigen, später kugligen, deutlich geschichteten Gebilde; sie lösen sich in Schwefelsäure (1:1) und Chlorzinkjod und bestehen vielleicht aus einer Modifikation der Zellhautsubstanz. Die ihnen ähnlichen Dictydinkörner (Jahn) sind in den Plasmodien von Dictydium und Cribraria gefunden worden.

Die von Zopf in den Konidien verschiedener Erysipheen entdeckten Fibrosinkörper haben scheiben-, hohlkegel- oder hohlzylinderähnliche Gestalt und bestehen vielleicht aus einem Kohlehydrat. Bei der Keimung verschwinden sie.

In den Internodialzellen der Nitellaarten schwimmen kuglige, fein bestachelte, bis 24 μ (Durchmesser), große Gebilde. Nach Overton bestehen diese Stachelkugeln aus einer Eiweiß-Gerbstoffverbindung. Durch allerhand Uebergänge sind sie mit unbestachelten wasserhellen Blasen verbunden, die nach Overton dieselben chemischen Reaktionen geben wie jene. Bei Chara zeigen sich nur die stachellosen Formen, niemals die typischen Stachelkugeln.

Literatur. ***E. Jahn***, *Myxomycetenstudien I, Ber. d. D. Bot. Ges.*, **19**, *97, 1901.* — ***E. Overton***, *Beitr. z. Hist. u. Phys. d. Charac., Bot. Zbl.*, **44**, *5, 1890.* — ***N. Pringsheim***, *Ueber Zellulinkörner usw., Ber. d. D. Bot. Ges.*, **1**, *288, 1883.* — ***A. Weber v. Bosse***, *Etudes s. l. algues de l'archipel malais. II, Ann. jard. bot. Buitenz.*, **8**, *165.* — ***W. Zopf***, *Ueber einen neuen Inhaltsk. in pflanzl. Zellen, Ber. d. D. Bot. Ges.*, **5**, *275, 1887.*

8. Membran.

Die Membran gewinnt unter den Teilen der typischen Pflanzenzellen schon dadurch besondere Bedeutung, daß sie fast niemals fehlt und ein früh erkanntes, leicht verwertbares und selten täuschendes Unterscheidungsmerkmal zwischen Tierund Pflanzenzellen abgibt. Die mannigfaltige Ausbildung, welche die Zellwand in formaler und in chemischer Beziehung erfahren kann, trägt in hervorragendem Maße zur Charakteristik der verschiedenen Zellenarten bei. Die Membranen vieler Zellen bleiben für den Gesamtorganismus selbst dann noch bedeutungsvoll, wenn der Zellinhalt längst gestorben und verschwunden ist (Gefäße, mechanische Zellen u. a.). Schließlich sind es die Membranen, welche allen Dermatoplasten d. h. allen von einer festen Zellulosehaut umhüllten Zellen ihre charakteristische Form geben. Das alles macht es verständlich, daß auch heute noch bei der Beurteilung pflanzlicher Lebewesen und der Anwendung des Zellenbegriffs in der Botanik die Zellmembran eine große Rolle spielt: bei den Siphoneen und Phycomyceten bezeichnen wir als Zellen den umfangreichen zusammenhängenden, von Cytoplasma und sehr zahlreichen Zellkernen erfüllten Raum, den die Zellwand umspannt, und nennen diese Lebewesen einzellig, weil in ihrem Innern septierende Zellulosewände fehlen; andererseits ist es ja in der Lehre von den Pflanzengeweben durchaus gang und gäbe, auch da von Zellen zu sprechen, wo nur noch die toten Zellhautgehäuse ehemals lebender Elementarorganismen vorliegen.

8a) Formale Eigenschaften. Fast ganz allgemein stellt das Zellhautkleid der Protoplasten ein kohärentes Gebilde dar. Ausnahmen sind nur aus dem Reiche der Thallophyten bekannt: die Haut der Desmidiaceen, Diatomeen und Peridineen besteht aus zwei oder mehr selbständigen Stücken, die übereinander greifen oder mit irgendwie falzartig gebildeten Rändern aneinander haften. Vgl. die Artikel „Algen“, „Flagellaten“, „Diatomeen“.

Die Zellwand kann als lückenlose oder perforierte Schicht den Zellenleib umhüllen. Von den Perforationen, welche im Gewebeverband der höheren Pflanzen eine Verbindung von Zelle zu Zelle herstellen (vgl. Fig. 2), war schon oben die Rede (Plasmodesmen, s. S. 754). Perforiert sind die Zellhäute aller begeißelten Dermatoplasten, die Membranen der Diatomeen u. a. Werden ansehnlich große Löcher in die Membranen gelöst, so daß die Lumina benachbarter Zellen in Kommunikation gesetzt werden, so spricht man von Zellfusionen (s. oben unter „Gewebe der Pflanzen“). Das Lumen der toten „Faserzellen“ in den Sphagnum-Blättern kommuniziert durch mehrere regelmäßige runde Löcher mit der Außenwelt.

Die Dicke der Zellwände schwankt innerhalb weiter Grenzen. Die Wände der Bakterien sind unmeßbar dünn; die Zellen im Endosperm mancher Samen und die der mechanischen Gewebe bekommen ihre Festigkeit durch ihre außerordentlich dicken Wände (vgl. den Artikel „Gewebe der Pflanzen“).

Jugendliche Zellen sind fast stets zunächst von dünnen Wänden umkleidet; später werden ihre Wände dicker und können lange Zeit hindurch ihr Dickenwachstum fort-

setzen. Dieses kann sich an allen Teilen der Zelle ungefähr gleich stark betätigen, wie z. B. an den Sporen vieler Kryptogamen. Viel häufiger ist der Fall, daß der Fortgang der Membranproduktion an verschiedenen Teilen der Zelle ungleich stark erfolgt und die Dicke der Membran daher ungleichmäßig wird.

Je nachdem ob beim Dickenwachstum der Membran massive Höcker, Stacheln u. dgl. auf der Oberfläche sichtbar werden oder die Umrißformen der Zelle unverändert bleiben, spricht man von zentrifugalem und zentripetalem Dickenwachstum, — ein Unterschied, auf den bei Behandlung der Ontogenie der Zelle noch einzugehen sein wird. Zentrifugale Wandverdickungen können natürlich nur an freien Zellenoberflächen — an isolierten Pflanzenzellen oder solchen, die an der Oberfläche eines mehrzelligen Gebildes liegen, zustandekommen; zentripetale Wandverdickungen sind naturgemäß weiter verbreitet als jene.

Im allgemeinen erfolgt die Verdickung der Membranen bei ihrem zentripetalen Dickenwachstum nicht an allen ihren Teilen in gleicher Weise; vielmehr bleiben in sehr vielen Fällen eng umschriebene Bezirke der Zellhaut von der Verdickung ausgeschlossen. Wir bezeichnen sie als Tüpfel. Die Form der Tüpfel, ihre Zahl und ihre Verteilung können sehr verschieden sein; im Artikel „Gewebe der Pflanzen" sind weitere Angaben hierüber zu finden. Auch das quantitative Verhältnis zwischen den sich verdickenden Anteilen einer Zellhaut und den dünn bleibenden schwankt innerhalb weiter Grenzen.

Nicht immer sind es kohärente Anteile der Membran, die sich verdicken; vielmehr kann das Dickenwachstum der Membran sich auf isolierte, verschieden gestaltete Partien beschränken. Das lehren uns die Ringgefäße (vgl. den Artikel „Gewebe der Pflanzen"), die Zäpfchenrhizoiden der Lebermoose u. a. m.

Schließlich kann der Fall eintreten, daß nur an einer einzigen Stelle die Ablagerung der neugebildeten Zellwandsubstanz vor sich geht, während im übrigen die Membran relativ dünn bleibt. Beispiele liefern die halbkugelförmigen Cystolithen der Loasaceen u. a., die gestielten von Ficus elastica usw. (Beschreibung und Abbildung im Artikel „Gewebe der Pflanzen").

Ganz selten sind die Fälle, in welchen die Zelluloseproduktion nicht nur zu einer Umhüllung des Zelleninhalts und zu einer Verstärkung der bereits vorhandenen Membranhülle führt, sondern auch im Innern des Lumens vor sich geht. Bei den Caulerpaarten ist das Lumen von sehr zahlreichen balkenähnlichen, quer- und längsverlaufenden, vielfach miteinander anastomosierenden Zellulosefäden durchzogen. Wenn im Embryosack von Pedicularis aus Plasmasträngen sich Zellulosebälkchen bilden (Tischler), so liegt darin wohl ebenso ein Symptom für die degenerative Veränderung bestimmter Cytoplasmaanteile, wie bei der Bälkchenbildung, die Noll bei Bryopsis nach Störungen des Wachstums erfolgen sah. Durch intrazellulare Ablagerung können Hyphen parasitischer Pilze, die das Lumen ihrer Wirtszellen durchqueren, völlig umscheidet werden (Ustilago maydis u. a.); auch der Zellulosehülle, die sich in den Verdauungszellen der von Pilzen bewohnten Orchideenwurzeln u. a. (endotrophe Mykorrhiza) um die Mycelknäuel bildet, ist hier zu denken; von den Rosanoffschen Kristallen, den umhäuteten Oeltropfen und ähnlichem war schon oben die Rede.

8b) Struktur. Bereits mäßig stark verdickte Wände pflegen eine mehr oder minder deutliche Schichtungsstruktur erkennen zu lassen: das Lichtbrechungsvermögen der aufeinanderfolgenden Lamellen, aus welchen die Membran besteht, ist verschieden. Bereits Nägeli hat erkannt, daß die Schichtung auf ungleichem Wassergehalt der benachbarten Lamellen beruhe; in der Tat wird bei den Bastfasern verschiedener Pflanzen die Schichtung der Membranen nach Wasserentziehung völlig oder nahezu unsichtbar. In anderen Fällen bleibt die Schichtung auch nach völliger Wasserentziehung noch sichtbar; vielleicht ist sie bei diesen in chemischen Differenzen zwischen benachbarten Lamellen begründet (Mark von Podocarpus). — Schichtenweise in der Membran liegende Calciumoxalatniederschläge finden sich z. B. bei den Koniferen.

Bei Betrachtung in Flächenansicht zeigen viele Zellen zarte schraubig verlaufende Streifung. Wie Correns für die Epidermen von Hyacinthus und Ornithogalum und für die Bastfasern ermittelt hat, beruht auch diese Differenzierung auf ungleichem Wassergehalt der aufeinander folgenden Teile der Wand. Lassen sich in der Flächenansicht zwei einander kreuzende Streifensysteme erkennen, so gehören sie verschiedenen Schichten der Zellwand an.

Zu Schichtung und Streifung kommt bei den Bastfasern der Apocyneen noch eine Querlamellierung, die die Schichtung senkrecht durchsetzt; entweder die Membran ist in ihrer ganzen Dicke querlamelliert oder die Struktur ist nur an einzelnen Schichten der Membran wahrnehmbar. Correns führt die Querlamellierung auf Infiltration der Membran mit einem noch unbekannten Stoffe und auf ungleiche Dichtigkeit benachbarter Zonen zurück.

In den Membranen der Palissaden, welche

die Epidermis der Papilionaceensamen bilden, fällt eine parallel zur Außenfläche orientierte Schicht als helles Band auf (Lichtlinie).

Auf dem Wege des Zerstäubungs- oder Karbonisierungsverfahrens (Behandlung mit verdünnter Salzsäure, nachfolgende Erwärmung auf 50 bis 60°) gelang es Wiesner, die Membranen der Pflanzenzellen in eine sehr feinkörnige, staubartige Masse zu verwandeln. Wiesner nimmt an, daß diese feinen Partikel (Dermatosomen) auch vor der Behandlung in der Pflanzenzellhaut bereits vorhanden sind und aus kleinen plasmatischen Anteilen, den Plasomen, hervorgehen.

Zwischen gekreuzten Nikols erweisen sich die Zellhäute durchweg als doppeltbrechend; der Grad ihrer Anisotropie ist verschieden und bei jugendlichen Membranen schwach. Die Achsen des optischen Elastizitätsellipsoids liegen derart, daß eine von ihnen in die Richtung des Radius der Zelle, die anderen in die Tangentialebene fallen, in der sie transversal und longitudinal oder in schiefer Richtung verlaufen. Fast immer ist die Radialachse die kürzeste; hierin unterscheiden sich die Zellhäute von den Stärkekörnern, bei welchen die größte Achse des Elastizitätsellipsoids in der Richtung des Radius liegt. Die meisten verkorkten Wände, die Membranen von Caulerpa, Bryopsis u. a. stimmen andererseits mit den Stärkekörnern überein. Ueberall, wo Streifungen der Membran erkennbar oder leistenförmige Verdickungen und spaltenähnliche Tüpfel vorhanden sind, verläuft eine der beiden Achsen der Tangentialebene parallel zu diesen Strukturen.

8c) Ueber die chemischen Charaktere und Modifikationen der Zellhaut (Verkorkung, Verholzung, Verkalkung, Verkieselung, Verschleimung usw.) ist in dem Artikel „Gewebe der Pflanzen“ bereits berichtet worden.

Literatur. ***C. Correns,*** *Ueber d. inn. Strukt. d. veget. Zellmembranen, Jahrb. f. wiss. Bot.,* **23**, *277, 1891.* — ***Derselbe,*** *Ueber d. Querlamellierung d. Bastzellmembr., Ber. d. D. Bot. Ges.,* **11**, *410, 1893.* — ***Derselbe,*** *Ueb. d. veget. Zellmembran, Jahrb. f. wiss. Bot.,* **26**, *587, 1894.* — ***L. Dippel,*** *D. Mikroskop. u. seine Anwendung, 2. Aufl.,* **2**, *1898.* — ***G. Krabbe,*** *Beitr. z. Kenntn. d. Struktur u. d. Wachst. vegetab. Zellhäute, Jahrb. f. wiss. Bot.,* **18**, *346, 1887.* — ***W. Krieg,*** *Streifung d. Tracheidenmembr. im Koniferenholz, Beih. z. bot. Zbl.,* **21**, *I, 245, 1907.* — ***C. Nägeli,*** *Ueber d. inn. Bau d. vegetab. Zellmembr., Bot. Mitt.,* **2**, *1866.* — ***E. Strasburger,*** *Ueber d. Bau u. d. Wachst. d. Zellhäute, 1882, Die pflanzl. Zellhäute, Jahrb. f. wiss. Bot.,* **31**, *511, 1898.* — ***E. Wiesner,*** *Unters. üb. d. Organisation d. vegetab. Zellhaut, Sitzungsber. Akad.,* **93**. *Wien 1886.* — ***Derselbe,*** *Die Elementarstruktur u. d. Wachst. d. leb. Subst., 1892.*

II. Ontogenie der Pflanzenzelle.

1. Wachstum der Zelle.

Von Wachstum der Pflanzenzelle sprechen wir, wenn durch irreversible Veränderungen der Membran die Zelle an Umfang gewinnt, — gleichviel ob der lebendige Inhalt der Zelle dabei eine deutliche Vermehrung erfährt oder die Volumenzunahme in erster Linie dem Zellsaftraum zu gute kommt.

Eine besondere Art des Zellenwachstums, bei der die Masse des Zelleninhalts durch Systole (Kontraktion und Stoffabgabe) eine rhythmische Reduzierung erfährt, liegt bei dem „Schrittwachstum“ vor, das Raciborski an den Hyphen von Basidiobolus ranarum beobachtete: in den wachsenden Spitzenzellen der Fäden zieht sich das Cytoplasma zusammen, trennt sich dabei von dem hinteren Ende der Zelle und schließt sich nach dieser Systole von dem leeren Raum des Membrangehäuses durch eine Querwand ab.

Daß in heranwachsenden Zellen Cytoplasma und Zellkern beträchtlichen Substanzgewinn erfahren können, ist unzweifelhaft; im einzelnen läßt sich aber über die Art und Weise ihres Wachstums nichts aussagen. Besser kontrollierbar sind die Veränderungen, welche die Membran der Zelle bei deren Wachstum durchmacht.

Es ist klar, daß bei jeder Volumzunahme des Zelleninhalts die Zellwand an Flächenausdehnung gewinnen muß. Dieses Flächenwachstum kann an allen Teilen der Zelle erfolgen oder sich auf bestimmte Teile der Zelle beschränken. Die Wurzelhaare, die Pollenschläuche, die Siphoneen, die Hyphen der Pilze u. a. haben Spitzenwachstum, d. h. ihre Zellmembranen erfahren nur an den Spitzen Flächenzuwachs. Nach Reinhardt nehmen nur die halbkugelähnliche Kuppe der Zellenspitze und die ihr unmittelbar angrenzenden Teile des Zylinders am Wachstum teil, das an der Spitze am lebhaftesten erfolgt. Figur 23 veranschau-

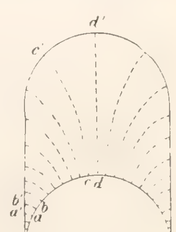


Fig. 23. Schematische Darstellung einer wachsenden Pilzhyphe (Spitzenwachstum). Punkt a wird während des Wachstums nach a′, b nach b′ usw. verschoben. Nach Reinhardt.

licht, welche Kurvenwege die einzelnen Teilchen der Membran während des Spitzenwachstums der Zelle zurücklegen. Interkalar ist z. B. das Wachstum der Zellwände von

Oedogonium, über das im Artikel „Algen" eingehend berichtet ist.

Eine andere Art der Lokalisation des Flächenwachstums zeigen die zylindrischen Zellen der Spirogyren und viele andere ähnlich gestaltete Zellen, bei deren Entwickelung nur die zylinderischen Außenwände Flächenwachstum erfahren, während die Querwände vom Wachstum ausgeschlossen bleiben. Daß die an Außenwelt oder Interzellularräume grenzenden Zellwandanteile sich anders verhalten als diejenigen, welche die Lumina benachbarten Zellen voneinander trennen, und sich zu lebhafteren Wachstumsleistungen befähigt zeigen als diese, ist eine im Pflanzenreich weit verbreitete Erscheinung (Entwickelung der Zellen des Schwammparenchyms, der Papillen und Haare u. a. m.).

Die Spirogyren machen uns ferner klar, daß beim Flächenwachstum der Membranen die Richtung des Wachstums eine verschiedene sein kann: während der vegetativen Entwickelung der Zellen erfolgt das Wachstum der Zylinderflächen in der Richtung parallel zur Achse, während bei der Bildung von Kopulationsästen ein ungefähr kreisförmig begrenztes Areal der Wand zunächst ähnliche Flächenwachstumsveränderungen erfährt, wie sie sich in einer wachsenden Wurzelhaarspitze abspielen. Unter der Einwirkung von Aether schließlich geben die Zellen ihre Zylinderform auf und wachsen zu tonnenähnlichen Gebilden heran; die Zylinderflächen der Membranen haben also Flächenwachstum in tangentialer Richtung erfahren.

Ueber die Art und Weise, wie das Flächenwachstum der Membranen vor sich gehen mag, ist viel gestritten worden: gewinnen sie an Flächenausdehnung dadurch, daß in der Richtung der Fläche neue Teilchen von Membransubstanz zwischen die bereits vorhandenen eingelagert werden (Intussuszeption), oder erfolgt inwendig Anlagerung neuer Teilchen (Apposition) unter gleichzeitiger Dehnung der bereits vorhandenen Membranschichten durch den vom lebenden Zellinhalt ausgeübten Turgordruck? Wahrscheinlich spielen beide Modi bei dem Flächenwachstum der Zellhäute ihre Rolle. Daß die verschiedenen Schichten der Sporenhäute von Selaginella beträchtliches Flächenwachstum erfahren, obwohl sie mit dem zur Kugel kontrahierten Cytoplasma gar nicht in Berührung stehen (Fitting), spricht für die Möglichkeit reinen Intussuszeptionswachstums. Andererseits ist durch die Versuche Nolls, der die Membranen wachsender Zellen mit Berlinerblau imprägnierte, so daß die neu hinzukommenden farblosen Membranschichten von den bereits vorhandenen tingierten deutlich unterscheidbar wurden, der Nachweis erbracht worden, daß nach Einwirkung der von ihm verwendeten Reagentien an den wachsenden Spitzen von Derbesien u. a. die ältesten Membranlamellen gesprengt werden und die tiefer liegenden Flächenzunahme erfahren, während innen stets neue Lamellen auf die bereits vorhandenen aufgelagert werden. Ungeklärt bleibt, ob die Flächenzunahme der jüngeren Membranschichten als passive Dehnung oder als Folge aktiven Intussuszeptionswachstums aufzufassen ist. Die Möglichkeit, daß das Membranflächenwachstum bei ungestörter Entwickelung der Zellen sich wesentlich anders abspielt als an den mit giftigen Mitteln vorbehandelten Objekten Nolls, ist nicht außer Acht zu lassen, und es muß daher noch fraglich bleiben, ob an ungestört sich entwickelnden Zellen sich dieselben Erscheinungen abspielen wie an Nolls Versuchspflanzen.

Auch wenn man annehmen wollte, daß nicht nur die äußeren Membranlamellen, deren Sprengung Noll beobachtet hat, sondern auch die noch Flächenwachstum erfahrenden inneren bei diesem passiv gedehnt würden, so wäre doch der Druck, den der turgescente Zellinhalt auf hinreichend dehnbare jugendliche Membranlamellen ausübt, keineswegs ausreichend, um das Flächenwachstum der Zellhäute kausal zu erklären. Vielmehr kann es nicht zweifelhaft sein, daß das lebende Cytoplasma irgendeinen — vorläufig nicht näher analysierbaren — vorbereitenden Einfluß auf die wachsende Membran hat: ich erinnere an die verschiedenartigen Aeußerungen des Membranflächenwachstums bei Zellen der Spirogyra (s. oben); auch die Wiederaufnahme des Flächenwachstums an den Membranen der sich verzweigenden Pilzhyphen weist uns auf die Mitbetätigung des lebenden Zellinhalts hin, die offenbar mit seinen osmotischen Leistungen und Wirkungen nichts zu tun hat.

Noch während die Membranen an Flächenausdehnung gewinnen, können sie an Dicke merklich zunehmen. Namentlich aber kann nach Abschluß des Flächenwachstums ein ergiebiges Dickenwachstum einsetzen, das die Membranen mancher Zellenarten zu mächtigen Zellulosedepots werden läßt, deren Lumen auf ein Minimum reduziert wird. Die Dickenzunahme der Membranen erfolgt in erster Linie durch Apposition neuer Lamellen auf die bereits vorhandenen. Wesentlich geringer ist die Rolle, welche die Intussuszeption bei dieser Art des Membranwachstums spielt (Membranen von Gloeocapsa nach Correns).

Zentrifugale Wandverdickungen, d. h. solche, welche außen der Wand aufgesetzt sind oder aufgesetzt zu sein scheinen, und durch welche die Umrißform der Zellen

verändert wird, können offenbar in sehr verschiedener Weise zustande kommen.

Bei Marsilia, Pilularia u. a. sind es die aus den Tapetenzellen der Sporangien stammenden zum „Periplasmodium" zusammen geflossenen Plasmamassen, welche die Wandauflagerungen auf den Sporen (Perispor) bewirken (Strasburger, Hannig).

Ein den Zellen außen aufliegendes, aber ihnen selbst entstammendes (extramembranöses) Plasma hat man zur Erklärung der zentrifugalen Verdickungen auf den Wänden der Peridineen vermutungsweise herangezogen.

Ueber die zentrifugalen Wandverdickungen von Epidermen und Haaren hat namentlich Schenck Untersuchungen angestellt. Entweder es handelt sich bei diesen um Ausbuchtungen der Wände, die später durch innen angelagerte Wandsubstanz ausgefüllt werden können (Medicago arborea, Loasa u. a.), — oder es treten an der Außenfläche der Haare Kutikularknötchen auf (Coleus u. a.) — oder es werden zwischen Kutikula und Zelluloseschichten an eng umschriebenen Stellen chemisch schwer definierbare (vielleicht harzähnliche) Massen ausgeschieden (Cornus, Cineraria, Deutzia u. a.).

Wie die Stacheln und Leisten auf den Pollenkörnern vieler Pflanzen zustande kommen mögen, ist noch durchaus unklar.

Bei der Entstehung der Zellulose handelt es sich entweder um einen Ausscheidungsprozeß oder um Umwandlung des Cytoplasmas in Membransubstanz (bezw. Abspaltung der N-freien Zellulose von dem N-haltigen Plasma). Um Ausscheidung handelt es sich bei der Umhäutung nackter Cytoplasmaballen und überhaupt bei jeder Zellulosebildung an der Oberfläche des Plasmaleibes; durch Umwandlung bezw. Abspaltung kommen die Zellulosebälkchen in den Embryosäcken mancher Scrophulariaceen und Plantaginaceen zustande, wohl auch die Balken im Lumen der Caulerpa u. ähnl. m.

Daß über die Art und Weise, in welcher bei Cytoplasma und Zellkern das Wachstum erfolgt, nichts Näheres bekannt ist, war schon oben mitzuteilen. Um so deutlicher sind einerseits die Veränderungen, die sich hinsichtlich der Verteilung des Cytoplasmas in wachsenden Zellen abspielen, andererseits die Vorgänge, die zur Vermehrung der in den Zellen liegenden geformten Gebilde — Zellkern, Chromatophoren usw. — und zur Vermehrung der Zellen selbst durch Teilung ihres Lumens führen. Ueber die sinnfälligen Veränderungen, welche die Verteilung des Cytoplasmas und das Mengenverhältnis von Cytoplasma und Vakuolenflüssigkeit in lebhaft wachsenden Zellen erfahren, ist schon oben berichtet worden; die Teilungsvorgänge werden auf den nachfolgenden Seiten zu schildern sein.

Literatur. *Vgl. auch das oben S. 777 gegebene Verzeichnis.* **C. Correns,** *Ueber Dickenwachst. d. Intussuszeption bei einigen Algenmembranen, Flora,* **72**, *298, 1889.* — **H. Fitting,** *Bau u. Entwickelungsgesch. d. Makrosp. v. Isoetes u. Selaginella usw., Bot. Zeitg.,* **58**, *107, 1900.* — **E. Hannig,** *Ueber die Bedeutung d. Periplasmodien, III, Flora,* **102**, *335, 1911.* — **F. Noll,** *Experim. Unters. über d. Wachst. d. Zellmembr. Würzburg 1887.* — **M. Raciborski,** *Ueber Schrittwachstum der Zelle, Bull. Acad. Cracovie, 1907.* — **H. Schenck,** *Unters. über d. Bildung von zentrif. Wandverdickungen an Pflanzenhaaren u. Epidermen, Diss. Bonn 1884.* — **E. Strasburger,** *Ueber d. Wachst. vegetat. Zellhäute, Histol. Beitr.,* **2**, *1889.* — **E. Zacharias,** *Ueber d. Wachst. d. Zellhaut b. Wurzelhaaren, Flora,* **74**, *466, 1891.*

2. Kernteilung.

2a) Vegetative und generative oder Reduktionsteilung. Wir haben vorhin zu konstatieren gehabt, daß in den sehr umfangreichen plasmareichen Zellen der Siphoneen und ähnlicher Organismen eine gewaltige Zahl von Zellkernen in dem Cytoplasma liegt, während die relativ kleinen Zellen der höheren Pflanzen nur je einen Zellkern beherbergen. In der heranwachsenden Hyphe einer Mucorinee oder dgl. vermehrt sich mit dem Cytoplasma auch die Zahl der Zellkerne, die in ihm liegen, und bei den höheren, aus einkernigen Zellen sich aufbauenden Gewächsen halten die Vermehrung der Zellen und die der Kerne gleichen Schritt miteinander.

Für die Vermehrung der Kerne gilt vor allem der Grundsatz, daß niemals Zellkerne aus dem Cytoplasma neu entstehen, und daß niemals andere Einschlüsse des Cytoplasmas sich in Zellkerne umwandeln können; vielmehr ist jeder Zellkern der Abkömmling eines anderen, der auf dem Wege der Teilung in zwei Tochterkerne sich zerlegt hat: omnis nucleus e nucleo.

Der Weg, der zur Teilung des Zellenkernes führt, ist allerdings ein komplizierter; die in Teilung begriffenen Kerne weichen in ihrer Form von den „ruhenden" so weitgehend ab, daß sie lange übersehen oder verkannt worden sind; noch Hofmeister glaubte (1867), daß bei jeder Zellteilung der Kern der Zelle sich löst und für die Tochterzellen neue Kerne gebildet werden. Der erste, der an botanischen Objekten (Picea) den Vorgang der Kernteilung als solchen erkannt hat, war Strasburger (1875).

Karyokinese. Die Teilung des Zellkernes erfolgt — wenn wir von der schlichten Fragmentierung absehen, von

der später noch die Rede sein wird — bei allen Gewächsen in fast übereinstimmender Weise nach einem sehr komplizierten Schema; da es sich bei ihm um eine gesetzmäßige Verlagerung der den Kern aufbauenden Teile handelt, spricht man von Karyokinese, Mitose oder indirekter Kernteilung. Sie spielt sich folgendermaßen ab.

Das Gerüstwerk, das wir im ruhenden Kern fanden (s. o. Fig. 7), kontrahiert sich; seine Substanz sammelt sich an einigen Stellen des Kerns zu ansehnlichen Massen, die zunächst noch durch feine, pseudopodienähnliche Fasern sich miteinander verbunden zeigen (Fig. 24, 1 bis 3). Werden auch noch die letzten Anastomosen eingezogen, so liegt die färbbare Masse des Kerns in geformten Stücken vor, die wir Chromosomen nennen; diese bandartigen, oft sehr unregelmäßig gestalteten, zackig umrissenen Anteile entstehen also aus dem Chromatinretikulum, ohne daß vorher ein kontinuierlicher Chromatinknäuel in dem Kern vorhanden gewesen wäre (Grégoire).

Ueber die feinere Struktur der Chromosomen gehen die Meinungen noch sehr weit auseinander. Strasburger sieht die färbbare Substanz, das Chromatin, sich in Abständen zu Scheiben — Sammelpunkten der Erbeinheiten, wie man angenommen hat — anhäufen; zwischen ihnen liegt das nicht färbbare Linin. Grégoire u. a. nehmen an, daß das Chromosom homogene Beschaffenheit habe und Linin und Chromatin gleich-



Fig. 24. Vegetative Kernteilung und Zellteilung (schematisiert) aus dem embryonalen Gewebe einer höheren Pflanze. n Zellkern, nl Nukleolus, w Kernwandung, c Cytoplasma, ch Chromosomen, k Polkappen, s Spindel, kp Kernplatte, t Tochteranlage, v Verbindungsfäden, z Zellplatte, m neue Scheidewand. — 1 Ruhender Kern, 2 bis 5 Bildung der Chromosomen, 6 Spaltung der Chromosomen, 7 bis 8 Kontraktion der Chromosomen, Bildung der Polkappen. 9 Auflösung der Kernwandung, Bildung der Spindelfasern von den Polkappen aus, Einordnung der gespaltenen Chromosomen in die Aequatorplatte, 10 fertiggestellte Kernplatte. 11 Trennung der Tochterchromosomen. 12 bis 16 Bildung der Tochterkerne. 13 und 14 Bildung der Zellplatte. 15 bis 16 Bildung der Querwand (vgl. Fig. 39). Nach Strasburger.

mäßig in ihm verteilt seien. Daß sich in Chromosomen Vakuolen bilden können, ist nicht zweifelhaft; — ob Stomps mit der Vermutung, daß Längsreihen von Vakuolen in den Chromosomen die Längsteilung der letzteren vorbereiten und herbeiführen, muß zunächst noch unentschieden bleiben. Deutlich anhomogen gebaute Chromosomen — stark färbbare seitlich inserierte Chromatinkörper, die durch schmale hellere Intervalle zu Ketten vereinigt werden — beschreibt z. B. Cl. Müller für Najas.

Die Chromosomen kontrahieren sich im weiteren Verlauf der Karyokinese mehr und mehr und erfahren dann sämtlich eine Längsspaltung (Fig. 24, 6). Die Wandung des Kerns ist in diesen Stadien noch deutlich erkennbar (vgl. Fig. 25). An ihrer Außenseite werden nunmehr feine plasmatische Fasern sichtbar, die einen filzähnlich dichten Belag bilden können und sich an den Polen der Kerne sammeln. Die Anordnung der Fasern wird eine derartige, daß sie in zwei oder mehr Punkten konvergieren und im ersten Fall eine bipolare Spindel (Spindelfasern, Kernspindel) zustande kommen lassen, im andern eine multipolare bilden. — Da diese Fasern bei Behandlung mit Anilinfarben sich nur schwach färben, werden sie als achromatische Anteile der Kernteilungsfigur von den chromatischen oder stark färbbaren unterschieden.

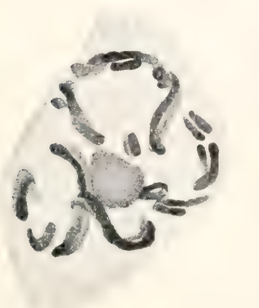


Fig. 25. Teilung der Chromosomen (Prophase). Vicia faba. Nach Sharp.

Alle bisher geschilderten Stadien der Kernteilung werden von Strasburger als Prophase der Karyokinese zusammengefaßt.

Anstatt in zwei, können auch in mehr Punkten die achromatischen Fasern sich vereinigen, so daß statt bipolarer Kernspindeln multipolare zustande kommen. Spindeln der ersten Art findet man in vegetativen, — multipolare Spindeln in reproduktiven Zellen (Němec). Auch bei den vegetativen Zellen sind übrigens die Spindelfasern zunächst nicht alle konvergent auf einen Punkt hin orientiert. Strasburger bezeichnet derartige Phasen als multipolar diarch im Gegensatz zu den multipolar polyarchen Spindeln der Sporenmutterzellen und den bipolar diarchen, bei welchen die Fasern auf Centrosomen (s. u. S. 789) hin orientiert erscheinen (Fucus). Verlaufen die Fasern parallel, so spricht Strasburger von diarch apolaren Spindeln.

Bei Beurteilung dessen, was Präparate fixierter und gefärbter Gewebe über Vorhandensein und Bau der achromatischen fädigen Anteile der Kernteilungsbilder erkennen lassen, darf nicht vergessen werden, daß an lebendem Material niemals Spindelfasern erkennbar sind, und bestenfalls nur der doppelkegelförmige Raum wahrgenommen werden kann, der in fixierten Präparaten von Spindelfasern umhüllt und erfüllt erscheint.

Im weiteren Verlauf der Kernteilung schwindet die Kernwandung, und die bereits von der Prophase her als Doppelfäden vorliegenden Chromosomen sammeln sich in gleichem Abstand von den beiden Polen in der Aequatorialebene des Zellkerns (Strasburgers Metaphase). Die achromatischen Fasern bilden die in Figur 24 9 und 10 dargestellte Spindel aus und sind nun auch im Innern des Kerns sichtbar. Teils verbinden sie die beiden Pole der Kerne miteinander, teils die Pole mit den einzelnen Chromosomen.

Gar nicht selten erstreckt sich die Kernspindel durch die ganze Zelle, dergestalt, daß die Spitzen der Spindel mit der Hautschicht des Cytoplasmas in Verbindung stehen. Eine Nötigung zu der Folgerung, daß die Spindel eine besondere Befestigung an der Hautschicht zur Fixierung ihrer Lage erfordere und durch jene Fasern finde, darf aus diesen Befunden nicht abgeleitet werden.

In der nun folgenden Anaphase trennen sich die Spalthälften der Chromosomen voneinander (Fig. 24 11 bis 12) und wandern nach den Polen der Spindel (Fig. 26). Die



Fig. 26. Wanderung der Chromosomen nach den Polen, verschiedene Stadien der Anaphase. Vicia faba. Nach Sharp.

Materialverteilung erfolgt dabei in der Weise, daß die beiden Hälften jedes einzelnen Chromosoms in entgegengesetzten Richtungen voneinander fortwandern. Sowohl die Wanderung

der Chromosomen nach der Aequatorialebene als auch ihre Wanderung von dieser zu den Polen erfolgt in der Richtung der Spindelfasern. In der Vermutung, daß die letzteren es sind, welche den Transport der Chromosomen bewirken, wird man durch die Erscheinung bestärkt, daß in der Anaphase die nach den Polen abwandernden Tochterchromosomen sich auffällig deformieren können (Fig. 24 11): sie biegen sich und wandern, wenn die Fasern an der Mitte der Chromosomen ansetzen, mit der Krümmungsstelle voran, so daß es den Anschein gewinnt, als ob die an sie angeschlossenen Spindelfasern sie nach den Polen zögen (Zugfasern), und die die beiden Pole miteinander verbindenden Fäden den erforderlichen Widerstand abgäben (Stützfasern). Uebrigens können die Zugfasern auch an den Enden oder irgendwelchen anderen Punkten der Chromosomen befestigt sein. Die Bedeutung der Fasern für die Mechanik des Chromosomentransports ist durchaus problematisch und die angeführte den Unterschied zwischen Stütz- und Zugfasern betreffende Theorie mit Recht in Zweifel gezogen worden.

Wenn die Chromosomen an den Spindelpolen angelangt sind (Fig. 24 12 bis 13), beginnt die Bildung der Tochterkerne (Telophase); die Chromosomen nähern sich einander, und die von ihnen gebildete Gruppe wird vom Cytoplasma mit einer neuen Kernwand umgeben. Die vorhin geschilderten Vorgänge (Fig. 24 1 bis 3) spielen sich nun in rückläufiger Reihenfolge ab. Die Chromosomen treten in ein Stadium der Expansion, alveolisieren sich und bilden pseudopodienähnliche Anastomosen zwischen einander (Fig. 27), bis sie als selbständige Stücke kaum noch zu erkennen sind, und ein kompliziertes, wabiges Chromatinretikulum (vgl. Fig. 28) an ihre Stelle getreten ist. Hand in Hand mit der Formveränderung geht eine beträchtliche Massenabnahme des Chromatins; nach Oes ist ein Ferment im Spiele, welches das Chromatin zu lösen imstande ist.



Fig. 27. Bildung der Tochterkerne (Telophase); die Alveolisierung der Chromosomen beginnt (Vicia faba). Nach Sharp.

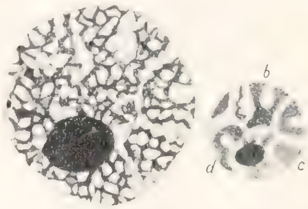


Fig. 28. Späte Telophase; die Chromosomen sind stark alveolisiert und lassen bereits wieder das Retikulum des ruhenden Kernes sichtbar werden; die einzelnen Chromosomen (a, b, c, d) sind aber noch unterscheidbar, wie der Vergleich mit dem rechts gezeichneten Schema deutlich macht (Vicia faba). Nach Sharp.

Ob wirklich schon während der Telophase die Chromosomenspaltung für den nächsten Teilungsschritt vorbereitet wird wie im Gegensatz zu den früheren Anschauungen neuerdings beschrieben worden ist (Farmer, Digby, Lundegårdh), bedarf noch näherer Prüfung.

Welche Veränderungen inzwischen die Spindelfasern durchgemacht haben (Fig. 24 13 bis 16), wird bei Behandlung der Zellteilung genauer zu schildern sein.

In der Telophase verlieren die Chromosomen zwar das Aussehen selbständiger bandförmiger Anteile. Viele Forscher vertreten jedoch die Ansicht, daß die Chromosomen in ihrer Individualität erhalten bleiben, auch wenn bei der Bildung des Chromatinretikulums ihre Grenzen schwer wahrnehmbar oder durchaus unkenntlich werden. Die Chromosomen bekämen hiernach den Rang selbständiger, durch Teilung sich vermehrender Organe des Zellenkerns, und das Retikulum des Ruhekerns wäre nichts anderes als die Summe der nebeneinander liegenden, netzförmig gewordenen Chromosomen (Grégoire). Nach Strasburger (Yucca) treten die Chromosomen bei der Prophase an derselben Stelle aus dem Kerngerüst heraus, in welche sie bei der vorausgegangenen Telophase aufgenommen worden waren. Rosenberg, Overton, Laibach u. a. haben auf eine stattliche Reihe von Fällen aufmerksam gemacht, in welchen in den ruhenden Kernen ebenso-

viel Chromatinkörperchen (Pseudonukleolen) nachweisbar sind als ihre Karyokinesen Chromosomen entwickeln (Fig. 29). Die

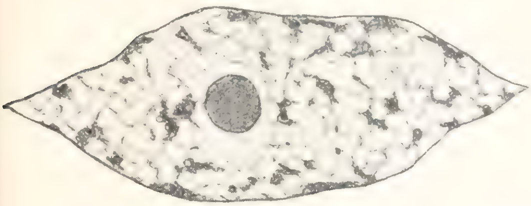


Fig. 29. Prochromosomen. Kern aus der Fruchtwand von Halianthus peploides. Nach Rosenberg.

Existenz dieser Gebilde, für welche die Bezeichnung Prochromosomen sich eingebürgert hat, spricht ebenfalls für die Individualität oder Autonomie der Chromosomen.

Andererseits ist der Schwierigkeiten zu gedenken, die für diese Lehre aus den nicht gerade seltenen Fällen erwachsen, in welchen die Zahl der Chromosomen schwankt. Auf Einzelheiten und Beispiele hierfür wird weiter unten zurückzukommen sein.

In Geweben, deren Zellen zahlreiche Teilungen schnell hintereinander durchmachen (Cambium), bleibt dem Kern gleichsam keine Zeit, die letzten Schritte der Telophase alle zurückzulegen; die Vorbereitungen zur nächsten Teilung beginnen, ohne daß ein Stadium völliger Ruhe am Kern erkennbar gewesen wäre (Interkinesen).

Der Fall, daß Zellkerne zwei Teilungen unmittelbar hintereinander durchmachen, verwirklicht sich ständig bei den als allotypisch bezeichneten Kinesen (meiotischen Teilungen, Meiosis), die der Bildung der Fortpflanzungszellen vieler Gewächse (Sporenmutterzellen der höheren Kryptogamen und Phanerogamen) vorausgehen. Im Gegensatz zu den bisher geschilderten somatischen, typischen Kernteilungen, bei welchen auf jeden Tochterkern ebenso viele Chromosomen kommen, wie der Mutterkern besaß (Aequationsteilung), handelt es sich bei den allotypischen um solche, deren Produkte eine auf die Hälfte reduzierte Chromosomenzahl erhalten (Reduktionsteilung). Der Teilungsprozeß, den wir zunächst nach Strasburgers Angaben hier schildern wollen, verläuft im wesentlichen folgendermaßen (vgl. Fig. 30).

In der Prophase wird zunächst eine Sonderung der Chromosomen erkennbar (Fig. 30 1 bis 2), die oft paarweise beieinander liegen. Dann folgt eine knäuelartige Ballung des ganzen Chromatingehaltes des Zellkerns (Synapsis, Moore), bei welcher der Kern starke Volumenzunahme erfährt (Fig. 30 3 und Fig. 31). Aus dem Knäuel sieht man hierauf Schlingen dünner Doppelfäden sich herausspinnen (Fig. 30 4), deren Doppelnatur mehr oder weniger deutlich zu erkennen ist; schließlich tritt Verschmelzung der Anteile des Fadens ein. Durch Kontraktion wird der ganze Faden nun dicker und kürzer (Fig. 30 5), seine Schlingen zentrieren sich meist nach einem Mittelpunkt hin (Fig. 30 5 bis 7), und der Faden spaltet sich wieder (Fig. 30 6). Weiterhin tritt nunmehr auch Querteilung des Fadens ein, der sich dabei in halb so viel Chromosomen zerlegt als bei den vegetativen Teilungen der betreffenden Species sichtbar werden. Allerdings besteht hier, wie aus dem soeben Gesagten hervorgeht, jedes Segment aus zwei vollwertigen Chromosomen (Fig. 30 7). Die beiden Spalthälften trennen sich sogleich voneinander, bleiben aber noch in der einen oder anderen Weise miteinander in Berührung, umwinden sich gegenseitig schraubig oder bilden irgendwelche anderen Figuren. Die bisher geschilderte Trennung im Chromatinband (Fig. 30 7) bedeutet nur die Wiederisolierung der in einer früheren Phase vereinigten Elemente; während des in Fig. 30 7 dargestellten Stadiums wird nun ferner aber auch noch eine Längsspaltung der bisher einheitlichen Chromosomenanteile sichtbar (Sargant); die beiden Spalthälften bleiben aber noch lange — bis zum nächstfolgenden Teilungsschritt — miteinander vereinigt, ja die Spaltung kann sogar zeitweilig fast unsichtbar werden. In den Figuren ist diese Spaltung nicht kenntlich gemacht.

Die Chromosomenpaare, deren Entstehung Figur 30 7 zeigt, erfahren weitere Kontraktion und verteilen sich nun ungefähr gleichmäßig über die Oberfläche des Kerns, dessen Wand sie anliegen; dieses Stadium wird als Diakinese (Moore) bezeichnet (Fig. 30 8 und Fig. 32), die Chromosomenpaare werden Gemini (Moore-Embleton) genannt. Diese können übrigens auch in anderen Gruppierungen — Vereinigung zu kettenähnlichen Verbänden — bis zum nächsten Stadium verharren.

Die kinoplasmatischen Fasern, die bereits während der Diakinese an der Oberfläche des Kerns wahrnehmbar sind, ordnen sich nunmehr zu einer mehrpoligen Spindel (Fig. 30 9), aus der durch Vereinigung mehrerer Pole eine zweipolige wird (Fig. 30 10 bis 11). Die Gemini werden in einer Kernplatte vereinigt (Fig. 30 10), in welcher nun die definitive Trennung ihrer beiden Hälften erfolgt. Je ein ungeteiltes Chromosom wandert nach beiden Polen der Kernspindel (Fig. 30 11); jedem Tochterkern fällt also nur die Hälfte der vorhandenen

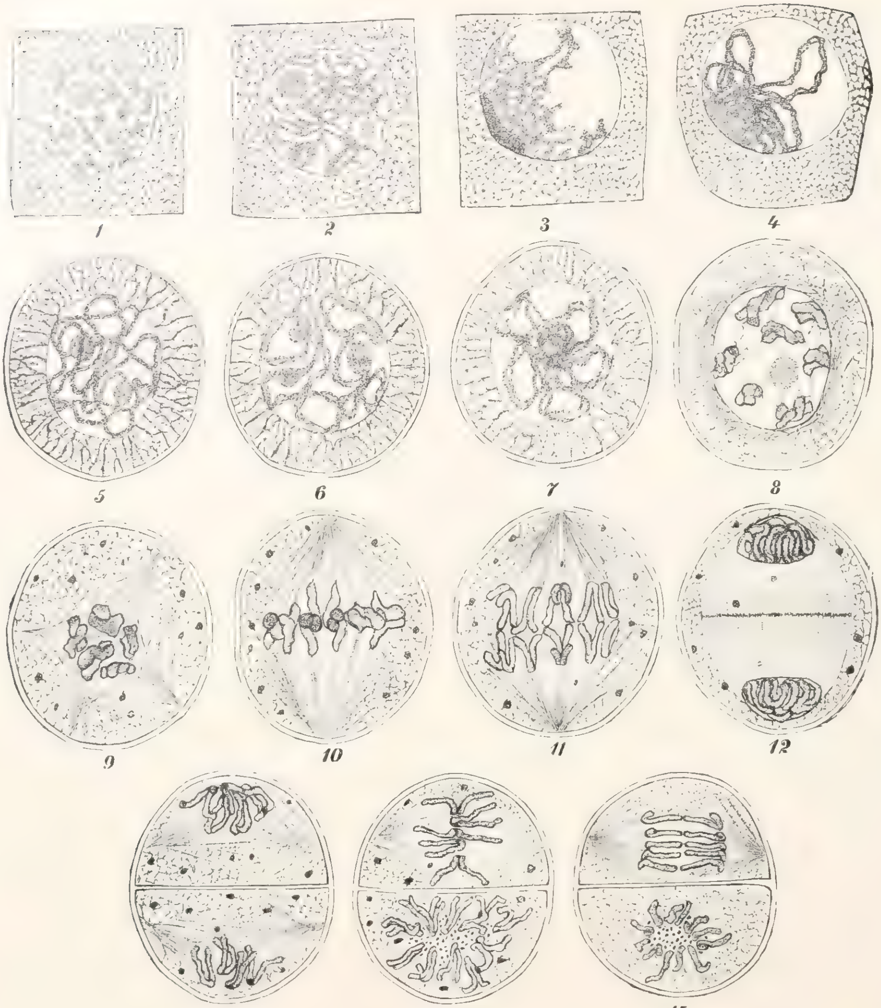


Fig. 30. Reduktionsteilung, schematisiert. 1. Mutterzelle mit ruhendem Kern. 2. Sonderung der Chromosomen. 3. Synapsis. 4. Doppelfäden in Verschmelzung begriffen. 5. scheinbar einfache Fäden. 6. Trennung der vorhin vereinigten Fäden. 7. Segmentierung des Fadens. 8. Diakinese. 9. Multipolare Spindelanlage. 10. Mutterkernspindel mit der aus Doppelchromosomen gebildeten Kernplatte. 11. Reduktionsteilung: die auseinander weichenden Chromosomen zeigen teilweise eine Trennung ihrer Längshälften. 12. Anlage der Tochterkerne. 13. Die Längshälften der Chromosomen (Tochterchromosomen) werden zu Paaren verbunden in die Kernspindeln eingereiht. 14. Tochterkernspindeln. 15. Auseinanderweichen der Tochterchromosomen. Nach Cl. Müller.

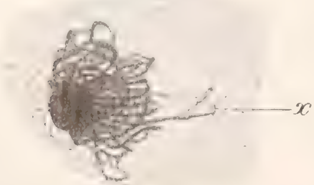


Fig. 31. Synapsis (Pollenbildung bei Narthecium Ossifragum). Nach Berghs.

Chromosomen zu; die Reduktion der Chromosomenzahl ist mithin jetzt vollzogen.

Namentlich von zoologischer Seite (Montgomery, Sutton) ist die Vermutung ausgesprochen worden, daß die im Diakinesestadium sichtbaren Chromosomenpaare je ein Chromosom väterlicher und mütterlicher Abstammung vereinigt zeigen. Höchstwahrscheinlich können diese väterlichen und mütterlichen Anteile bei der Bildung der Tochterkerne (Fig. 30 11 und 12) in wechseln-

der Anzahl auf diese entfallen, je nachdem in welcher Lage die Gemini bei der Kernplattenbildung ihre väterlichen und mütterlichen Halbanteile orientiert hatten.

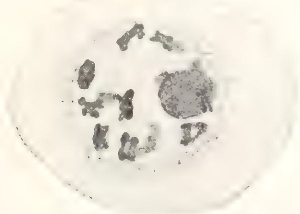


Fig. 32. Diakinese (Pollenbildung bei Narthecium Ossifragum). Nach Berghs.

Schon während der Ana- und Telophasen beginnen die Vorbereitungen für die nächste, unmittelbar an die bisher geschilderten Vorgänge sich anschließende Kernteilung; vor allem wird die schon früher vorbereitete wirkliche Spaltung der Chromosomen jetzt deutlich und perfekt. Die einzelnen Stadien (Fig. 30 13 bis 15) gleichen in allen wesentlichen Punkten den der „typischen“ Teilungen.

Der erste Teilungsschritt (Fig. 30 1 bis 12) wird als heterotypische Teilung, der zweite als homöotypische bezeichnet (Fig. 30 13ff.).

Für die während der heterotypischen Teilung einander folgenden Phasen sind von den Autoren noch verschiedene weitere Termini vorgeschlagen worden, von welchen die Grégoireschen hier noch angeführt sein mögen. Die dünnen Fäden, welche beim Beginn der Prophase sichtbar werden, nennt Grégoire Leptonema, ihre Verschmelzung bildet das Zygonema-Stadium. Der dicke Faden bildet das Pachynema-, die bald folgende Spaltung (bezw. Wiederspaltung) des Fadens das Strepsinema-Stadium.

Trotz des Eifers, mit welchem namentlich in den letzten 10 Jahren von zahlreichen Autoren die Vorgänge der Reduktionsteilung studiert worden sind, ist bisher selbst über die Hauptpunkte des Prozesses keine Einigung zu erzielen gewesen, und selbst nachdem Studium der nämlichen Objekten sind die bei der Reduktionsteilung sich abspielenden Erscheinungen von verschiedenen Forschern ganz verschieden gedeutet worden. Das gilt namentlich für die Entstehung der Gemini. Strasburger, Grégoire und ihre Schüler nahmen — im wesentlichen übereinstimmend — an, daß in den Prophasen der Reduktionsteilung frühzeitig seitliche Aneinanderfügung der Chromosomen erfolgt, und betrachten „die in den späteren Prophasen immer schärfer vortretende Doppelnatur der den Knäuel bildenden Fäden“ als „den sichtbaren Ausdruck für eine zunehmende Sonderung dessen, was sich zuvor zusammengefügt hatte“ (Strasburger). Farmer und seine Schüler sehen „die Doppelfäden der frühen Prophasen der Reduktionsteilung als Ergebnis einer Längsspaltung an, auf die eine mehr oder weniger vollkommene Wiedervereinigung der Spaltungsprodukte folgen soll. Die in den späteren Prophasen vorhandenen Doppelfäden gehen hingegen, ihrer Ansicht nach, aus Schleifen des Knäuels hervor, deren Schenkel sich zusammenfügen. Jede Schleife hätte zwei aufeinander folgenden Chromosomen entsprochen und auf solche Weise die Bildung eines Chromosomenpaares bewirkt“. Stomps sucht zwischen den beiden Auffassungen zu vermitteln: wenn die von ihm in sternförmiger Gruppierung gefundenen Gemini hier und da an ihren dem Mittelpunkt des Sternes zugewandten Enden auseinanderwichen, so könnten leicht die Chromosomen kettenähnlich und „end to end“ verbunden sich zeigen, wie es die von Farmer geforderte Metasyndese voraussetzt, obwohl ihre frühere Gruppierung nach Strasburger-Grégoires Schema der Parasyndese erfolgt war. Ob mit diesem Erklärungsversuch das Richtige getroffen sein mag, ob die Reduktionsteilung auf verschiedene Weisen verlaufen kann, oder ob Beobachtungsfehler und Uebelstände in der Technik den Meinungsdifferenzen zugrunde liegen, ist zurzeit nicht zu entscheiden.

Dasselbe gilt auch für die von Tröndle aufgeworfenen Fragen. Dieser Forscher fand Kernbilder, die durchaus den von Grégoire beschriebenen (Leptonema usw.) glichen, in den Zygosporen von Spirogyra, deren Kerne vor dem Verschmelzen synapsisartige Stadien durchliefen. Tröndle folgert aus dem Vorkommen synaptischer Bilder an ungewohnter Stelle, daß die Stadien der Synapsis für die Mischung väterlicher und mütterlicher Kernsubstanz (s. o.) ebenso bedeutungslos seien wie für das Zustandekommen bivalenter Chromosomen in den heterotypischen Teilungen. Tröndle nimmt für die von ihm in Spirogyren beobachteten Stadien an, daß die synaptischen Kontraktionen durch die Fixierung entstanden seien und scheint gleiches auch für die Prophasen der heterotypischen Teilungen wahrscheinlich zu halten.

Synapsis in vivo zu beobachten gelang Tischler (Bananenpollen) und Sapěhin (sporogenes Gewebe der Laubmoose).

Synapsisähnliche Kernbilder fand Lagenberg im Griffel von Adoxa moschatellina, diakinesenähnliche Bilder in dem von Sambucus.

Literatur. ***Grégoire,*** *La réduction numérique des chromos. et les cinèses de matur., La Cellule,* ***21***, *308, 1904.* — ***Derselbe,*** *Les cinèses de maturation d. l. deux règnes, ibid.,* ***26***, *223, 1910.* — ***Derselbe,*** *La struct. de l'élement chromosomique au repos et en division d. l. cellules végét (Racines d'Allium), La Cellule,* ***23***, *311, 1906.* — ***V. Grégoire et A. Wygaerts,*** *La reconstitution du noyau et la formation des*

chromosomes d. l. cinèses somatiques, La Cellule, **21**, *7, 1903.* — **H. O. Juel**, *Kernteil. in d. Pollenmutterz. v. Hemerocallis fulva usw., Jahrb. f. wiss. Bot.,* **30**, *205, 1897.* — **T. Lagerberg**, *Stud. üb. d. Entwickelungsgesch. u. syst. Stellung v. Adoxa moschatellina L. Kungl, Sv. Vetensk. Handl.,* **44**, *1909.* — **H. Lundegårdh**, *Ueber Kernteilung in d. Wurzelsp. v. Allium cepa u. Vicia faba, Sv. bot. Tidskr.,* **4**, *174, 1910.* — **Derselbe**, *D. Kernteilung bei höh. Organismen usw., Jahrb. f. wiss. Bot.,* **51**, *236, 1912.* — **Derselbe**, *D. Karyotin im Ruhekern usw., Arch. f. Zellforsch.,* **9**, *205, 1912.* — **M. B. Mano**, *Nucléole et chromosomes, La Cellule,* **22**, *57, 1904.* — **Cl. Müller**, *Kernstudien an Pfl., Arch. f. Zellforsch.,* **8**, *1, 1911.* — **D. M. Mottier**, *The developm. of the heterotypic chromos. in pollen mother cells, Ann. of Bot.,* **21**, *309, 1907.* — **S. Nawaschin**, *Ueber eine Art d. Chromatindiminution bei Tradesc. virg., Ber. d. D. Bot. Ges.,* **29**, *437, 1911.* — **A. Oes**, *Ueber die Autolyse der Mitosen, Bot. Zeitg., I,* **66**, *89, 1908.* — **O. Rosenberg**, *Ueber d. Individ. der Chr. i. Pflanzenreich, Flora,* **93**, *251, 1904.* — **Derselbe**, *Ueber den Bau d. Ruhekerns, Sv. Bot. Tidskr.,* **3**, *163, 1909.* — **A. A. Sapěhin**, *Ueber d. Verhalten der Plastiden i. sporog. Gew., Ber. d. D. Bot. Ges.,* **29**, *491, 1911.* — **E. Sargant**, *Formation of the sexual nuclei in Lilium Martagon, Ann. of Bot.,* **10**, *461, 1896;* **11**, *202, 1897.* — **L. W. Sharp**, *Somatics chromosomes in Vicia, La Cellule,* **29**, *297, 1913.* — **Th. J. Stomps**, *Kerndeeling en synapsis bij Spinacia olerac. L., Amsterdam 1910.* — **Ed. Strasburger**, *Typ. u. allotypische Kernteilung, Jahrb. f. wiss. Bot.,* **42**, *1, 1905; Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen usw., ibid.,* **30**, *480, 1908.* — **Derselbe**, *D. Chrom.-Zahlen d. Wikstroemia indica (L) C. A. Mey., Ann. jard. bot. Buitensorg,* **13**, *3. Suppl., 1910.* — **Strasburger, C. E. Allen, K. Miyake und J. B. Overton**, *Histol. Beitr. z. Vererbungsfrage, Jahrb. f. wiss. Bot.,* **42**, *1905.* **A. Tröndle**, *Reduktionsteilung in d. Zygoten — v. Spirogyra usw., Zeitschr. f. Bot.,* **3**, *593, 1911.*

Zahl der Chromosomen. Durch die Reduktionsteilung sinkt die Zahl der Chromosomen auf die Hälfte der in den vorangehenden Zellgenerationen wahrnehmbaren herab: alle nunmehr folgenden haben die einfache oder haploide, alle früheren die doppelte oder diploide Chromosomenzahl; die haploide Zahl bleibt erhalten, bis bei der Befruchtung zwei haploide Kerne fusionieren und dadurch wieder die diploide Chromosomenzahl geschaffen wird, die die Summe von zwei „Sätzen" Chromosomen verschiedenen (väterlichen und mütterlichen) Ursprungs darstellt. Der Entwickelungsgang aller sexuellen Organismen läßt somit eine diploide und eine haploide Periode unterscheiden (Lotsys 2x- und x-Generation); der erste Kern der diploiden „Generation" ist stets der befruchtete Eikern. Der Umfang der diploiden und der haploiden Generation, d. h. die Zahl der Zellengenerationen, die sie umfassen, kann ein sehr verschiedener sein: die heterosporen Kryptogamen und die Phanerogamen sind der Hauptsache und Hauptmasse nach diploide Organismen; haploid sind nur wenige Zellgenerationen, deren Reihe mit der Bildung der Sexualzellen endet, während z. B. die Bryophyten haploide Organismen sind.

Die Zahl der Chromosomen, die sich bei den Zellenteilungen eines Pflanzengewebes erkennen lassen, ist — wie aus dem oben (über Individualität der Chromosomen) Gesagten bereits hervorgeht — keineswegs wechselnd von einem Teilungsschritt zum anderen, sondern ist konstant. Bei nahe verwandten Arten finden sich sehr oft gleiche Chromosomenzahlen; so z. B. herrscht bei den Gymnospermen die Zahl 24 (12) vor. Viele Liliaceen (Galtonia, Hyacinthus, Allium cepa u. a.) haben 16 (8), andere Gattungen derselben Familie (Lilium u. a.) haben übereinstimmend 24 (12) Chromosomen. Andererseits kommen bei Arten gleicher Gattungen nicht selten bemerkenswerte Verschiedenheiten vor; Drosera rotundifolia hat 20 (10), Drosera longifolia 40 (20) Chromosomen (Rosenberg), Crepis virens hat 6 (3), Crepis tectorum 8 (4), Crepis japonica 16 (8) Chromosomen (Rosenberg, Juel, Tahara). Aehnliche Mannigfaltigkeit fand Roth in der Gattung Rumex (s. u.). Die Resultate einiger Chromosomenzählungen sind in der Tabelle zusammengestellt.

Tabelle siehe nächste Seite.

Tischlers Untersuchungen an Musa sapientum haben gezeigt, daß selbst Rassen der nämlichen Spezies in der Chromosomenzahl sich voneinander unterscheiden können: bei drei Rassen wurden als reduzierte Zahlen 8, 16 und 24 gefunden.

Aehnliche Resultate ergaben die Untersuchungen Ishikawas an den Varietäten von Dahlia coronata.

Die mitgeteilten Beispiele zeigen, daß die Chromosomenzahlen nahe verwandter Arten sich wie 2 : 4, in anderen Fällen wie 2 : 3 : 4 verhalten. Im ersten Falle kann man sich die chromosomenreichen Formen aus den chromosomenarmen dadurch entstanden denken, daß eine Kernteilung unfertig bleibt, „nach vollzogener Trennung der Tochterchromosomen in der Anaphase rückläufig wird und ein Verschmelzungsprodukt mit doppelter Chromosomenzahl liefert" (Strasburger). Auch auf Querteilung der Chromosomen hat man vermutungsweise die Steigerung der Chromosomenzahl zurückführen zu dürfen geglaubt. Němec hat gezeigt, daß die Vermehrung der Chromosomenzahl um den haploiden Betrag auf sexuellem Wege, durch „dispermatische"

	diploid	haploid	Autor
Fucus vesiculosus	64	32	Yamanouchi
Griffithsia Bornetii	14	7	Lewis
Aglaozonia	48	24 (Cutleria)	Yamanouchi
Delesseria sanguinea	40 (Tetrasporenpflanze)	20 (Antheridienpflanze)	Svedelius
Nitella syncarpa	12		Strasburger
Hypochnus terrestris	8	4	Kniep
Albugo candida		12—16	Wage
Pythium debaryanum		4	Miyake
Phragmidium violaceum	10 (Promycel)		Blackman
Nephrodium molle	128—132		Yamanouchi
Equisetum limosum		45—50	v. Bönicke
Capsella bursa pastoris	32	16	Laibach
Lunaria biennis	24	12	,,
Iberis pinnata	16	8	,,
Stenophragma Thalianum	10	5	,,
Spinacia oleracea	12	6	Strasburger
Rumex acetosa	16	8	Roth
R. scutatus	24	12	,,
R. acetosella	32	16	,,
R. cordifolius	40	20	,,
Taraxacum officinale	20—30	12—13	Juel
T. confertum	16	8	Rosenberg
Triticum vulgare	16	8	Bally
Aegilops ovata	32	16	,,
Galtonia candicans	16	8	Strasburger

Befruchtung, bei welcher eine Eizelle mit zwei Spermazellen verschmilzt, zustande kommen kann (Beobachtungen an Gagea lutea).

Pflanzen, die durchweg in ihren Zellen eine erhöhte Chromosomenzahl beherbergen, haben El. und Em. Marchal experimentell erzeugt. Auf dem Wege der Regeneration kann man aus den (diploiden) Sporophyten mancher Moose apospor — also mit Umgehung der Chromosomenreduktion — Gametophyten mit diploider Chromosomenzahl entstehen lassen; die (diploiden) Eizellen dieser Pflanzen liefern entweder auf dem Wege der Parthenogenese normal-diploide Sporogone oder nach Befruchtung durch diploide Spermatozoen tetraploide Sporophytengenerationen. Aus solchen konnten wiederum apospor Gametophyten gezogen werden, die tetraploid waren, also viermal so viel Chromosomen in ihren Zellkernen führten als die normalen haploiden.

Bastarde von Arten, welche durch verschiedene Chromosomenzahlen ausgezeichnet sind, führen in den Kernen ihrer diploiden Generation soviel Chromosomen, als die Summe der haploiden Zahlen der beiden Eltern beträgt. Rosenberg hat festgestellt, daß Drosera longifolia × rotundifolia (s. S. 786) $\frac{40}{2}+\frac{20}{2}=30$ Chromosomen (diploide Zahl) besitzt. In den Archesporzellen findet man diese oft derart gruppiert, daß 10 + 10 gepaart, die übrigen 10 isoliert liegen. Rosenberg nimmt an, daß die Paare je ein longifolia- und ein rotundifolia-Chromosom enthalten, und findet, daß die isolierten Chromosomen, die durchweg zu longifolia gehören, bei der Reduktions-

teilung hinsichtlich der Aufteilung an die Tochterzellen sich anormal verhalten.

Bei der Kreuzung Primula floribunda und Primula verticillata, welche beide 9 Chromosomen (haploide Zahl) führen, gewann Digby sterile Individuen mit 9+9 (haploiden) Chromosomen und fertile mit doppelter Chromosomenzahl. Bei einer Kreuzung der letzteren mit Primula floribunda sank die Chromosomenzahl nicht auf $\frac{9+18}{2}$, sondern auf die elterliche Zahl 9.

Individuelle Schwankungen und abnorme Vermehrung der Chromosomenzahlen. Durch Verklebung benachbarter Chromosomen kann zwar leicht Inkonstanz ihrer Zahl vorgetäuscht werden; jedoch sind auch sichere Beispiele für — oft nicht unbeträchtliche — Schwankungen der Chromosomenzahlen wiederholt gebracht worden.

Mit einem auffälligen Beispiel wechselnder Chromosomenzahlen machen Farmer und Digby bekannt; während die Kerne von Scolopendrium vulgare 32 (64) Chromosomen zählen, wurden im Prothallium von Sc, vulgare var. crispum ungefähr 70 Chromosomen gefunden, in den Archegonien 80 bis 83, in den Antheridien 70 bis 82, im Embryo 95 bis 100.

Auf welche Weise die Schwankungen in der Chromosomenzahl zustande kommen, bedarf noch näherer Erforschung. Strasburger diskutiert die Möglichkeit, daß sich bei manchen Teilungsschritten die Chromosomen mehr als einmal teilen. Besonders chromosomenreiche Kerne (Hyperchromasie der Kerne) fanden Guignard u. a. im Embryosack von Lilium, Němec in dekapitierten Wurzelspitzen usf.

Am häufigsten tritt Vermehrung der Chromosomen durch Kernfusion ein — nicht nur bei der Fusion der Sexualkerne, die zur Entstehung diploider Kerne führt (s. u.) und bei der Verschmelzung der beiden Polkerne mit einem ♂ generativen Kern, deren Produkt zu triploiden Kernen (Endosperm) führt, sondern auch bei abnormen und normalen Fusionsvorgängen, die in vegetativen mehrkernigen Zellen der verschiedensten Art sich abspielen können. Němec hat mit einem Verfahren bekannt gemacht, in Wurzelspitzen von Lilium, Pisum u. a. durch Behandlung mit Chloralhydrat und anderen Giften Zellen mit 2, 4 und noch mehr Kernen entstehen zu lassen. Diese verschmelzen miteinander und liefern Kerne, die das Mehrfache der diploiden Chromosomenzahl in sich bergen (syndiploide Kerne) und je nach der Zahl der Kerne, die an der Fusion teilgenommen haben, als di-diploid, tetra-diploid, ja sogar als okto-diploid erkannt werden. Durch Chloroformieren junger Mikrosporangien gelang es Němec, an Larix diploide und tetraploide Pollenkörner zu erzielen.

Wenn hyperchromatisch gewordene Zellkerne sich teilen, so können Tochterkerne entstehen, welche dieselbe vermehrte Chromosomenzahl besitzen wie die Mutterkerne. Es kann aber auch die Chromosomenzahl wieder herabgehen. Diese Reduktion geht, wie Němec (vgl. auch Kemp) angibt, entweder auf ähnliche Weise vor sich wie bei den normalen heterotypischen Kernteilungen, oder es tritt direkte Reduktion ein, d. h. es erscheinen von vornherein nur weniger Chromosomen als dem Bau des Mutterkerns nach theoretisch zu erwarten gewesen wären; unsere Kenntnisse über diese Reduktionsvorgänge sind noch recht lückenhaft. Auch in der normalen Ontogenese spielen ähnliche Reduktionsvorgänge offenbar ihre Rolle, z. B. wenn die Endospermbildung durch Verschmelzung sehr zahlreicher Kerne eingeleitet worden ist.

Größe der Chromosomen. Die Chromosomen eines Kerns sind nicht nur in dem oben erörterten Sinn unabhängig voneinander, sondern auch untereinander ungleichwertig. Das dürfen wir aus ihrer ungleichen Größe schließen. Die Beobachtungen zahlreicher Autoren (Strasburger, Cl. Müller u. a.) stimmen darin überein, daß bei sehr vielen, den verschiedensten Familien angehörigen Pflanzen die Chromosomen eines Kerns gesetzmäßige Größendifferenzen erkennen lassen. Bei Galtonia candicans finden sich diploid 16 Chromosomen von drei verschiedenen Größen: 8 große, 4 kleine und 4 mittlere (Verhältnis der Längen wie 7:3:1,5). Wie Strasburger u. a. gezeigt haben, liegen Chromosomen gleicher Größe zu Paaren vereinigt (vgl. Fig. 33). Besonders deutlich wird diese Gruppierung bei der Diakinese und bei Betrachtung diploider Kernplatten in Polansicht wahrgenommen. Strasburger nimmt an, daß es homologe Chromosomen väterlichen und mütterlichen Ursprungs sind, die zu Paaren zusammentreten, und daß wir in diesen dieselben Chromosomen einander genähert finden, die bei der Reduktionsteilung sich zu einem Element der Kernplatte vereinigen, um sich später zu trennen und als ganze Chromosomen auf die Tochterkerne verteilt zu werden. Bei der Geminibildung während der Reduktionsteilung (s. S. 783), Fig. 32) zeigen sich stets Chromosomen gleicher Größe zu Paaren vereinigt. — Strasburger glaubt, daß das Phänomen der Bildung ungleich großer Chromosomen phylogenetisch von der Bildung gleich langer Elemente — vielleicht durch Querteilung einzelner Chromosomen — abzuleiten ist.

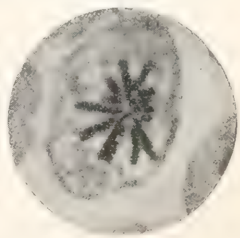


Fig. 33. Ungleich große Chromosomen, die zu Paaren vereinigt liegen; Polansicht einer Kernplatte von Galtonia candicans. Nach Cl. Müller.

In triploiden und tetraploiden Kernen treten auch nie mehr als zwei Chromosomen gruppenbildend zueinander.

Literatur. *L. Digby, The cytol. of Primula kewensis etc., Ann. of bot.*, **26**, *357, 1912.* —

***Farmer* a. *Digby*,** *Studies in apospory a. apogamy in ferns, Ann. of bot.,* **21**, *161, 1907.* — ***R. R. Gates*,** *The stature a. chromos. of Oenothera gigas de Vries, Arch. f. Zellforsch.,* **3**, *525, 1909.* — ***Fr. Laibach*,** *Z. Frage n. d. Individ. d. Chr. i. Pflanzenreich, Beih. z. bot. Zentralbl.,* **22**, *I, 191, 1907.* — ***El. et Em. Marchal*,** *Aposporie et sexualité chez les mousses, Bull. Acad. Belg., 1909.* — ***Cl. Müller*,** *Kernstudien an Pfl., Arch. f. Zellforsch.,* **8**, *1, 1911.* — ***B. Němec*,** *Stud. über d. Regeneration, Berlin 1905; D. Probl. d. Befruchtungsvorgänge usw., Berlin 1910.* — ***Derselbe*,** *Ueb. d. Befruchtung bei Gagea, Bull. Acad. Sc. Bohême, 1912.* — ***O. Rosenberg*,** *Cytol. u. morphol. Studien an Dros. longif. × rotundifol., K. Sv. Vet. Ak.-Handl.,* **43**, *1909.* — ***E. Strasburger*,** *Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen usw., Jahrb. f. wiss. Bot.,* **45**, *479, 1908.* — ***G. Tischler*,** *Unters. über d. Entwickelung d. Bananenpollen I, Arch. f. Zellforsch.,* **5**, *621, 1910.*

Teilung der Centrosomen. Ueber die Vermehrung der Centrosomen in den Zellen von Fucus serratus gibt Figur 34 Aufschluß. Bevor der Zellkern sich teilt, teilt sich das Centrosom; die beiden Tochterzentrosomen rücken voneinander ab und entwickeln um sich stattliche Strahlensonnen. Dort wo die Pole der künftigen Kernspindel liegen, bleiben die Centrosomen. Die Kernwand verschwindet nun (Fig. 34B), die von den Centrosomen ausstrahlenden Fäden finden in der Kernhöhle ihre Fortsetzung und gewinnen Anschluß an die Chromosomen. Auf jeden Tochterkern entfällt ein Centrosom. — Ob es Centrosomen gibt, welche in den letzten Phasen jeder Kernteilung verschwinden und bei Beginn jeder nächsten Teilung im Kern sich neu bilden und aus diesem ins Cytoplasma gelangen (Ikeno, Marchantia), bedarf näherer Prüfung.

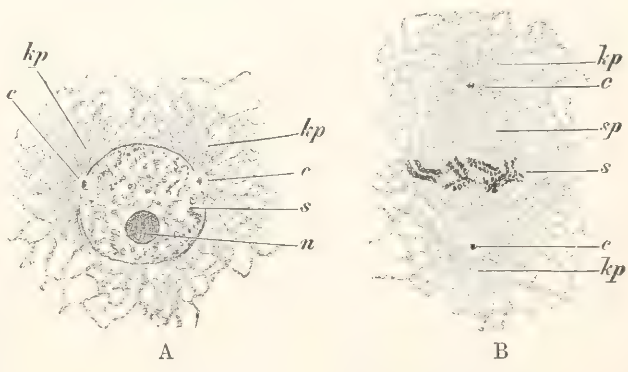


Fig. 34. Teilung der Centrosomen (Keimpflanzen von Fucus serratus). A Ein sich zur Teilung anschickender Kern (n Nukleolus, s Chromosomen, kp kinoplasmatische Strahlungen); die Tochterzentriolen c sind bereits voneinander abgerückt. B Späteres Stadium der Kernteilung; die Centriolen an den Polen der Kernspindel. sp Spindelfasern. Nach Strasburger.

Verhalten des Nukleolus bei der Teilung. Bei den höheren Pflanzen verschwindet der Nukleolus im allgemeinen bei Eintritt der Metaphase; bis zu seinem Verschwinden bleibt er entweder ungeteilt, oder er fragmentiert sich in zwei Stücke, die nach den Polen des in Teilung begriffenen Kerns wandern (Mano) — oder er zerfällt in zahlreiche Fragmente, die sich im Cytoplasma verteilen (extranukleäre Nukleolen). Daß später die Nukleolen in die Tochterkerne wieder einwandern können (Zimmermann), ist nicht als erwiesen zu betrachten.

Aus dem Verschwinden der Nukleolen während der Teilung ist wiederholt auf die stofflichen Beziehungen zwischen den Nukleolen und den chromatischen wie achromatischen Bestandteilen des Kerns geschlossen worden. Sichere Ergebnisse sind für diese Fragen noch nicht erzielt worden.

Eine besondere Bedeutung für den Verlauf der karyokinetischen Prozesse und der von ihnen beeinflußten Lebensvorgänge der Zelle hat das unterschiedliche Verhalten der Nukleolen wohl nicht. Bei Cladophora (Chlorophyceae) verhalten sich die Nukleolen der nämlichen Kerne bei der Teilung verschieden: die kleinen verschwinden, die größeren teilen sich hantelförmig, so daß auf jeden Tochterkern eine Hälfte des sich teilenden Nukleolus kommt (Němec).

Bei niederen Pflanzen ist regelmäßige Teilung und Kontinuität der Nukleolen (oder nukleolenähnlichen Gebilde) wiederholt beobachtet worden — Euglena (Keuten), Glenodinium (Jollos), Plasmodiophora (Nawaschin) u. a. Hierbei darf nicht vergessen werden, daß der „Nukleolus" dieser und anderer Organismen dem der Kerne höherer Pflanzen recht ungleich ist; vgl. auch das über den „Chromatinnukleolus" von Spirogyra gesagte (S. 791).

Die im Kern mancher Pflanzen (s. S. 759) liegenden Eiweißkristalloide gelangen nach Zimmermann (Melampyrum) bei der Kernteilung ins Cytoplasma, in dem sie sich lösen; in den Tochterkernen bilden sich neue Kristalloide.

Literatur. *Th. M. Mano, Nucléole et chromosomes dans le merist. radiculaire de Sol. tub. et Phas. vulg., La Cellule.* **22**, *57, 1904.* — *B. Němec, Ueber d. Kernteilung bei Cladophora, Bull. intern. Acad. Sc. Bohême, 1910.* — *A. Zimmermann, Ueber d. Verhalten d. Nukl. während d. Karyokinese, Beitr. z. Morph. u. Phys. d. Pflanzenzelle,* **2**, *1.*

Abnorme Teilungsbilder. So wie die Eigenschaften des ruhenden Kerns können auch die der Kinesen durch extreme äußere Bedingungen, durch parasitäre Infektion und andere Umstände auffällig verändert werden (überreiche Ausbildung der achromatischen Fasern bezw. der extranuklearen Nukleolen durch abnorm hohe und niedrige Temperaturen u. dgl. m.). Von der Entstehung hyperchromatischer Kerne war schon oben die Rede.

Anomalien in der Tochterkernbildung treten aber auch unter normalen Außenbedingungen nicht selten auf, indem nach der Chromosomenspaltung bei der Polwanderung einzelne Tochterchromosomen liegen bleiben und neben den beiden normalen Tochterkernen einen oder mehrere kleine Sonderkerne entstehen lassen, die sich gegen die beiden größeren Tochterkerne durch besondere Zellplatten abschließen können (Juel). Tischler sah beim Bananenpollen bis 10 verschieden große Teilkörner anstatt einer Tetrade entstehen. Neuerdings beobachtete Nawaschin ähnliche Teilungsbilder bei Entstehung der Pollenkörner (Tradescantia virginica) und sah zurückbleibende Chromatinteile sich in Vakuolen einschließen und zu einer Art von Chromatinnukleolus werden, der sich färberisch anders verhielt als die normal gebliebenen Chromosomen und keinerlei Zellplattenbildung veranlaßte. Anstatt 4 Pollenkörner mit je 12 Chromosomen zu entwickeln, liefern jene Pollenmutterzellen 2 Körner mit 11 Chromosomen und 2 mit „11 Chromosomen plus x". Welche Bedeutung diese Chromatindiminution (Nawaschin) und die Bildung dimorpher Pollenkörner für das Leben der Pflanze haben, und ob überhaupt der Prozeß ein normaler sein mag, muß unentschieden bleiben.

Ob die beim Teilungsvorgang eintretende Zersplitterung der Kernsubstanz in zahlreiche — eine oder mehrere Chromosomen enthaltende, monochromosomige oder polychromosomige — Zwergkerne nicht auch unter normalen Umständen und als normaler Vorgang sich abspielen kann, bleibt ebenfalls noch näher zu prüfen. Grégoire fand Kernteilungen dieser Art beim zweiten Teilungsschritt der Pollenmutterzellen des Trillium cernuum, Němec bei Chara fragilis. Der Bildung zahlreicher abnorm kleiner und chromosomenarmer Tochterkerne — Karyomeren — folgt später ihre Verschmelzung. Die Karyomeren in den Pollenkörnern von Hemerocallis fulva liefern bei der Verschmelzung zwei Kerne (Schürhoff).

Heterochromosomen, d. h. solche Chromosomen, die sich irgendwie abweichend von den anderen verhalten, hat man nach dem Vorgang der Zoologen (Montgomery, Wilson u. a.) auch anderweitig an vegetabilischen Objekten finden zu können geglaubt (Gates, Untersuchungen an Oenothera); ihre Existenz ist jedoch noch durchaus unerwiesen.

Ueber abnorme amitosenähnliche Teilungsfiguren siehe weiter unten (S. 792).

Abweichende Teilungsbilder bei den Kryptogamen. Im allgemeinen erfolgt die Kernteilung bei Kryptogamen und Phanerogamen nach demselben Schema; für die ersteren sind allerdings eine beträchtliche Zahl von Abweichungen bekannt geworden, von welchen einige hier angeführt sein mögen.

Der Chromidialapparat der Cyanophyceen wird nach Guilliermond durch das zentripetal sich entwickelnde Septum der in Teilung begriffenen Zelle in zwei Hälften zerschnitten (vgl. Fig. 35).



Fig. 35. Chromidialapparat (Zentralkörper, Zellkern) der Cyanophyceenzellen (Scytonema cincinnatum). Rechts mehrere Teilungen. Nach Guilliermond.

Der in den Kernen vieler Algen liegende Körper unterscheidet sich von dem Nukleolus der höheren Gewächse dadurch, daß er den Sitz des Chromatins der Zellkerne darstellt; bei der Kernteilung gehen infolgedessen die Chromosomen aus ihm hervor.

Namentlich der Kern von Spirogyra ist hierauf wiederholt untersucht worden. Die Veränderungen, die sein Chromatinnukleolus vor der Kernteilung erfährt, sind in Figur 36 dargestellt.

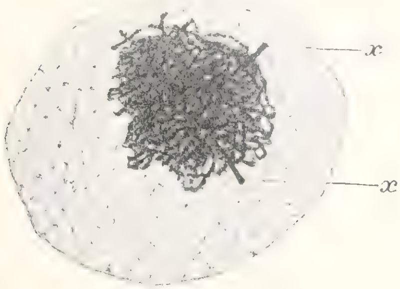


Fig. 36. Kern von Spirogyra, der Chromatinnucleolus läßt Chromosomen (x) aus sich hervorgehen. Nach Berghs.

Bei den Diatomeen erfolgt die Spindelbildung in ganz abweichender Weise, indem sich das Centrosom nach Lauterborns Untersuchungen an Surirella calcarata teilt und sich zu einer außerhalb des Zellkerns liegenden garbenförmigen Kernspindel umwandelt; die Spindel rückt dann in den Kern hinein. Die Verteilung der Chromosomen und Bildung der Tochterkerne erfolgt nach bekanntem Schema.

Bei den Pilzen sind die Kerne meist klein, die Zahl der Chromosomen ist oft gering, und die Teilungsbilder erscheinen gegenüber den der Phanerogamen reduziert. In vielen Schimmelpilzen (Penicillium, Aspergillus u. a.), beim Sprossen der Hefen und bei anderen Objekten sind sehr einfache, amitosenähnliche Teilungen beschrieben worden; ob diese mit den Amitosen der höheren Pflanzen auf gleiche Stufe zu stellen sind (vgl. das S. 792 Gesagte), oder ob bei den Pilzen die Kleinheit der Objekte den Nachweis karyokinetischer Prozesse nur erschwert, bedarf noch näherer Prüfung. In den Ascis verschiedener Exoascaceen liefert vor der Sporenbildung der mit einem großen, sehr chromatinreichen Nukleolus ausgestattete Zellkern auf dem Wege einer karyokinesenähnlichen Teilung zahlreiche isolierte chromidienähnliche Chromatinballen, die sich zum Teil lösen, zum Teil mit Cytoplasma sich umgeben und die Kerne der Ascosporen abgeben.

Bei der Teilung der Mikrosporen von Selaginella rückt nach Denke der Kern an die Zellwand und neben ihm im Cytoplasma bildet sich eine bipolare Spindel. In diese wird dann der Kern hineingezogen.

Literatur. **J. Berghs**, *Le noyau et la cinèse chez le Spirogyra, La Cellule*, **23**, *55, 1906.* — **P. Denke**, *Sporenentwickel. bei Selaginella, Beih. z. bot. Zentralbl.*, **12**, *187, 1902.* — **S. Ikeno**, *Sporenbildung der Taphrinaarten, Flora*, **92**, *1, 1903.* — **G. Karsten**, *D. Auxosporenbildung der Gattungen Cocconeis usw., Flora*, **87**, *253, 1900.* — **F. Lauterborn**, *Ueber Bau u. Kernteilung d. Diat., Verh. Naturf.-Med. Ver. Heidelberg*, **5**, *N. F., 1893.* — **Derselbe**, *Unters. über Bau, Kernteilung u. Bewegung d. Diat., 1896.* — **P. N. Schürhoff**, *Karyomerenbildung in den Pollenkörnern von Hemerocallis fulva. Jahrb. f. wiss. Bot.* **52**, *405, 1913.* — **A. Tröndle**, *Der Nukl. v. Spirogyra u. d. Chromos. d. höh. Pfl., Zeitschr. f. Bot.*, **4**, *721, 1912.*

2b) Amitose. Die amitotische (direkte) Teilung oder Fragmentation der Kerne läßt nichts von der oben geschilderten Umlagerung und Halbierung der chromatischen Anteile erkennen, sondern wird durch Einschnürung und schlichten Zerfall der Kernmasse in zwei oder mehr Teilstücke erreicht; die Kernmembran bleibt erhalten, kinoplasmatische Fasern werden nicht entwickelt. Die Teilung ist nicht selten eine unvollkommene, so daß perlschnurartige oder anders gestaltete Kernmassen entstehen (Fig. 37).

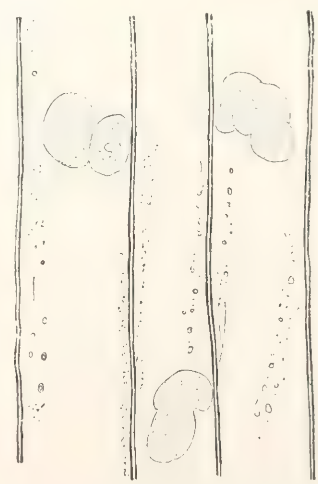


Fig. 37. Amitosen und unvollkommene Kernfragmentation; ältere Zellen aus dem Stengel von Tradescantia virginica. Nach Strasburger.

Amitosen sind in alternden Zellen, welchen keine Zellenteilung mehr bevorsteht, zu finden. Bekannte Beispiele sind die Internodienzellen von Tradescantia, die langen Gliederzellen der Characeen. Weiterhin treten Kernfragmentationen in den Tapetenzellen, in den Riesenzellen der Aelchen-

gallen, den Antipoden der Ranunculaceen u. a. auf.

Die amitotischen Teilungen sind oft als Symptome der Zellensenilität und einer zunächst den Kern befallenden Desorganisation betrachtet worden. Strasburger hat die Meinung vertreten, daß die amitotisch sich teilenden Kerne der Charen usw. durchaus lebenskräftige Gebilde seien; Linin und Nukleolussubstanz nimmt in den zur Amitose sich anschickenden Kernen zu, während das Chromatin keine Vermehrung erfährt.

Kerne, die eine amitotische Teilung hinter sich haben, kehren niemals zu karyokinetischen Teilungen zurück. Gegenteiligen Angaben liegen offenbar Verwechselungen mit „Pseudoamitosen" zugrunde, d. h. mit Karyokinesen, die durch irgendwelche Umstände nicht normal ablaufen und dabei den Amitosen ähnlich werden. Im Endosperm verschiedener Pflanzen sind Teilungsbilder wie die in Figur 38 dargestellte

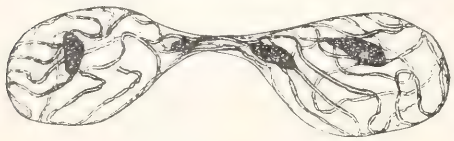


Fig. 38. Pseudoamitose; beutelförmiger, in Teilung begriffener Kern aus dem Endosperm von Vicia faba. Nach Buscalioni-Zimmermann.

oft anzutreffen (Buscalioni, Tischler). Strasburger hat derartige Kernteilungsfiguren als Protokaryokinesen zu bezeichnen vorgeschlagen. Ferner gehören in diesen Zusammenhang die von Massart u. a. im Wundgewebe gefundenen Pseudoamitosen (vgl. Schürhoff), die von Gerassimoff und Nathansohn durch Kälte oder Aether erzielten Kernteilungen in Spirogyra (vgl. Wisselingh) u. ähnl. m., die mit Unrecht als echte Amitosen angesprochen worden sind.

Literatur. ***L. Buscalioni,*** *Sulla framentaz. nucleare seguita dalla divisione della cellula, Giorn. Accad. Medicina, Torino 1892.* — ***P. Schürhoff,*** *D. Verhalten d. Kerns i. Wundgewebe, Beih. bot. Zentralbl.,* **19**, *359, 1906.* — ***E. Strasburger,*** *Ueber Characeen u. Amitose, Festschr. f. Wiesner, 24, 1908.* — ***G. Tischler,*** *Unters. über Entwickel. d. Endosperms usw., Verhandl. Naturf.-Med. Ver. Heidelberg,* **6**, *1900.* — ***C. v. Wisselingh,*** *Ueber abnormale Kernteilung, Bot. Ztg.,* **61**, *I, 201, 1903.*

3. Zellteilung.

3a) Querwandbildung. Daß bei den aus einkernigen Zellen sich aufbauenden Geweben einer Pflanze jeder Kernteilung eine Zellenteilung durch Querwandbildung folgt, ist zu erwarten. Bei der Schilderung des Vorgangs der Querwandbildung ist anzuknüpfen an das, was oben über die Kernteilung zu sagen war.

Die jungen Tochterkerne zeigen sich (vgl. Fig. 39a) durch einen schlanken tonnenförmigen, aus Cytoplasmafäden aufgebauten Körper verbunden, den Phragmoplasten (Errera). In diesen Fäden werden in gleichem Abstand von den Tochterkernen stäbchenförmige Anschwellungen sichtbar, die zur Zellplatte verschmelzen. Mitten in diesem zunächst noch rein plasmatischen Gebilde entsteht dann die junge Zellulosequerwand. Die Bildung der Zellplatte beginnt in der Mitte der fädigen Spindel und schreitet zentrifugal fort. Dabei werden nach außen immer neue Strahlungen erkennbar, während innen die Strahlungen — zunächst kraterförmig in der Nähe der Kerne (Fig. 39b), später allenthalben zwischen diesen (Fig. 39c) — schwinden. Figur 39c und d zeigen bereits einen weitlumigen, aus Plasmafasern gebildeten, frei im Cytoplasma schwebenden Ring, der in seinem Innern die neu gebildete, noch scheibenförmige Zellwand trägt. Schließ-

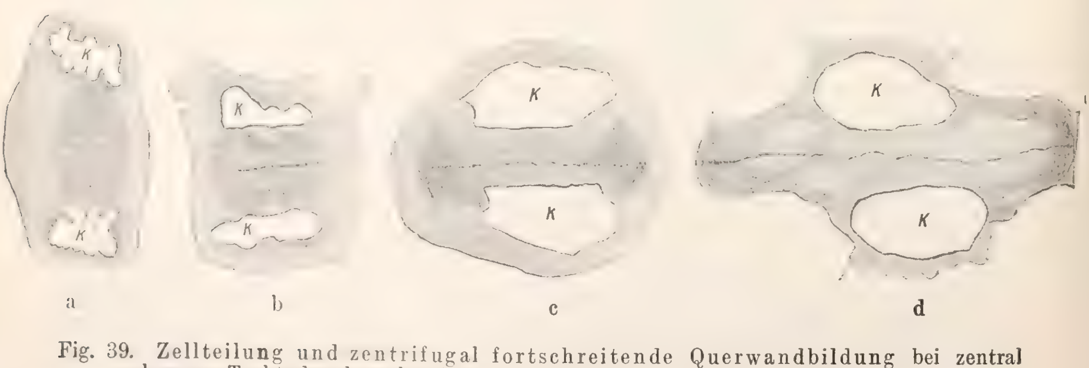


Fig. 39. Zellteilung und zentrifugal fortschreitende Querwandbildung bei zentral gelegenem Tochterkernkomplex (K—K). (Eucomis bicolor). Nach Cl. Müller.

lich erreicht diese die Wand der Mutterzelle; die Strahlungen verschwinden dann, und die Teilung der Mutterzelle ist perfekt (Went, Cl. Müller).

Schon von Tangl ist die Aehnlichkeit der Phragmoplastenfäden mit den Plasmodesmen hinsichtlich ihrer Verteilung hervorgehoben worden. Spätere Autoren haben in der Tat angenommen, daß die Plasmodesmen ihren Ursprung von den Verbindungsfäden des Phragmoplasten nehmen. Nach Kienitz-Gerloff und Strasburger bestehen diese entwickelungsgeschichtlichen Beziehungen nicht; vielmehr entstehen die Plasmodesmen unabhängig von der Zellteilung.

Im wesentlichen dieselben Vorgänge wie in plasmareichen Zellen spielen sich auch bei der Septierung großer, saftreicher Zellen ab, in welchen der Mutterkern und später der Tochterkernkomplex nicht mehr die Mitte der Mutterzelle einnehmen, sondern einer Wand anliegen (vgl. Fig. 40). Der Anschluß

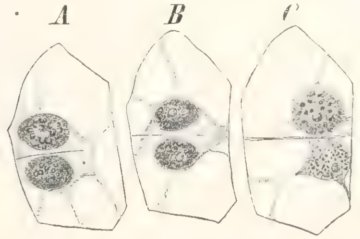


Fig. 40. Zellteilung und Querwandbildung bei exzentrisch gelagertem Tochterkernkomplex (Epipactis palustris). Nach Treub.

der neuen Querwand an die Membran der Mutterzelle wird auf der einen Seite daher eher erreicht als auf der andern; die Zellplatte wird an dem freien Rand immer weiter ergänzt, bis die Septierung der Mutterzelle vollkommen ist. Die Tochterkerne durchwandern dabei, wie aus Figur 40 A bis C ersichtlich, die Zelle in derselben Richtung, in welcher die Zellplatte vorwärts wächst.

Bei den Thallophyten erfolgt die Querwandbildung ohne Vermittelung kinoplasmatischer Fadensysteme in der Weise, daß zuerst an der Wand der Mutterzelle eine ringförmige Membranleiste sich ansetzt, die zentripetal vorwärts wächst und schließlich den ganzen Zellenleib in zwei Tochterzellen zerlegt (Fig. 41) — oder es entsteht in der zur Teilung sich anschickenden Zelle eine Cytoplasmaplatte, in welcher simultan die vollständige Querwand sichtbar wird. Bei einkernigen Zellen erfolgt die Membranringbildung in gleichen Abständen von den Tochterkernen, so daß jede Tochterzelle in den Besitz eines Kerns kommt (Fig. 41), durch die Lage des Zellkerns wird der Ort der Septumbildung bestimmt. Bei vielkernigen Zellen wie Cladophora fällt diese Beziehung zwischen Kernteilung und Querwandbildung fort.

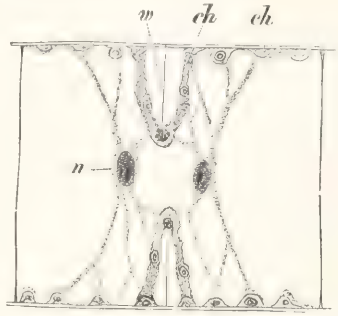


Fig. 41. Zentripetale Querwandbildung (Spirogyra). n Zellkern. w Querwand. ch Chromatophor. Nach Strasburger.

Gleichviel ob die Querwand in der einen oder der anderen Weise zustande kommt, — fast ausnahmslos ist sie derart orientiert, daß sie auf der Membran der Mutterzelle senkrecht steht. Auch dann, wenn uhrglasförmig gekrümmte Querwände entstehen (Pollenkörner u. a.), folgt ihre Orientierung dieser Regel. Auf diese von Sachs zuerst studierte „rechtwinklige Schneidung der Teilungsebenen unter sich und mit dem jeweiligen Umfang der sich teilenden Zellen" wird weiter unten noch vom Standpunkt der Entwickelungsmechanik kurz zurückzukommen sein (S. 802). Ausnahmen von der Regel liefern die Protonemata der Laubmoose, die durch ihre schief stehenden Querwände hervorragend gekennzeichnet werden, und viele andere Objekte.

Fraktionierte Querwandbildung ist von Ternetz für Ascophanus carneus beschrieben worden. Die Querwände, welche die Hyphen dieses Pilzes septieren, bleiben zunächst unvollkommen — derart, daß sie nur als ringförmige Leisten sich entwickeln und in der Mitte einen mehr oder minder weiten Porus behalten. Die Zellen stehen infolgedessen in offener Kommunikation miteinander. Bei der Gemmenbildung vervollständigen sich die Wände und trennen die einzelnen Zellen definitiv voneinander.

Bei Phormidium favosum fand Guilliermond eine eigenartige Modifikation des Zellteilungsvorganges: noch bevor eine Querwand fertiggestellt ist, werden in den beiden Zellenhälften bereits die nächstfolgenden Zellteilungen durch Bildung schmaler Membranringleisten vorbereitet (vgl. Fig. 42).

3b) Freie Kernteilung, simultane Zellteilung, Vielzellbildung. Auch bei Geweben, die in der Hauptsache aus einkernigen Elementen bestehen, kann der Fall eintreten, daß die bisher geschilderte Verkettung von Kern- und Zellteilung sich

lockert, und erst nachdem die Kerne mehrere Teilungen zurückgelegt haben, die Zellenteilung nachgeholt wird. Bei der Teilung der Pollenmutterzellen folgen bei

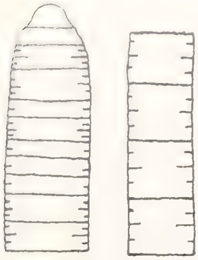


Fig. 42. Atypische Zellteilung bei Cyanophyceen (Phormidium favosum); Erklärung im Text. Nach Guilliermond.

den Monokotyledonen auf jede der beiden (s. oben) Kernteilungen Zellteilung und Querwandbildung, bei den Dikotyledonen erfolgt die Querwandbildung erst nach Erledigung beider Kernteilungen. Bei jenen spricht man von sukzedaner, bei diesen von simultaner Zellteilung.

Kernteilungen, welchen keine Zellenteilung folgt, werden als freie bezeichnet; wird ein vielkernig gewordenes Zellgebilde durch nachträgliche Querwandbildung septiert und in zahlreiche einkernige Elemente zerlegt, so liegt Vielzellbildung vor. Am auffälligsten spielt sich diese bei der Endospermbildung ab: der sekundäre Embryosackkern teilt sich, seine Tochterkerne teilen sich wiederholt von neuem, bis in dem plasmatischen Wandbelag des Embryosackes Hunderte oder gar Tausende freier Zellenkerne liegen. Hat der Embryosack sein Größenwachstum abgeschlossen, so bilden sich rings um die Kerne radiale kinoplasmatische Strahlungen (vgl. Fig. 43), und zwischen je zwei Kernen bilden sich Wände, welche simultan das junge Endosperm in meist

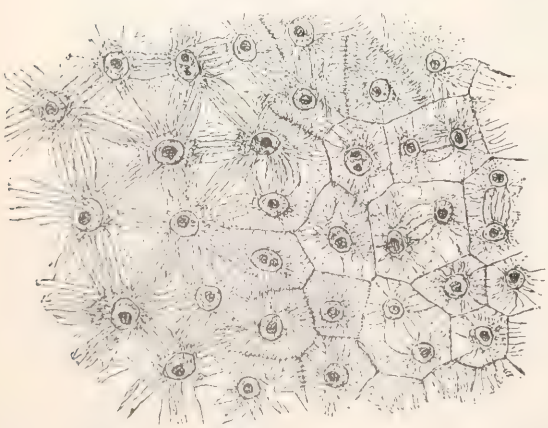


Fig. 43. Vielzellbildung. Teil aus dem Wandbelag des Embryosackes von Reseda odorata. Nach Strasburger.

einkernige Portionen zerlegen. Die weitere Zellvermehrung im Endosperm erfolgt auf dem üblichen Wege.

Zahlreiche weitere Beispiele für simultane Zellteilung liefert uns die Entstehung vieler — nackter und behäuteter — Fortpflanzungszellen der Krypto- und Phanerogamen. Ausführlicheres als in den nachfolgenden Abschnitten ist in dem Artikel „Fortpflanzung der Gewächse“ zu finden.

Auch in vegetativen Zellen kann unter abnormen Bedingungen mehrfach Kernteilung erfolgen und die Septierung des Lumens durch Querwände erst später nachgeholt werden.

3c) Vollzellbildung (oder Verjüngung) liegt vor, wenn bei der Entwickelung von Sporen (Moose, Farne) oder Pollenkörnern die von einer Membran umschlossenen Zellen sich mit eigenen Häuten umgeben, die getrennt von den bereits vorhandenen entstehen; wenn diese später zu grunde gehen, werden die von ihnen umschlossenen Zellen frei.

3d) Zerklüftung. Parzellierung großer vielkerniger Zellen in mehr oder minder zahlreiche kleinere, welcher die Bildung von Spalten in der Plasmamasse vorausgeht, und bei welcher der gesamte Gehalt der Mutterzelle an lebender Substanz bei der Bildung der Tochterzellen aufgebraucht wird, wird als Zerklüftung bezeichnet (Harper). In den Sporangien von Sporodinia entstehen vielkernige Portionen, die ohne weiteres in behäutete Sporen sich verwandeln (Harper); in den Zoosporangien von Saprolegnia geht die Zerklüftung weiter und führt zur Bildung einkerniger Portionen, die zu Schwärmsporen sich entwickeln (Davis vgl. Fig. 44).

3e) Bei der freien Zellbildung liegt das Wesentliche darin, daß das disponible Plasmamaterial bei der Bildung der Tochterzellen nicht aufgebraucht wird, sondern ein kleiner Anteil des Plasmas übrig bleibt (Epiplasma). Die Ascosporen, die meist in Achtzahl in den Ascis entstehen (vgl. den Artikel „Pilze“), kommen erst zur Entwickelung, wenn der junge Ascus durch wiederholte Kernteilung achtkernig geworden ist. Um jeden Kern wird alsdann eine Plasmaportion durch eine Hautschicht und dann durch eine in sich geschlossene Zellhaut als eiförmiges oder kugelähnliches Gebilde von dem umgebenden Plasma abgegrenzt. Figur 45 zeigt, in welcher Weise der Kern bei dem Zustandekommen der Zellwand beteiligt ist: er erscheint an einer Seite flaschenhalsartig ausgezogen (A); von seiner Spitze gehen kinoplasmatische Strahlungen in das Cytoplasma aus, deren Verlauf in den weiteren Stadien der Entwickelung die künftigen Grenzen der Spore bezeichnet (B und C). Die Fasern ergänzen sich später

zur Hautschicht, die Verbindung des Kerns mit ihr schwindet (D).

Freie Zellbildung und die durch Zerklüftung eingeleitete sind übrigens durch Uebergänge miteinander verbunden. Ueber die Spermatozoenbildung von Vaucheria, in deren Antheridien eine peripherische Schicht des Protoplasmas zugrunde geht und die Spermatozoen sich lediglich aus der kernhaltigen inneren Plasmamasse aufbauen, siehe den Artikel über „Fortpflanzung der Gewächse" (S. 174).

Bei Achlya polyandra tritt im Mycel „freie Zellbildung" nach Behandlung der Hyphen mit giftigen, schwach kupferhaltigen „oligodynamischen" Lösungen auf (Horn).

3f) Zellsprossung ist ein Zellteilungsvorgang besonderer Art, der sich von dem typischen (s. oben) dadurch unterscheidet, daß bei der Sprossung die Mutterzelle nicht halbiert wird, sondern an einer oder mehreren eng umgrenzten Stellen Auswüchse treibt, in welche dann je ein Tochterkern einwandert; erst hiernach erfolgt die definitive Trennung der Tochterzellen von dem Körper der Mutterzelle. Derartige Sprossung, die übrigens

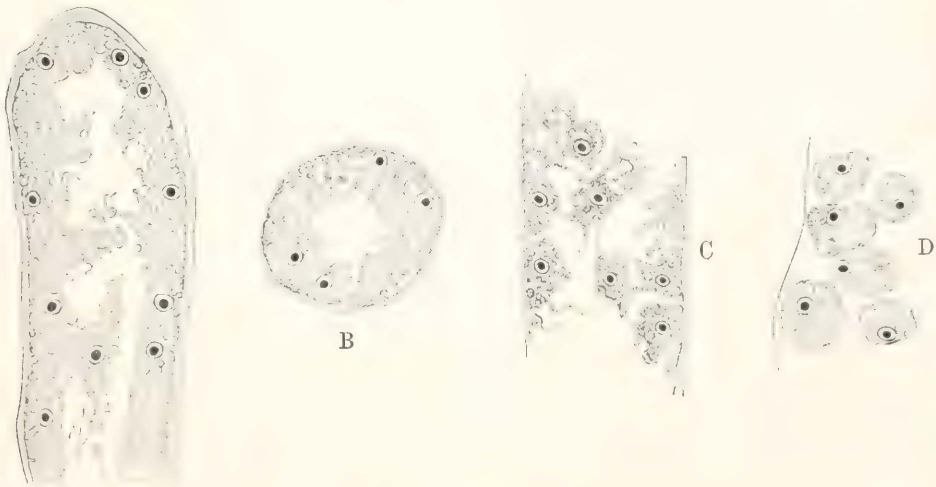


Fig. 44. Zellteilung durch Zerklüftung (Saprolegnia); A. Längsschnitt durch das junge Zoosporangium, dessen Plasma noch eine kohärente Masse bildet. B. Querschnitt durch ein späteres Stadium: durch Spalten wird das Plasma von innen her zerklüftet. C und D Kontraktion und Abrundung der durch Zerklüftung entstandenen Portionen. Nach Davis.

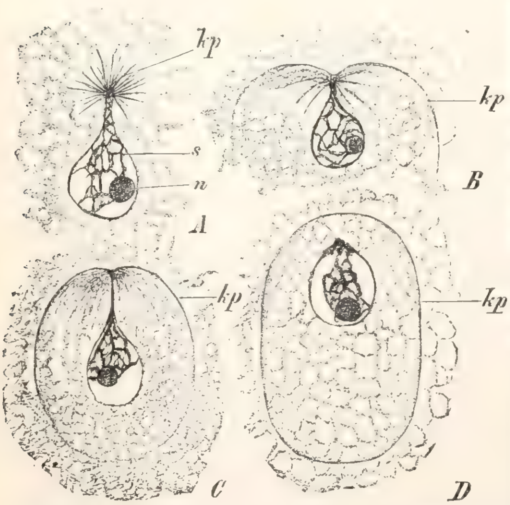


Fig. 45. Freie Zellbildung im Askus von Erysiphe communis. kp kinoplasmatische Strahlungen. s Kerngerüst. n Nukleolus. Erklärung im Text. Nach Harper.

mit der typischen Zellenhalbierung durch allerhand Uebergänge verbunden ist, findet sich bei Pilzen, vornehmlich bei den Sproßpilzen oder Saccharomyceten, bei der „hefeartigen" Sprossung der Vertreter anderer Pilzgruppen, bei Entstehung der Basidiosporen und in anderen Fällen (vgl. die Artikel „Pilze" und „Fortpflanzung der Gewächse").

3g) Abnorme Zellteilungen. Ebenso wie die Kernteilungen können auch die Vorgänge der Zellteilung und Querwandbildung allerhand Anomalien erkennen lassen: die Querwände können unvollständig bleiben, so daß statt zwei getrennter Tochterzellen zwei miteinander kommunizierende Räume zustande kommen; die Richtung der Querwand kann eine abnorme sein und ähnliches mehr. Besonders interessant sind diejenigen Anomalien, bei welchen kernfreie Zellen zustande kommen. Solche zu erzielen gelingt z. B. bei Spirogyra, wenn man die Fäden niedrigen Temperaturen aussetzt oder mit anästhetischen Mitteln (Aether u. dgl.) be-

handelt (Gerassimoff, Nathansohn): dann erfolgt die Querwandbildung nicht in gleichem Abstande von beiden Tochterkernen, sondern derart, daß beide Tochterkerne in dieselbe Tochterzelle geraten und die andere Zelle leer ausgeht (Fig. 46 A); auch die kernlose Zelle bleibt längere Zeit am Leben.

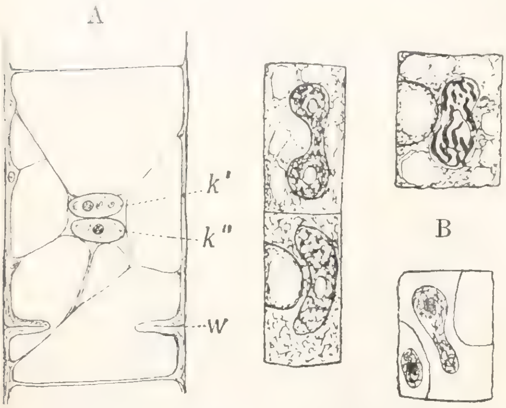


Fig. 46. Abnorme Zellteilung, Bildung kernloser Zellen. A Zellteilung bei Spirogyra nach Aetherisierung. k' und k" die beiden Tochterkerne. w die noch unvollkommene Querwand. Nach Nathansohn. B. Abnorme Kernformen und kernlose Zellen aus den Wurzelspitzen von Vicia faba nach Chloralhydratbehandlung. Nach Němec.

Ganz unregelmäßige Zellteilungsbilder erhielt Němec nach Behandlung von Wurzelspitzen (Vicia faba) mit Chloralhydrat; die Querwände verliefen hier ganz unregelmäßig uhrglasförmig (Fig. 46 B) und trennten Tochterzellen ungleicher Größe oder kernlose und kernhaltige Tochterzellen voneinander ab. In Alliumwurzeln erhielt derselbe Forscher mit der gleichen Methode ganz unregelmäßig orientierte Phragmoplaste, welche nur an einer Seite mit dem Kern zusammenhingen oder völlig frei waren und gekrümmte Zellwände in sich entstehen ließen.

Literatur. ***R. A. Harper***, *Kernteilung u. freie Zellbildung im Ascus, Jahrb. f. wiss. Bot.,* 30, *1897.* — ***Derselbe***, *Cell division in Sporangia and asci, Ann. of bot.,* 13, *467, 1899.* — ***B. Němec***, *Ueber die Einwirkung des Chloralhydrats auf die Kern- und Zellteilung, Jahrb. f. wiss. Bot.,* 39, *645, 1904.* — ***E. Strasburger***, *Zellbildung u. Zellteilung, 3. Aufl., 1880.* — ***Ch. Ternetz***, *Protoplasmabewegung u. Fruchtkörperbildung bei Ascophanus carneus Pers., Jahrb. f. wiss. Bot.,* 35, *273, 1900.*

4. Kernfusion.

Die Verschmelzung mehrerer selbständiger Kerne zu einem einheitlichen Gebilde macht das Wesen der Befruchtung aus; bei der „Befruchtung", welche die Polkerne der Angiospermen-Embryosäcke durch einen der beiden generativen Pollenkerne erfahren, sehen wir drei, oft noch mehr Kerne miteinander fusionieren. Daß auch ohne jede Beziehung zur Befruchtung „vegetative Kernverschmelzung" in normalen und pathologischen mehrkernigen Gewebsanteilen der Pflanzen auftreten kann, ist namentlich durch die Untersuchungen Němecs bekannt geworden.

Ueber die Details des Kernfusionsvorganges, über die Umlagerungen, welche die Bestandteile des Kerns vor und während der Fusion erfahren, sind wir bei weitem nicht so gut unterrichtet, wie über die Teilung der Kerne. Die beiden zur Fusion sich anschickenden Kerne legen sich dicht aneinander an, die kleinen männlichen Kerne wachsen stark heran; dann schwinden die Kernmembranen und der Inhalt der beiden Kerne fließt zusammen. — Fusion der Nukleolen väterlicher und mütterlicher Provenienz ist wiederholt beobachtet worden.

Gelegentlich tritt der Fall ein, daß zwischen kopulierenden Kernen kleine Cytoplasmareste eingeschlossen werden. Bei der Befruchtung von Gagea lutea ist diese Erscheinung gar nicht selten anzutreffen. Němec findet, daß die Einschlüsse absterben und sich lösen, daß nach Wasseraufnahme an ihrer Stelle ansehnliche große Vakuolen sichtbar werden können, deren Inhalt später ins Cytoplasma ausgestoßen zu werden scheint. — Zu einer anderen weniger einleuchtenden Deutung des gleichen Vorgangs kam Brown auf Grund seiner Beobachtungen an Peperomia Sintenisii; er ist der Meinung, daß alle wesentlichen Bestandteile des Cytoplasmas in Nukleoplasma verwandelt werden können.

Ueber sexuelle und vegetative Zellverschmelzung (Zellfusion) ist in den Artikeln Befruchtung und Gewebe der Pflanzen zu lesen.

Literatur. ***W. H. Brown***, *The exchange of material between nucleus and cytopl. in Peperomia sintenisii Bot. Gaz.,* 49, *1910.* — ***B. Němec***, *D. Problem d. Befruchtungsvorgänge u. andere cytol. Fragen. Berlin 1910.* — ***Derselbe***, *Ueber d. Befruchtung bei Gagea, Bull. Acad. Sc. Bohême, 1912.*

5. Wachstum, Vermehrung und Metamorphose der Chromatophoren.

Ebenso wie die Zellkerne vermehren sich auch die Chromatophoren nie anders als durch Teilung: jedes Chromatophor stammt von einem Chromatophoren ab. Die in der Literatur der letzten Jahre vorliegenden Angaben über die plasmatische oder gar die

nukleare Herkunft der Chromatophoren sind keineswegs hinreichend, den von A. Meyer und Schimper aufgestellten Satz von der Kontinuität der Chromatophoren zu widerlegen.

Zur Teilung befähigt sind alle Arten der Chromatophoren, die Chloro-, Phaeo- und Rhodo-, die Leuko- und Chromoplasten; allerdings spielen die Teilungen der Chromoplasten im Leben der Zelle wohl nur eine geringe Rolle.

Die Teilungen gehen in der Weise vor sich, daß sich die Chromatophoren einschnüren und sich in zwei Hälften zerlegen (Fig. 47);



Fig. 47. Chloroplasten aus dem Blatt von Funaria hygrometrica, ruhende runde und in Teilung begriffene, eingeschnittene Formen. Im Innern Stärkeeinschlüsse. Nach Strasburger.

umständliche Verlagerungen der einzelnen Bestandteile und gesetzmäßige Strukturänderungen wie bei der Karyokinese fehlen; die Teilung der Chromatophoren ist demnach als direkte zu bezeichnen oder als Fragmentation.

Bei den Chromatophoren der höheren Pflanzen geht der Teilung die Bildung gestreckter, biskuitförmig eingeschnürter Formen voraus, die schließlich in zwei gleich großeTochterchloroplasten zerfallen. Handelt es sich um langgestreckte, spindelähnliche Chloroplasten, so sieht man nicht selten die Tochterplastiden noch lange durch farblose fadenartige Isthmen miteinander verbunden bleiben.

Bei Selaginellaarten fand Haberlandt die Chloroplasten infolge unvollkommener Teilung zu kettenförmigen Verbänden vereinigt.

Namentlich unter abnormen Lebensbedingungen verläuft die Teilung der Chlorophyllkörner in der Weise, daß in der Mitte der gestreckten Formen eine helle, pigmentarme Zone sichtbar wird. Hieraus darf wohl gefolgert werden, daß die neue vor der Teilung sich bildende noch pigmentarme Masse der Chromatophoren in seiner Mitte eingeschaltet wird, sein Wachstum also ein interkalares ist. Die stattlichen Chromatophoren der Spirogyren sind nach Kolkwitz zu interkalarem und zu Spitzenwachstum befähigt.

Die Teilung der großen plattenförmigen Chromatophoren vieler Algen kann ohne vorangehende Biskuiteinschnürung vor sich gehen.

Besonders deutliche Beziehungen zwischen Zellteilung und Chromatophorenteilung sind namentlich bei denjenigen Gewächsen zu erwarten, deren Zellen nur einen oder eine geringe konstante Zahl von Chromatophoren beherbergen. Enthält jede Zelle einen Farbstoffträger, so wird dieser entweder von der Zellteilung in zwei Stücke zerlegt oder während der Teilung und Zellwandbildung halbiert; liegen Zellen mit zwei oder mehr Chromatophoren vor, so wird ihre Zahl entweder vor der Zellteilung verdoppelt, oder die Zellteilung geht der Chromatophorenteilung voraus und in den Tochterzellen wird die Zahl der Chromatophoren wieder auf die typische gebracht. Bei den Rhabdonemen (Diatomeae), deren keilförmige Chromatophoren in sternförmigen Gruppen beieinander liegen, werden vor der Zellteilung neue Gruppen gebildet, indem ein Teilstück aus den alten sich herausschiebt und sich wiederholt längsteilt.

Die Pyrenoide sind, was ihre Herkunft und Entwickelungsgeschichte betrifft, schon darin von den Chromatophoren wesentlich unterschieden, daß sie in diesen durch Neubildung entstehen können. Sie schwinden nach Klebs Beobachtungen bei Chlamydomonas und Hydrodictyon während der Schwärmerbildung und entstehen wieder von Neuem, wenn die Schwärmer sich weiter entwickeln. Unter diesen Umständen scheint es recht wohl möglich, daß auch beim Heranwachsen der Chromatophoren und vor oder nach ihrer Teilung Neubildung von Pyrenoiden stattfindet, wie sie z. B. von Schimper für Bryopsis beschrieben worden ist. Andererseits ist als sicher ermittelt zu betrachten, daß in anderen Fällen die Pyrenoide zugleich mit den Chromatophoren durch Einschnürung und Fragmentation sich vermehren können (vgl. Fig. 48).

Die Stigmata oder Augenflecke (siehe S. 765) der Flagellaten scheinen sich ebenfalls bei der Vermehrung der Zellen verschieden verhalten zu können; wenigstens wird für manche Formen Neubildung der Stigmata, für andere Vermehrung durch Teilung angegeben. —

Ueber die Metamorphose der Chromatophoren war schon oben bei Behandlung der Intermedialplastiden zu sprechen. Der am häufigsten verwirklichte Gang der Dinge ist bei den einheimischen Gewächsen der, daß aus Leukoplasten unter der Einwirkung des Lichtes Chloroplasten, in der Blüten- und Fruchtregion aus Chloroplasten oft Chromoplasten werden. Rothert hat gezeigt, daß die Wandlung auch anders vor sich gehen kann. Die Chromoplasten können das Primäre sein und aus ihnen die Chloro- und Leukoplasten sich entwickeln; bei Selaginella laevigata z. B. fand Rothert in den Triebspitzen Chromoplasten, in älteren Teilen den Pflanzen Chloroplasten. Umwandlung der Chloro- in Chromoplasten und Rück-

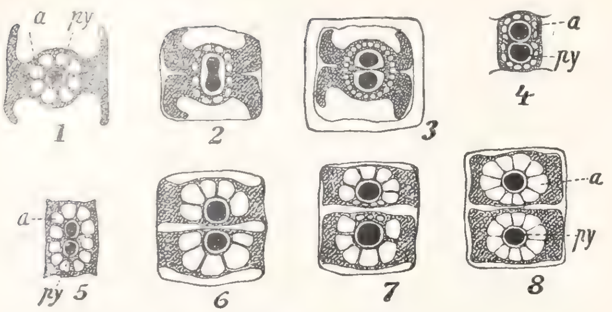


Fig. 48. Teilung der Chromatophoren und Pyrenoide (py) mit den sie umgebenden Stärkemassen (a). Nach Schmitz.

verwandlung der Chromo- in Chloroplasten erfolgen in den überwinternden Nadeln der Koniferen, deren Chromatophoren im Winter bräunliche Töne, im Frühjahr wieder rein grüne Farbe annehmen. Bei Aloë- und Selaginellaarten konnte Molisch durch Besonnung die Chloroplasten in Chromoplasten sich verwandeln lassen und durch längere Verdunkelung die entgegengesetzte Metamorphose hervorrufen. Die grünen Chromatophoren der Euglenen und mancher Chlorophyceen liefern bei Ernährung der Lebewesen mit organischer Nahrung allmählich Leukoplasten, die bei anorganischer Ernährung wieder zu Chloroplasten werden können. Daß es auch Chromatophoren gibt, welche von jeder Metamorphose ausgeschlossen bleiben (Leukoplasten in Tradescantia u. a.) hörten wir bereits oben. Die Leukoplasten der Pollenschläuche sah Lidforss ergrünen; ergrünende Spermatozoen von Oedogonium beobachtete Klebs ein Mal.

III. Physiologie der Pflanzenzelle.

Da die gesamte Masse der Pflanzenorgane aus Zellen besteht, versteht sich von selbst, daß alle Lebensvorgänge des Gesamtorganismus das Werk der Zellen sind; alles was ein Organismus leistet, ist die Summe dessen, was seine Zellen leisten.

Das Substrat, an dem sich alle Lebensvorgänge abspielen, sind die Zellen; jedoch darf hieraus nicht gefolgert werden, daß die Zellen die kleinsten physiologischen Einheiten wären, aus welchen sich der Organismus zusammensetzt; vielmehr erweisen sich auch sehr viel kleinere Anteile, als es die Zelle oder die Summe ihrer plasmatischen Inhaltsbestandteile sind, als befähigt zu selbständigem Leben.

Es wird die Aufgabe der nachfolgenden Erörterungen sein, zu zeigen, zu welchen Leistungen die einzelnen Teile der Zellen befähigt sind, und welchen Einfluß die Teile auf das Leben der Zelle als ganzes haben.

1. Aggregatzustand der lebenden Zellteile. Bewegung.

Alle lebenden Bestandteile der Zelle sind als flüssig zu betrachten; allerdings kann der Grad ihrer Zähflüssigkeit sehr verschieden sein.

Am leichtesten wird der flüssige Aggregatzustand beim Cytoplasma erkannt. Cytoplasmaballen, die durch Verwundung oder durch kräftige Plasmolyse von ihrer Zellwandumhüllung sich getrennt haben, formen sich — den Kapillaritätsgesetzen gehorchend — zur Kugel; dieselbe Form nehmen die im Cytoplasma schwimmenden Vakuolen an. Die Amplitude der Brownschen Molekularbewegungen, die im Plasma sichtbar werden können, gestattet Rückschlüsse auf die Zähigkeit des letzteren. Nähert man zwei Cytoplasmaballen einander bis zur Berührung, so fließen sie zu einem einheitlichen Tropfen zusammen. Allerdings kann die Fusion auch bei anhaltender Berührung und Pressung ausbleiben, wenn schon längere Zeit nach der Isolierung der Plasmaballen verstrichen ist; offenbar bildet sich auf der Oberfläche des Cytoplasmas sehr bald ein festes Gelhäutchen. Ein festes Häutchen überzieht die Plasmamassen der Myxomyceten und wohl überhaupt alle Gymnoplasten. Als gestaltgebender und gestaltbewahrender Faktor hat es für die Zellen und Plasmamassen, die es umgibt, größte Bedeutung.

Versuche zur experimentellen Bestimmung der Oberflächenspannung der lebenden Plasmahaut hat Czapek angestellt. Er geht von der Beobachtung aus, daß viele oberflächen-aktive Stoffe (einwertige Alkohole der Fettreihe, Aethyläther, Azeton, Allylalkohol u. a.) bei derjenigen Konzentration an Echeveriazellen Stoffaustritt veranlassen, bei welcher ihre Oberflächenspannung gegen Luft ungefähr 0,685 (Oberflächenspannung des Wassers = 1 gesetzt) beträgt. Nach Czapeks Ausführungen hängt die Wirkung der von außen zugeführten Lösungen auf die Permeabilität der Plasmahaut mit der Wirkung jener Agentien auf die in der Plasmahaut enthaltenen oberflächenaktiven Stoffe zusammen, und aus der Oberflächenspannung der die Exosmose herbeiführenden Grenzkonzentrationen sei ein Schluß auf die Oberflächenspannung der Plasmahaut selbst zulässig.

Ueber die osmotischen Eigenschaften des Plasmas, insbesondere seiner äußersten Schicht, der Hautschicht, vgl. den Artikel „Turgor“.

1a) Ortsveränderung der Zellen. Abgesehen von der Bewegung der Desmidiaceen, welche passiv durch die starke Quellung der von ihnen ausgeschiedenen Gallerte vorwärts geschoben werden (vgl. den Artikel „Bewegungen der Pflanzen") beruht die vitale Ortsveränderung aller pflanzlichen Organismen auf Bewegungserscheinungen des Cytoplasmas; die Plasmodien der Myxomyceten gleiten durch die amöboiden Bewegungen ihres Plasmas über das Substrat hin. Bei vielen Bakterien, bei den beweglichen Gameten und Schwärmsporen vieler Algen und Pilze, bei den Peridineen, bei den Spermatozoen der Moose, Farne und Cycadeen wird die Lokomotion der Zellen durch Geißeln bewirkt; für die beweglichen Diatomeen wird angenommen, daß extramembranöses Cytoplasma, das außen auf der Zellwand fließt, die Ortsbewegung veranlasse (vgl. den Artikel „Bewegungen der Pflanzen").

Die amöboiden Bewegungserscheinungen der Myxomyceten gleichen durchaus denjenigen, die an Amöben zur Beobachtung kommen. Auch manche Flagellaten, und ferner — wenigstens während bestimmter kurzer Phasen ihrer Entwickelung — manche Schwärmsporen sind zu amöboider Kriechbewegung befähigt.

Die Geißeln (Cilien, Wimpern) sind äußerst feine, meist unmeßbar dünne Plasmafäden von erstaunlich hoher Zähigkeit. Ueber ihre Bewegungen hat neuerdings Ulehla mit Hilfe des Paraboloidkondensors Näheres ermitteln können. Bei normaler Tätigkeit umschwingt die Geißel einen Raum von komplizierter Gestalt, die nur selten einer Rotationsfigur entspricht (vgl. Fig. 49). Den Aenderungen in der Bewegungs-



Fig. 49. Bewegung der Geißeln (Ulothrix-Schwärmer). a zeigt die von den Geißeln durchschwungenen Räume von der Seite, b von oben gesehen. Nach Ulehla.

richtung gehen solche in der Gestalt des von den Geißeln umschwungenen Radius voraus: „es muß also gleichzeitig mit den normalen Einkrümmungen der Geißel, durch die die Bewegung zustande kommt, auch noch eine Einkrümmung der Geißel im ganzen möglich sein, woraus man auf eine sehr komplizierte Geißelstruktur schließen muß."

Sind zwei Geißeln vorhanden, so können sich diese durch Stellung, Größe und ihre Schwingungsleistungen voneinander charakteristisch unterscheiden; „heterokont" d. h. mit verschiedenartigen Geißeln ausgestattet sind die Dinoflagellaten, die Schwärmer der Phaeophyceen, die Spermatozoen der Bryophyten und andere Zellenarten.

Die Schnelligkeit mit der sich begeißelte Zellen im Raume fortbewegen, ist verschieden. Die Schwärmer von Fuligo varians kommen in der Sekunde fast 1000 μ vorwärts, die Schwärmer von Ulva bis 150 μ, die Spermatozoen von Farnen 15 bis 30 μ.

1b) Plasmaströmung. Strömende Bewegung des Cytoplasmas tritt in den nackten Plasmodien der Myxomyceten und namentlich in den allseits umhäuteten Zellen vieler Krypto- und Phanerogamen auf. Ob bei den Myxomyceten die Strömung des Cytoplasmas zur Ortsveränderung der Plasmodien in ursächlicher Beziehung steht, mag dahingestellt bleiben.

Plasmaströmungen sind im Pflanzenreich weit verbreitet; ja es darf als fraglich bezeichnet werden, ob es überhaupt lebende Zellen mit völlig ruhendem Cytoplasma gibt. Deutliche wahrnehmbare Strömungen, durch welche Translozierungen des Cytoplasmas auf ansehnlich weite Strecken hin zustande kommen, treten jedoch niemals in jugendlichen, noch völlig mit Cytoplasma gefüllten Zellen auf, sondern erst dann, wenn ein Zellsaftraum in ihnen sich zu entwickeln beginnt.

Je nach der Konfiguration des Cytoplasmas in der Zelle ist das Strömungsbild ein verschiedenes. Liegt das Cytoplasma nur an der Zellwand, so spricht man bei seiner Strömung von Rotation; ist der Zellsaftraum von mehr oder minder zahlreichen Plasmafäden und- strängen durchzogen (Fig. 1), so nennt man die an ihnen wahrnehmbare Strömung Zirkulation. Beide Erscheinungsformen sind durch Uebergänge miteinander verbunden, und in Zellen mit „zirkulierendem" Plasma kommt Rotation zustande, sobald die Fäden des Plasmas eingezogen sind, und dieses auf einen wandständigen Belag sich beschränkt hat.

Auch wenn scheinbar der gesamte Plasmagehalt einer Zelle an der Strömung teilnimmt, stellt sich doch bei näherer Prüfung — z. B. nach mäßig starker Plasmolyse — heraus, daß die der Zellwand unmittelbar anliegende, dünne Hautschicht des Cytoplasmas ruht. Bei den Charen bleiben auch die der unbeweglichen Hautschicht anliegenden oder in ihr eingebetteten Chlorophyllkörner in Ruhe; bei Caulerpa strömt das in Form feiner anastomosierender Fäden das Lumen durchziehende Cytoplasma sehr lebhaft, während das an der Wand und an den

Zellulosebalken liegende sich ruhiger verhält.

Ueberall wo das der Wand anliegende Plasma rotiert, muß zwischen dem auf- und dem absteigenden Strom eine mehr oder minder schmale Zone von der Bewegung ausgeschlossen bleiben; bei den Characeen ist dieser sogenannte Interferenzstreifen frei von Chlorophyllkörnern und daher besonders leicht wahrnehmbar.

Alle im strömenden Plasma liegenden Einschlüsse — Zellkerne, Chlorophyllkörner, Vakuolen, Stärkekörner, Kristalle usw. — werden von jenem mehr oder minder schnell fortgetragen; ihre passive Bewegung ist es, die die Strömung des Cytoplasmas am leichtesten verrät.

In Zellen mit rotierendem Plasma wird die Bewegungsrichtung des Plasmastromes beibehalten; in Zellen mit Plasmazirkulation (Staubfädenhaare von Tradescantia u. a.) kann in kurzen Intervallen rhythmische Umkehrung der Strömungsrichtung erfolgen. Beziehungen zwischen der Strömungsrichtung und den morphologischen Charakteren der Zelle sind bei den Characeen leicht zu erkennen: die Internodialzellen haben Längsströmung, die Knotenzellen Querströmung aufzuweisen. Die erstere geht in den Blättern und in den Rindenlappen derart vor sich, daß der aufsteigende Strom auf der Außenseite, der absteigende auf der Innenseite verläuft. In den Internodialzellen führt der aufsteigende Strom immer zu dem ältesten Blatt des nächstfolgenden Quirls.

Die Plasmaströmung der Myxomycetenplasmodien geht derart vor sich, daß bestimmte Teile des Cytoplasmas, die röhrenartig von ruhenden Plasmaanteilen umschlossen erscheinen, vorwärts oder rückwärts in rhythmischem Wechsel fließt. Der progressive, d. h. zum Kopf der Plasmodien hingerichtete Strom, pflegt länger zu währen als der entgegengesetzte regressive; die Dauer eines rhythmischen Ganges — hin und zurück — ist bei älteren Plasmodien länger als bei jungen (Vouk).

Schließlich wäre noch die flutende Bewegung des Cytoplasmas, wie sie in den schlauchförmigen Zellen der Mucoraceen u. a. vor sich geht, zu erwähnen. Bei ihr handelt es sich um Verlagerungen ansehnlicher Plasmamassen in akropetaler oder basipetaler Richtung, an welchen der gesamte Inhalt bestimmter Zellen oder Hyphenanteile — einschließlich der äußersten wandständigen Schicht — teilnimmt (vgl. Fig. 50).

Die Geschwindigkeit, mit der das Plasma strömt, ist geringer als die, mit der die Ortsveränderung begeißelter Zellen vor sich geht. Im Plasmodium von Didymium serpula vermag das strömende Cytoplasma 10 mm in einer Minute zurückzulegen; die Geschwindigkeit des strömenden Dermatoplasteninhalts ist noch erheblich geringer.

Was die Bedingungen betrifft, unter welchen Cytoplasmabewegungen irgendwelcher Art in Erscheinung treten können, so ist zunächst wichtig, daß keinesfalls die Integrität der Zelle eine Voraussetzung für die Plasmabewegung ist. Auch isolierte Cilien, die von der Zelle abgerissen sind, vermögen ihre Bewegung noch fortzusetzen; Plasmaströmung tritt auch in plasmolysierten Zellen und in isolierten Zellenstücken noch auf.

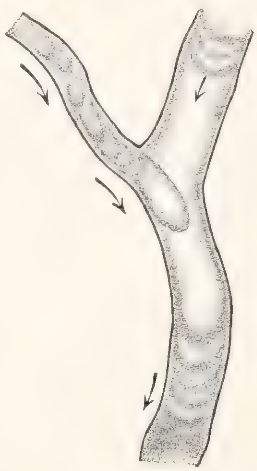


Fig. 50. Flutende Strömung des Zellinhalts (Hyphen von Rhizopus nigricans). Nach J. C. Arthur.

Bei den aëroben Organismen gehört die Gegenwart von Sauerstoff zu den Erfordernissen der Plasmabewegung. Die Plasmaströmung in den Staubfädenhaaren von Tradescantia wird unmittelbar nach O-Entzug sistiert; bei Elodea dauert sie noch 1 bis 4 Stunden, bei manchen Charen noch wochenlang fort. Obligat anaërobe Mikroorganismen stellen bei O-Zufuhr ihre Geißelbewegung ein.

Die Temperatur hat auf die Lebhaftigkeit der Plasmaströmung leicht erkennbaren Einfluß: für die Strömung in den Zellen der Vallisneria liegt das Minimum etwa bei 0 bis 1^0, das Maximum oberhalb von 35^0, das Optimum bei 31^0.

Licht gewinnt auf die Plasmaströmung bei Gegenwart von narkotischen Mitteln, Kohlensäure, organischen und anorganischen Säuren oder deren Salzen direkten Einfluß: bei Licht dauert die Bewegung fort, während sie im Dunkeln sogleich sistiert wird.

Verwundung kann in Zellen, deren Cytoplasma vorher ruhte, lebhafte Strömung hervorrufen oder das Tempo bereits vorhandener Strömungen merklich beschleunigen. Selbst die in ansehnlicher Entfernung von der Wundstelle liegenden Zellen können von dem Wundreiz in Mitleidenschaft gezogen werden und lebhafte Plasmaströmung erkennen lassen.

Ueber die Mechanik der Plasmaströmung ist erst wenig Sicheres bekannt; selbst die in umhäuteten Zellen sich abspielenden

Strömungserscheinungen kommen offenbar auf ganz verschiedene Weisen zustande.

Die in Myxomycetenplasmodien erfolgenden Strömungen hat man mit der Kontraktionstheorie zu erklären versucht: nach Verworn ist die rhythmische Strömung des Endoplasmas eine Folge der rhythmisch erfolgenden Expansion und Kontraktion des Außenplasmas. Allerdings ist zuzugeben, daß man auch ebensogut die Strömungen als das primäre behandeln und die Expansionen als die Wirkung der (progressiven) Strömung betrachten könnte.

Die flutende Bewegung in den Hyphen der Mucoraceen, bei Ascophanus u. a. (Fig. 50) kommt durch Konzentrationsunterschiede zustande: der Zelleninhalt wird immer dorthin getrieben, wo durch osmotisch wirksame Substanzen oder infolge der Transpiration seine Konzentration zugenommen hat (Ternetz, Schröter). In submersen Hyphen der Mucoraceen ruht das Plasma.

Die Rotation und Zirkulation des Cytoplasmas umhäuteter Zellen physikalisch zu erklären, ist bisher nicht gelungen. Am nächsten mag es wohl liegen, ebenso wie bei Erklärung der amöboiden Formveränderungen, auch hier die Wirkung anhomogener Oberflächenspannungen heranzuziehen: plasmolysiert man Elodeazellen, so zeigt das zusammengeballte Cytoplasma, das bisher typische Rotation erkennen ließ, an der vom Zellsaft benetzten Seite alle Uebergänge von dieser zu typisch amöboider Bewegung. Daß den Versuchen, Rotation und Zirkulation auf Aenderungen in der Oberflächenspannung des Plasmas zurückzuführen, gleichwohl große Schwierigkeiten im Wege stehen, ist nicht zu verkennen.

Der biologische Wert der Bewegungserscheinungen kann für diejenigen Fälle, in welchen es sich um die Fortbewegung von Organismen, Spermatozoen usw. handelt, um so weniger zweifelhaft sein, als wir die mit der Fähigkeit zu freier Ortsveränderung begabten Zellen auf äußere Reize in der Weise reagieren sehen, daß die Zellen im allgemeinen ungünstigen Bedingungen entfliehen und Orte aufsuchen, an welchen ihre weitere Entwickelung ermöglicht oder gefördert wird. Welchen Nutzen die Plasmaströmung für Zellen und Organismen hat, und ob überhaupt ein solcher von ihr ausgeht, ist schwer zu sagen. Daß sie den Inhalt der Zellen gleichsam umrührt und drei- bis viermal schneller eine gleichmäßigere Verteilung der in ihnen enthaltenen Stoffe herbeiführt als es auf dem Wege der Diffusion möglich wäre (Bierberg), ist wohl zuzugeben; doch wird diese Wirkung nicht genügen können, um alle Einzelheiten der in Rede stehenden Phänomene oder auch nur die Tatsache der Strömung überhaupt final befriedigend zu erklären.

1c) Aggregatzustand und Bewegungsfähigkeit der Zellkerne und Chromatophoren. Wie das Cytoplasma stellen auch Kern und Chromatophoren eine zähflüssige Masse dar; dafür sprechen die Tropfenform, in der sich jenes wie diese so oft zeigen, die Ausbreitungs- und Kontraktionserscheinungen, die wir während des Ablaufs der karyokinetischen Vorgänge an den Chromosomen wahrnehmen, die Fähigkeit zur Formveränderung, zur Fusion, zum tropfigen Zerfall; Kerne, die beim Einwandern in dünngestielte Basidiosporen und dgl. oder bei Durchpressung in Nachbarzellen (s. unter 1d) mechanisch deformiert worden sind, kehren zur Kugelgestalt zurück, sobald der Druck nicht mehr auf sie wirkt.

Amöboide Formveränderungen sind am Kern von Amoebochytrium rhizidioides beobachtet worden (Zopf); Nawaschins Lehre, daß die Spermakerne der Pollenschläuche nach Oeffnung der letzteren durch aktive Bewegung den Weg zu ihrem Ziele finden und nicht auf die sie vorwärts tragende Plasmamasse angewiesen bleiben (Strasburger), bedarf wohl noch der Bestätigung.

Die Chromatophoren vieler Algen (Diatomeen, Florideen u. a.) lassen ebenfalls amöboide Formveränderungen leicht erkennen. Unter den höheren Pflanzen zeigen die Orchideen an ihren Chromatophoren die gleiche Erscheinung recht deutlich (Küster).

Tropfiger Zerfall, wie er an Flüssigkeitssäulen den Kapillaritätsgesetzen nach erfolgt, und Fusion sind an den bandförmigen Chromatophoren der Internodialzellen von Ceramium (vgl. Fig. 9 B) beobachtet worden (Küster).

In allen Fällen sind aber die Aenderungen, welche die Form der Organe erfährt, doch wohl zu unbedeutend, um jemals zu einer nennenswerten aktiven Ortsveränderung führen zu können. Da auch die Existenz des von Senn beschriebenen Peristromium, d. h. der plasmatischen Hülle, welche die Chromatophoren umschließen und deren selbständige Bewegungen im Zellenlumen bewirken soll, noch keineswegs in einer alle Zweifel ausschließenden Weise festgestellt ist, wird zunächst noch an der Frankschen Lehre festzuhalten sein, daß die Chromatophoren sich passiv — d. h. getragen vom Cytoplasma — in der Zelle bewegen.

Die Filarstrukturen, die man in den Zellen von Fuharia und anderen Moosen unschwer findet und mit den Bewegungen der Chromatophoren in Beziehungen gebracht hat, haben nach Boresch mit diesen nichts zu tun; sie scheinen der Innen- (Zell-saft)seite des Cytoplasmas anzuliegen.

1d) Orientierungsbewegungen. Während die bisher besprochenen Strömungserscheinungen des Plasmas autonome Bewegungen darstellen, erfolgen die Orientierungsbewegungen des Plasmas auf bestimmte Reize hin (paratonische Bewegungen). Durch sie werden Chromatophoren und Zellkerne, auch die irisierenden Inhaltskörper der Zellen mancher Algen (s. oben) an bestimmte Stellen des Zellenlumens befördert. Auch die Bewegungen des Cytoplasmas, die zu lokalen Anhäufungen der letzteren führen, sind hierher zu rechnen.

Ueber die Orientierungsbewegungen und die sie auslösenden Reize vgl. den Artikel „Reizerscheinungen der Pflanzen" unter **II** „Taxien".

1e) Plasma- und Kerndurchtritte. Abgestorbene Teile des Zellenleibes können aus diesem nach der Membran hin ausgestoßen werden — ein Vorgang, der der Defäkationstätigkeit einfacher tierischer Organismen entspricht. Pfeffer fand, daß in Wurzelhaaren von Trianea Plasmamassen, die unter dem Einfluß von Bismarckbraun abgestorben waren., aus dem Cytoplasma nach der Zellwand hin befördert werden. Auch Zygnemazellen sind zu ähnlichen Defäkationsleistungen befähigt und befördern abgestorbene Plasmateile an die Wand, wo sie von neuen Membranlamellen überlagert werden und schließlich — wohl nach lokaler Desorganisation der über ihnen liegenden Membranteile — ins Freie gelangen. Bei Plasmolyse von Spirogyrazellen kann der Nukleolus in den Zellsaftraum fallen und ähnl. mehr (Němec).

Daß tote und lebende Zellanteile durch die Zellwand in das Lumen benachbarter Zellen hinein gepreßt werden können, haben Miehe und nach ihm zahlreiche andere Autoren beobachtet. In abgezogenen Epidermisfetzen findet eine Kern„wanderung" in der Weise statt, daß aus manchen Zellen die Kerne in die Nachbarzellen gepreßt, aber durch die aus den andererseits angrenzenden Zellen stammenden, nachrückenden Kerne ersetzt werden. Daß bei derartigen Durchpressungen nicht nur die Kerne, sondern auch andere Inhaltsbestandteile der Zellen transloziert werden, darf als sehr wahrscheinlich angenommen werden. Die Hofmeisterschen Körperchen in den Eizellen der Abietineen sind nach Arnold nichts anderes als die aus den Zellen der Deckschicht stammenden, in die benachbarte Eizelle hinübergeschlüpften Zellkerne. Schweidler hat gezeigt, daß plötzliche einseitige Turgorerniedrigungen den Uebertritt der Zellinhaltsteile bewirken, und erörtert die Möglichkeit, daß auch beim sexuellen Kernübertritt (oogame Pilze) die gleiche Mechanik wirksam werden kann.

1f) Gesetz der rechtwinkligen Schneidung (s. S. 793). Die große Aehnlichkeit, die zwischen den Zellennetzen der Pflanzenorgane und den Schäumen hinsichtlich der Lage der Membranen bzw. der Flüssigkeitslamellen zueinander besteht, hat zu dem Versuch geführt, die Lage der pflanzlichen Zellmembranen ursächlich auf dieselben Gesetze zurückzuführen, welche die Lage der Lamellen im Schaum bestimmen (Essera, Berthold). Der unmittelbaren Anwendung der von den Physikern ermittelten Gesetze auf den Vorgang der Zellenteilung stehen jedoch schon deswegen Schwierigkeiten im Wege, weil die junge Querwand fast nicht flüssig ist und nicht den Gesetzen der Kapillarität gehorchend sich so einstellen kann, wie es die Flüssigkeitslamellen der Schäume tun. Giesenhagen nimmt an, daß die beiden flüssigen Zellinhaltshälften dann, wenn die Lage der Kernäquatorebene keiner minima area entspricht, innerhalb des Zellenlumens sich derart verschieben können, daß die Aequatorebene in die nächstliegende relative Gleichgewichtslage gebracht wird, und die in ihr entstehende Querwand unter rechtwinkliger Schneidung als minima area an die Membran der Mutterzelle sich ansetzt. Wenn die Kohäsion des Plasmas und seine Adhäsion an die Zellhaut eine derartige Einstellung der Zellinhaltshälften nicht zulassen, so veranlaßt die „schiefe" Lage der Aequatorebene die Entstehung einer schiefen Querwand (Protonema der Moose u. a.).

Literatur. **W. Bierberg**, *D. Bedeutung d. Plasmarotation f. d. Stofftransport in d. Pfl., Flora,* **99**, *52, 1908.* — **K. Boresch**, *Ueber fadenförm. Gebilde in d. Zellen v. Moosbl. usw. Zeitschr. f. Bot.,* **6**, *97, 1914.* — **Fr. Czapek**, *Ueber eine Methode zur direkten Bestimmung der Oberflächenspannung der Plasmahaut von Pflanzenzellen. Jena 1911.* — **Ewart**, *On the phys. a. physiol. of protopl. streaming in plants, 1903.* — **K. Giesenhagen**, *Studien über die Zellteilung im Pflanzenreiche. Stuttgart 1905.* — **Hörmann**, *Studien über d. Protoplasmastr. b. d. Characeen, 1898.* — **Josing**, *Jahrb. f. wiss. Bot.* — **E. Küster**, *Beitr. z. Phys. u. Path. d. Pflanzenzellen, Zeitschr. f. allg. Phys.,* **4**, *221, 1904.* — **H. Miehe**, *Ueber Wanderungen d. pflanzl. Zellkerne, Flora,* **87**, *105, 1901.* — **S. Nawaschin**, *Ueber d. selbst. Bewegungsvermögen d. Spermakerne bei einigen Angiosp., Oest. bot. Zeitschr.,* **59**, *457.* — **W. Pfeffer**, *Pflanzenphys., 2. Aufl.,* **2**, *696 ff., 1904 und die dort zitierte Literatur.* — **A. Schröter**, *Ueber Protoplasmaströmung bei Mucorineen, Flora,* **95**, *1, 1905.* — **J. H. Schweidler**, *Ueber traumatogene Zellsaft- u. Kernübertritte bei Moricandia arvensis DC., Jahrb. f. wiss. Bot.,* **48**, *551, 1910.* — **Ch. Ternetz**, *Protoplasmabewegung u. Fruchtkörperbildung bei Ascophanus carneus Pers., Jahrb. f. wiss. Bot.,* **35**, *273, 1900.* — **Ulehla**, *Ultramikrosk. Studien über Geißelbewegung, Biol. Zentralbl.,* **31**, *645, 1911.* — **V. Vouk**, *Unters. über d. Bew. d. Plasmodien, Sitzungsber. Akad. Wiss.,* **119**, *853. Wien 1910. Denkschr.,* **88**, *653, 1912.*

2. Kohlensäureassimilation.

Ueber die Befähigung der chlorophyllhaltigen Pflanzenorgane zur Kohlensäureassimilation ist in dem Artikel „Photosynthese" bereits berichtet worden.

Der Ort, in dem sich die Vorgänge der Synthese abspielen, sind die mit Chlorophyll ausgestatteten Chromatophoren, die grünen, braunen und roten Plastiden der Algen, Bryophyten und Gefäßpflanzen. Eben ihrer Beziehung zur Ernährung der Pflanzen wegen werden sie als Autoplasten bezeichnet.

Besonders deutlichen Ausdruck nehmen die Beziehungen der Chromatophoren zur Photosynthese bei denjenigen zahlreichen Gewächsen an, bei welchen Stärke als erstes sichtbares Produkt ihrer Assimilationstätigkeit entsteht und im Inneren der Chloroplasten Assimilationsstärke oder autochthone Stärke (Wiesner) sichtbar wird.

Bei denjenigen Chloroplasten, welche Pyrenoide enthalten (s. S. 764), wird die Beziehung der letzteren zur Stärkebildung daran erkannt, daß vorzugsweise in ihrer Nähe die Stärkekörner (Pyrenoidstärke, Stärkeherde) sich bilden (vgl. Fig. 48). Doch können in denselben Chromatophoren auch fern von den Pyrenoiden an beliebigen Stellen Stärkekörner gebildet werden (Stromastärke).

Beziehungen der Pyrenoide zum weiteren Schicksal der Stärke geben sich darin kund, daß bei Hydrodictyon u. a. die Stromastärke von der Zelle leicht gelöst und verbraucht werden kann, während die Pyrenoidstärke schwerer beweglich ist und normalerweise wohl nur bei der Bildung der Fortpflanzungszellen schwindet.

Daß die Pyrenoide keine für das Leben der Zelle unerläßliche Gebilde sind, geht daraus hervor, daß sie zeitweilig verschwinden können (s. S. 797); Botrydiumpflanzen haben nur in ihrer Jugend Pyrenoide (Klebs).

Chromoplasten sind zur Photosynthese mindestens dann befähigt, wenn sie neben den Karotingranis auch noch mehr oder weniger Chlorophyll enthalten (s. o. das über Intermediärplastiden Gesagte). Ob auch völlig chlorophyllfreie, nur rotes Pigment enthaltende Chromoplasten aus CO_2 und H_2O Stärke aufbauen können, bedarf näherer Prüfung.

Nach Beer sollen auch die von Chloroplasten sich herleitenden grünlichen Elaioplasten in Griffel und Konnektiv von Gaillardia (s. S. 764) zur Stärkebildung befähigt sein.

Nach v. Faber sollen auch die irisierenden Platten mancher Meeresalgen zu photosynthetischen Leistungen befähigt sein. Lewitsky findet in den Chondriosomen von Albugo bliti Sekrettröpfchen und betrachtet ihre Bildung als Analogie zu der synthetischen Tätigkeit der Plastiden.

Wenn nun auch die Chloroplasten als Sitz der Kohlensäureverarbeitung mit Sicherheit erkannt sind, so bleibt die Frage, ob sie für sich allein schon zur Photosynthese befähigt sind oder es erst bei Berührung und Umhüllung mit Cytoplasma werden, noch weiterer Untersuchung bedürftig. Engelmann, Haberlandt und Ewart halten schon isolierte, cytoplasmafreie Chloroplasten für assimilationsfähig. Kny hält daran fest, daß Cytoplasma für die Photosynthese unentbehrlich sei. — Daß der Zellkern keinen unmittelbaren Einfluß auf die synthetische Leistung der Chloroplasten hat, geht schon daraus hervor, daß auch in kernfreien Zellen die Chloroplasten reichlich Stärke bilden können.

Ob es wirklich chlorophyllhaltige Chromatophoren gibt, die bei Berührung mit Cytoplasma und nach Erfüllung aller Vorbedingungen völlig untätig bleiben (Fruchtknoten von Ornithogalum arabicum, Friedel) mag dahingestellt bleiben.

Auf das Schicksal des Zuckers, der nach Lösung der Assimilationsstärke bei Atmung und Wachstum verbraucht oder als Reservematerial deponiert wird, ist an dieser Stelle nicht näher einzugehen. Wenn am Ziele seiner Wanderung oder auf dem Wege dorthin der Zucker in einer Zelle sich besonders reichlich anhäuft, pflegt es zur Stärkebildung zu kommen — zur Bildung von Reservestärke in stärkespeichernden Rhizomen, Knollen usf., im Mark vieler Pflanzen usw. oder zur Bildung von transitorischer Stärke, deren Körner meist nur geringe Größe erreichen und bald wieder in Lösung zu gehen pflegen. In allen Fällen ist die Bildung der Stärkekörner gebunden an die Chromatophoren — an die grünen der belichteten Pflanzenteile und die farblosen in unterirdischen Organen.

Auch diejenigen Chromatophoren, die unter natürlichen Lebensbedingungen keine Stärkekörner in sich niederschlagen, erweisen sich im Experiment hierzu befähigt, wenn nur der Zucker in hinreichend hoher Konzentration ihnen geboten wird. Diese allen Chromatophoren gemeinsame Befähigung rechtfertigt die sie alle umfassende Bezeichnung als Amyloplasten. Eine Ausnahme machen nach Winkler nur die Leukoplasten der Vegetationspunkte und die in den Epidermen mancher Pflanzen liegenden (Commelinaceen u. a.).

Je dicker die dem wachsenden Stärkekorn aufliegende Masse der Chromatophoren, um so mächtiger fallen ceteris paribus die Schichten des Stärkekorns aus: an denjenigen Teilen, welche von einer dicken Chromatophorenschicht bedeckt sind (vgl. Fig. 13), wird, wie A. Meyer gezeigt hat, entsprechend mehr Stärke gebildet als dort, wo der Chromatophor nur einen dünnen Belag bildet.

Den Wechsel zwischen verschiedenartig

beschaffenen Lagen, durch welchen die charakteristische Schichtung der Stärkekörner zustande kommt (Fig. 13, 14), führt A. Meyer auf rhythmischen Wechsel in den Kristallisationsbedingungen, wie ihn der Wechsel von Tag und Nacht mit sich bringt, zurück. Nach Küster, der binnen 24 Stunden zwei und mehr Zonen zustande kommen sah, können Schichtungen im Stärkekorn nach Art der Liesegangschen Kristallisationszonen auch unabhängig von rhythmisch wechselnden Kristallisationsbedingungen entstehen.

Wie sich die Teile eines farbigen Chromatophors in die von ihm ausgeübten Funktionen teilen, und ob überhaupt irgendeine Arbeitsteilung zwischen Stroma und Pigment (s. S. 761) vorliegt, ist bei der feinen Verteilung des Pigments in seinem Substrat schwerlich zu entscheiden. A. Meyer hält es für wahrscheinlich, daß die „Grana" der Chloroplasten der eigentliche Apparat der Assimilation seien und das Stroma als der Sitz der Stärkebildung in Betracht komme; vom Stroma geht nach ihm auch die Bildung der die Stärkekörner lösenden Diastase aus.

3. Wachstum.

Das Wachstum der Zellen — eine irreversible Vermehrung ihrer Substanz — kann sich in wesentlich verschiedenen Formen zeigen, je nachdem vorzugsweise die lebendige Inhaltsmasse der Zellen oder der tote Zellsaft eine Vermehrung erfährt. Wachstum der ersten Art hat man als meristisches (assimilierendes, embryonales), Wachstum der zweiten Art als Streckungs- oder Bewegungswachstum bezeichnet. Jenes ist in erster Linie ein Resultat der Assimilationstätigkeit der Zelle, dieses eine Folge reichlicher Wasseraufnahme. Beide Wachstumsarten pflegen sich miteinander zu kombinieren derart, daß in der Ontogenie der Zellen zuerst meristisches, später Streckungswachstum vorherrscht. Meristisches Wachstum, dem bei normalem Gang der Entwickelung kein Streckungswachstum folgt, zeigen die Zellen der Embryonen, die Scheitelzellen, die Zellen der Vegetationspunkte, der Kambien. Streckungswachstum spielt vor allem in den letzten Wachstumsphasen somatischer Zellen seine Rolle und bringt nicht selten ganz rapide die Zellen zu ansehnlicher Größe; besonders ergiebig sind seine Leistungen in etiolierenden Sprossen, bei der Bildung hyperhydrischer Gewebe, ferner bei der Keimung von Pilzsporen auf Wasser usw.

Das Wachstum der aëroben Organismen setzt Gegenwart von Sauerstoff voraus, ferner ist für das Wachstum jeder Art Zufuhr von Wasser erforderlich; nur bei Turgeszenz sind die Zellen wachstumsfähig. Im übrigen sind die Voraussetzungen für meristisches und Streckungswachstum nicht dieselben. Das meristische Wachstum kann sich nur durch Zufuhr aller zum Aufbau der lebenden Substanz erforderlichen Stoffe (soweit sie nicht als Reservematerial in der Zelle bereits vorhanden sind) betätigen, während das Streckungswachstum von einer solchen unabhängig ist; das letztere kann aber durch allzu hohe Konzentration der Nährlösung und durch bestimmte chemische Agentien sistiert werden, auch wenn das meristische von den gleichen Einflüssen unberührt bleibt.

Flächenwachstum gegen den Turgor (Bildung von zentripetal vorspringenden Membranfalten) tritt niemals ein. Die Membranfalten in den Armpalissaden der Pinusnadeln täuschen ein solches nur vor; sie werden als leistenförmige Membranverdickungen angelegt, die erst später durch Aufspaltung zu Falten sich umwandeln (Reinhardt). Ebenso steht es mit den Ringfalten vieler Spirogyra-Arten und anderen ähnlichen Bildungen.

Während wir Bewegung und Kohlensäureassimilation als Vorgänge kennen gelernt haben, die vom Zellkern und seinen Wirkungen in hohem Maße unabhängig sind, ist für das Wachstum die Wirkung des Zellkerns von allergrößter Bedeutung. Das lehren vor allem die Versuche Klebs', der Algenzellen kräftig plasmolysierte und ihren lebenden Inhalt dabei in ein kernhaltiges wachstumfähiges und ein kernfreies, zu weiterem Wachstum nicht befähigtes Stück zerlegte, — und die Beobachtungen an kernlosen Spirogyrazellen (s. S. 795 und Fig. 46 A): kernlose „Zellen" bleiben entweder vom Wachstum ausgeschlossen, auch wenn sie noch lange fortleben und sich assimilationsfähig erweisen — oder können sich nur in ganz bescheidenem Maße vergrößern (Gerassimoff, Wisselingh).

Auch zur Regeneration der ihnen fehlenden Membran sind kernlose plasmolysierte Cytoplasmaballen oder die durch Oeffnen von Siphoneenzellen gewonnenen kernfreien Plasmatropfen im allgemeinen unfähig: die kernlosen Stücke bleiben in vielen Fällen nackt. Derselbe Unterschied im Verhalten kernhaltiger und kernloser Plasmastücke läßt sich auch an denjenigen Zellen erkennen, deren Plasmaleib durch ringförmige Membranverdickungen in zwei Teile zerlegt worden ist (vgl. Fig. 51): nur der kernhaltige Teil umkapselt sich mit neuen Zelluloselamellen. Trotz dieser Befunde darf nicht gefolgert werden, daß die Gegenwart des Zellkernes unter allen Umständen für die Zellulosebildung unerläßlich sei; namentlich

Palla hat gezeigt, daß z. B. Plasmateile aus jugendlichen Brennhaaren von Urtica auch ohne Kern eine Zellwand bilden können. Entstehen bei der Plasmolyse einkerniger Zellen zwei Plasmaballen, die durch einen Plasmafaden miteinander verbunden

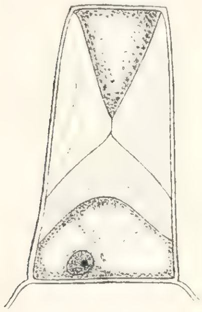


Fig. 51. Membranbildung am kernhaltigen Teil des Protoplasten. Haar eines Blattes von Sicyos angulatus. Nach Haberlandt.

sind, so kann nach Acqua gelegentlich sogar der kernlose Anteil hinsichtlich der Membramneubildung dem kernhaltigen gegenüber bevorzugt sein. Kernlose Spirogyrazellen fand Wisselingh zu bescheidener Membranproduktion befähigt.

Wisselingh, dem es durch Zentrifugieren seines Spirogyramaterials gelang Chloroplasten und Zellkerne in verschiedener Kombination in die Zellen zu bringen oder von ihnen fernzuhalten, stellte fest, daß in kernlosen Zellen das Wachstum der Chloroplasten seinen Fortgang nimmt; auch Vermehrung des Cytoplasmas ist in kernlosen Zellen möglich.

Auf besonders nahe Beziehungen zwischen dem Zellkern und der Zellhautbildung glaubt Haberlandt aus dem Befund schließen zu dürfen, daß der Zellkern sehr oft an der Stelle stärkster Membranproduktion liegt. Den von Haberlandt angeführten Beispielen — Wurzelhaare, deren Kerne unweit der Spitze liegen, Epidermiszellen, deren Kerne an den sich verdickenden Membranteilen liegen usw. — ließen sich aber zahlreiche Gegenbeispiele gegenüber stellen, in welchen die von ihm erläuterten Beziehungen zwischen der Lage des Zellkerns und der Membranproduktion nicht erkannt werden können (Küster). Coupin hat sogar Wurzelhaare, deren Kerne bereits degeneriert waren, noch an Länge zunehmen sehen.

Daß Beziehungen zwischen der in einer Zelle enthaltenen Kernmasse und der Größe der betreffenden Zellen (Kernplasmarelation) bestehen, ist von vornherein wahrscheinlich, da besonders große Zellen — Siphoneen, Phycomyceten, Milchröhren usw. — auch mit besonders zahlreichen Kernen ausgestattet sind. Auch auf experimentellem Wege läßt sich der Nachweis dieser Beziehungen erbringen. Gerassimoff erhielt bei seinen Spirogyraversuchen (s. o.) gleichzeitig mit kernlosen Zellen naturgemäß solche, die doppelt soviel Kernmasse enthielten, wie die normalen: derartige Zellen wurden besonders groß (Fig. 52) und ließen

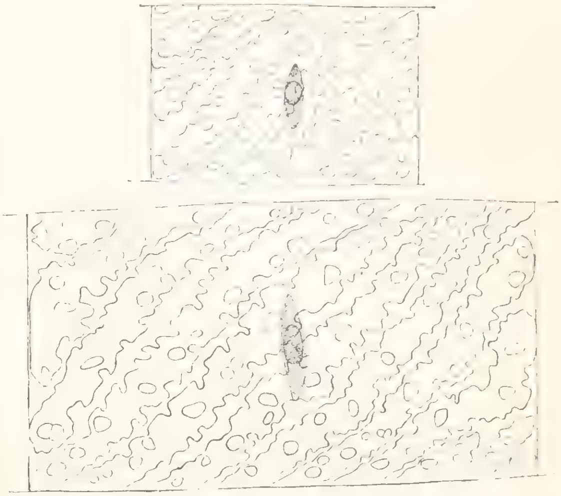


Fig. 52. Kernplasmarelation. Oben Spirogyrazelle von normalen Dimensionen. Unten eine Zelle mit doppelter Kernmasse. Nach Gerassimoff.

auch durch Teilung auffallend großzellige Fäden aus sich hervorgehen. Aehnliche Zellgrößenanomalien lassen die von Marchal kultivierten Moosgametophyten mit diploider und tetraploider Chromosomenzahl (s. S. 787) erkennen. Oenothera gigas, welche doppelt so viel Chromosomen besitzt wie die Stammform Oe. Lamarckiana besteht aus etwa 1,5 bis 3 mal so großen Zellen wie diese. (Gates). — Auch botanischerseits ist die Meinung vertreten worden, daß weniger die Chromatinmasse als die Zahl der Chromosomen das für die Größenentwickelung der Zellen maßgebende Moment abgibt (Gates).

Welche Faktoren die Sistierung des Zellenwachstums veranlassen, ist nicht bekannt. Daß selbst Zellen, welche schon jahrelang ausgewachsene, ruhende Bestandteile des Dauergewebes gewesen sind, wieder zu ergiebigem Wachstum angeregt werden können, lehren die Reaktionen der Pflanzengewebe auf Wundreize (vgl. auch den Artikel „Entwickelungsphysiologie").

Auch über die Bedingungen, welche realisiert sein müssen, damit der Kern sich teilt, wissen wir nichts. Vermutlich ist die Teilung von einem bestimmten Zustand des Cytoplasmas abhängig; dafür spricht die Tatsache, daß in vielkernigen Zellen die Kerne sich simultan (synchronisch) teilen oder doch wenigstens der Teilungsprozeß an einem Teil der Zellen beginnend

und allmählich fortschreitend sämtliche Kerne zu Teilungsfiguren werden läßt. Um so auffallender ist es, daß bei Cladophora die Teilung der zahlreichen Kerne einer Zelle nicht simultan erfolgt (Němec).

Literatur. *Ueber Chloroplasten und Stärkebildung s. S. 765 und 769.* — **C. Acqua,** *Sulla formaz. della parete e sull'accrescimento in masse di plasma prive di nucleo, Ann. di bot.* 8, *43, 1910.* — **Coupin,** *S. la cytologie et la tèratologie des poils absorbants, Rev. gén. de Bot.,* 21, *63, 1909.* — **G. Haberlandt,** *Ueber Einkapselung d. Protopl. mit Rücksicht auf die Funktion d. Zellkerns, Sitzungsber. Akad., Wien,* 98, *190, 1889.* — **Derselbe,** *Ueber d. Beziehungen zw. Funktion u. Lage des Zellkerns bei d. Pfl., 1887.* — **G. Klebs,** *Beitr. z. Phys. d. Pflanzenzelle, Tübinger Untersuch.,* 2, *489, 1888.* — **E. Küster,** *Ueb. d. Bezieh. der Lage des Zellkerns zu Zellenwachstum u. Membranbildung, Flora,* 97, *1, 1907.* — **E. Palla,** *Ueb. Zellhautbildung kernloser Plasmateile, Ber. d. D. Bot. Ges.,* 24, *408, 1906.* — **M. O. Reinhardt,** *Die Membranfalten in den Pinusnadeln, Bot. Zeitg.,* 63, *29, 1905.* — **H. Winkler,** *Unters. üb. d. Stärkebildung in den verschiedenartigen Chromatophoren, Jahrb. f. wiss. Bot.,* 32, *525, 1898.* — **C. v. Wisselingh,** *Zur Phys. der Spirogyrazelle, Beihefte z. bot. Zentralbl.* 26, *133, 1908.*

4. Der Kern als Träger der Vererbung.

Von den Fragen nach der Bedeutung des Zellkerns für das Leben der Zelle und den Spezialfunktionen, zu welchen nur er befähigt sei, ist die nach seiner Bedeutung als Träger der Vererbung besonders lebhaft diskutiert worden. Einen Beweis für die Berechtigung der Theorie, welche ihn allein als den Träger der Vererbung behandelt, hat man auf cytologischem Wege und durch planmäßige Bastardierungen zu erbringen versucht.

Bei den Angiospermen hat es den Anschein, daß nur ein nackter, cytoplasmafreier Spermakern in die Eizelle gelangt; für die Vererbung väterlicher Qualitäten käme hiernach das Cytoplasma von vornherein außer Betracht. Eine exakte Prüfung der Frage, ob wirklich der Spermakern völlig cytoplasmafrei in das Ei gerät, ist nun freilich eine schwierige Aufgabe, und die Befunde der Autoren decken sich in diesem Punkte keineswegs.

Juel fand, daß im Pollenschlauch von Saxifraga granulata keine Plasmahülle an den Spermakernen erkennbar ist; daß aber zu dem Zeitpunkt, in dem die Spermakerne die Synergide verlassen, die sie auf dem Weg zum Eikern passieren, von einer Hülle umschlossen sind, die nichts anderes sein kann als der eigene Plasmakörper der Spermazelle. Juel nimmt an, daß die veränderten osmotischen Verhältnisse, die die Spermakerne im Embryosack antreffen, gleichzeitig Vergrößerung der Kerne und die Abhebung und das Deutlichwerden der Plasmahülle veranlassen. — Bei Pyrola minor werden nach Juel völlig nackte Kerne in den Embryosack entleert.

Strasburger gibt für Urtica dioica mit Bestimmtheit an, daß cytoplasmafreie Kerne den Befruchtungsakt vollziehen.

Auf experimentellem Wege hat Correns die Frage zu lösen versucht. Die Ergebnisse seiner Bastardierungsversuche mit weißbunten Exemplaren von Mirabilis jalapa, in welchen der genannte Forscher einen Beweis für die Bedeutung des Zellkerns als Vererbungsträger sah, dürften wohl aber nicht ganz eindeutig sein.

Die Frage, ob wirklich lediglich der Zellkern der Träger der Vererbung ist, kann noch nicht als endgültig erledigt betrachtet werden, wenn auch die cytologischen Befunde für seine maßgebende Bedeutung bei der Vererbung zu sprechen scheinen.

Literatur. **C. Correns,** *Z. Kenntn. d. Rolle v. Kern u. Plasma bei d. Vererbung, Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre,* 2, *331. 1909.* — **H. O. Juel,** *Stud. üb. d. Entwickelungsgesch. v. Saxifraga granulata, Nova acta soc. scient., Ser. IV,* 1, *No. 9. Upsal. 1907.* — **E. Strasburger,** *Sex. u. apogame Fortpfl. bei Urticaceen, Jahrb. f. wiss. Bot.,* 47, *259, 1910.*

5. Physiologischer Tod der Zellen und ihrer Teile.

Das Alter, welches Pflanzenzellen erreichen können, ohne sich zu teilen und durch Teilung sich zu verjüngen, ist sehr ungleich. Bei den Einzellern ist das zwischen je zwei Teilungen liegende Zeitintervall, die „Generationsdauer“, im allgemeinen um so geringer, je kleiner die Organismen sind; für die Choleravibrionen werden 20 Minuten, für die Zellen der Weinhefe 2 Stunden. für die Diatomee Nietzschia putrida 12, für die Desmidiaceen Closterium und Cosmarium 48 Stunden als Generationsdauer angegeben.

Die Zellen der höheren Gewächse, namentlich der Pteridophyten und Phanerogamen, bleiben hinsichtlich des erreichbaren Alters meist weit hinter dem zurück, welches die Pflanze als ganzes zu erreichen vermag. Die Gefäße und Tracheiden, die mechanischen Fasern, die Zellen des Korks, der trockenen Perikarpe, des Peristoms u. v. a. sterben früh, auch wenn sie noch von lebenden Zellen umgeben sind; die Wurzelhaare gehen oft schon wenige Tage nach ihrer Entstehung „physiologisch“ zugrunde. Der herbstliche Laubfall, die Bildung des Kernholzes und der Borke führen zum physiologischen Tod sehr vieler Zellen, die erst wenige Monate oder Jahre alt sind. In den Mycelplatten

der Schimmelpilze sind die mittleren Teile tot, nur die Randzonen bestehen aus lebenden Zellen.

Sehr langlebige Elemente finden wir im Markstrahlgewebe der Holzgewächse: die Jahresringe der Bäume gestatten durch Abzählung der Jahreszonen das Alter der im Holz liegenden überlebenden Anteile zu ermitteln; bei der Buche u. a. sterben die meisten Markstrahlzellen meist im Alter von ungefähr fünfzig Jahren; doch sind selbst in hundertjährigem Markstrahlgewebe noch lebende Zellen gefunden worden.

Daß einzelne Teile des Protoplasmaleibes absterben, ist im normalen Leben vegetativer Zellen keine seltene Erscheinung. Beispiele liefern begeißelte Zellen, die zur ruhenden Lebensweise übergehen und dabei ihre Geißeln opfern. Bei der Produktion von Fortpflanzungszellen tritt der Fall außerordentlich häufig ein, daß ansehnliche Teile des Cytoplasmas, ja sogar Cytoplasma nebst Kernen von der weiteren Verwendung ausgeschlossen werden und degenerieren (vgl. den Artikel Fortpflanzung der „Gewächse", in dem zahlreiche Beispiele hierfür beschrieben sind). Der Nukleolus kann sich dabei als erheblich widerstandsfähiger erweisen als die anderen Bestandteile des Zellkerns.

Bei der Kopulation der Spirogyren sehen wir die Chromatophoren der männlichen Gameten in der jungen Zygote zugrunde gehen.

Die oft wiederholte Meinung, daß die Siebröhren kernlose, aber lebendes Cytoplasma enthaltende Elemente seien, ist nach Schmidts Untersuchungen nicht zutreffend.

E. Küster.

Zelle und Zellteilung.

Zoologisch.

Einleitung.

Wenn man Stücke von Tierkörpern mit geeigneten Flüssigkeiten, äußerst stark verdünnten Säuren z. B., behandelt, so gelingt es meist, sie in eine große Menge sehr kleiner Körperchen, deren Durchmesser selten Bruchteile von Millimetern übersteigt, aufzulösen, von sehr mannigfaltiger Gestalt, bald kugelig, bald prismatisch, Säulen oder Plättchen, oft mit einem oder vielen verzweigten Ausläufern besetzt, die ausnahmsweise auch größere Längen (mehrere Millimeter, an Neuronen mehrere Meter) erreichen können (vgl. Fig. 1). Jedes dieser Körperchen besteht

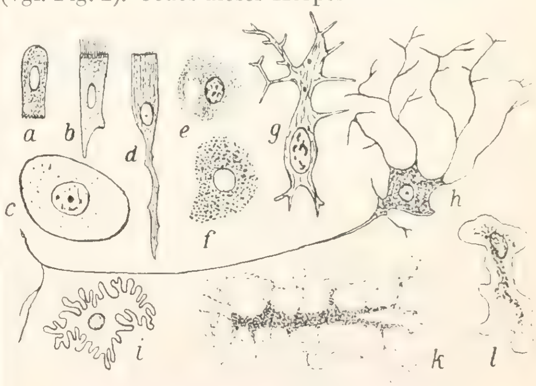


Fig. 1. Zellformen bei vielzelligen Tieren. a, b, d Epithelzellen vom Kaninchen im Profil, c Spermatogonie vom Lachs, e, f Lymphocyten vom Mensch (f granulierte „Mastzelle"), g Bindegewebszelle vom Salamander, h Ganglienzelle (Neuron) vom Mensch, i Epithelzelle aus der Niere des Meerschweinchens, Flächenansicht, (seltenere Form), k Chromatophore (Pigmentzelle) vom Salamander, l Riesenwanderzelle vom Mensch (amöboide Bewegungsform).

aus einer durchsichtigen oder granulierten Substanz und enthält ein Bläschen im Innern — soviel zeigt schwache Vergrößerung,

meist schon am Lebenden. Wir nennen das Bläschen Zellkern, das übrige den Zellleib. Stärkere mikroskopische Objektive lassen am ersteren mindestens noch ein „Kernkörperchen“ hervortreten; am Zellleib aber wechselnde Erscheinungen, je nach gewählter Zellenart. Wir erkennen oft kleinere und kleinste Bläschen, eins bis viele, stets rund, flüssigkeitsgefüllt oder Konkremente enthaltend („Vakuolen“); sehr häufig sind feinste Körnchen, „Granula“, oft ein beträchtlicher Bruchteil des Ganzen; Fäden, „Fibrillen“, finden sich daneben, isoliert oder netzartig verbunden. Die Oberfläche kann mit wohlabgegrenzten Hüllschichten bedeckt sein: „Cuticula“ im weitesten Sinne, oder ist wohl besetzt mit feinen beweglichen Härchen: „Cilien“. Alle, oder viele, von diesen Bildungen hat man lange Zeit wegen des nicht ständigen Vorkommens unter der Bezeichnung „alloplasmatisch“ (oder dgl.) in einen Gegensatz zur übrigen Substanz des Zelleibes gebracht, welcher allein der Charakter einer lebenden Materie beigelegt wurde („Protoplasma“). Doch hat sich immer mehr gezeigt, daß erst das Zusammenarbeiten vieler dieser Teile den Begriff „Leben“ ausmacht, und es schwer zu bestimmen ist, was zu dem dafür Notwendigen gehört, was nicht. Deshalb wird unter dem Namen „Cytoplasma“ (Protoplasma, „Plasma“) jetzt von den meisten der ganze Zelleib zusammengefaßt. — Nur mit einem „Organell“ (wir sehen also ab von Fremd- und Nahrungskörpern, die auch vorkommen) macht man hierin eine Ausnahme: dem Cytocentrum. Obgleich in der Regel erst mit komplizierten präparativen Methoden gefunden, von winzigster Kleinheit, und meist an wechselnder Stelle inmitten des Cytoplasma gelegen, zeigt es diesem gegenüber ebenso wie der Kern hohe Selbständigkeit, und wird daher als dritter Hauptkonstituent gewöhnlich neben sie gestellt. Allen drei kommt es nämlich zu, daß ein jedes nur durch Teilung von seinesgleichen vermehrt wird, also nie eigentlich neu entsteht, sondern sich fortpflanzt — doch kennen wir Ausnahmen für das Cytocentrum.

Ganz ähnliche Körperchen, wie sie so den Organismus der höheren Tiere zusammensetzen, finden wir isoliert als selbständige Lebewesen in dem Tierkreis der Protozoen (Einzelligen). Sehr viele von diesen repräsentieren den Zelltypus sogar in einfachster Ausbildung. Andere freilich zeigen anscheinend höhere Komplikation des Baues (vgl. Fig. 2). Deshalb, und weil sie zu allen Verrichtungen eines freien Organismus befähigt sind, die bei den „Körperzellen“ durch „Arbeitsteilung“ auf viele verteilt sind, wird die Gleichsetzung mit diesen von manchen beanstandet. Aber die neuere Forschung hat immer mehr erkennen lassen, daß jene Komplikation nur durch Häufung und Vermannigfaltigung der gewöhnlichen Mittel der Zelle: Vakuole, Granulum, Fibrille — erreicht wird, die hier, schärfer ausgeprägt und auffälliger arbeitend, nur mehr ins Auge springen. Auch chemische und physiologische

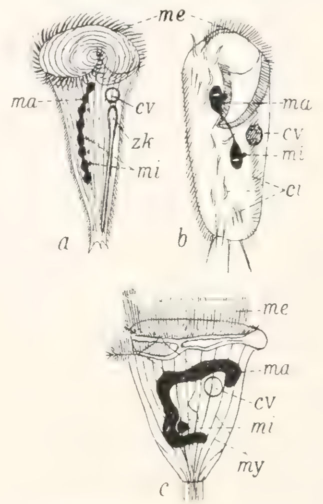


Fig. 2. Infusorientypen: a Stentor polymorphus, b Stylonychia mytilus, c Carchesium polypinum (schematisiert nach Lang), ma Makronucleus, mi Mikronucleus, cv Kontraktile Vakuole, zk zuführender Kanal, me Membranellen, ci Cirren, my Myoneme.

Analyse hat ganz vorwiegend Uebereinstimmung bisher ergeben, und weder Stoffzusammensetzung noch Art der Reizbeantwortung legt uns nahe, den Körperzellen in ihrer Allgemeinheit geringere Potenzen zuzuschreiben — wenn auch ihr normales Leben deren weniger ausbilden sollte. Wir werden also die Protozoen in unsere Betrachtung einbeziehen können; und die größere und breitere Variabilität ihrer Teile, vor allem auch ihres Cytocentrums, werden uns öfter ein willkommenes Licht auf das daran Wesentliche werfen.

Wenn demnach Zellen freilebende Geschöpfe sein können, so liegt es nahe, die anderen Tiere, die „Metazoen“, als Kolonien oder Staaten von solchen aufzufassen. So wäre neben die morphologische Wertung der Zellen als „Bausteine“ die physiologische zu setzen, die „Elementarorganismen“ in ihnen sieht.

Freilich sind beide Anschauungen bis in ihre Einzelheiten hinein immer wieder vereinzelt zurückweisender Kritik begegnet. Es ist ja zunächst richtig, es gibt im Körper der meisten höheren Tiere auch größere einheitliche Plasmabezirke, die viele Kerne

enthalten; sie entstehen durch deren Vermehrung mittels normaler Zweiteilung des Kerns ohne folgende Zellteilung („Plasmodien"), oder auch durch Verschmelzung getrennter Zellen („Syncytien"). Da es nun unter Umständen möglich ist, in der Entwickelung eines Embryos Zellteilung eine Zeitlang hintanzuhalten, während doch gleichzeitig die einzelnen Bezirke der ungegliederten Protoplasmamasse die Charaktere annehmen können, die den Zellen derselben Körperstellen im Normalen eigen sind; so hat man die Zellengliederung des Metazoenkörpers für etwas sekundär Entstandenes erklärt: nicht durch Häufung von Protozoenzellen (infolge der allmählichen Teilung einer solchen) sei er historisch geworden, sondern durch Wachstum einer einzigen, deren Leib und Kern beim Größerwerden in Abteilungen zerfiel, unvergleichbar die Einzelnen dem Protozoenkörper als Ganzes. So wären die Körperzellen nicht Organismen zu nennen, noch Bausteine. Auch seien sie nicht die einzigen Konstituenten des Körpers und Träger des Lebens. Denn die Grundsubstanz der Bindegewebsformen (vgl. den Artikel „Gewebe"), an Masse der Summe der Zellen eines Tierkörpers oft bedeutend überlegen, könne selbständig Fasern in sich erzeugen, diese aber weiterwachsen und sich teilen ohne Zellmitwirkung, so daß auch solchem Komplex Leben zugeschrieben werden müsse. — Schließlich wird die Unselbständigkeit der Zellen im Körper, deren Nahrungsaufnahme z. B. vom Einfluß der Nerven abhängt, gegen ihre Beurteilung als Organismus geltend gemacht — wie denn auch bei „Regenerationen" zerstörter Teile die Vermehrungsrichtung und Umbildung der Zellen durch Rücksicht auf das Ganze geleitet würde.

Diese Argumente dürften kaum eine Revision unserer Anschauungen begründen. Zunächst entstehen alle Tiere gewöhnlich aus einem Ei, einer Zellform, wie sie fast identisch bei den Befruchtungsvorgängen der Protozoen vorkommt, also relativ primitiven Charakters; und durch dessen fortgesetzte Teilung wird daraus zunächst ein völlig aus getrennten Zellen aufgebauter Embryo. Gerade in niederen Metazoengruppen bestehen auch die erwachsenen Tiere ganz oder fast ganz aus solchen: Interzellularsubstanzen überwuchern nur bei den größeren, starker Stützung bedürftigen Tierformen (vor allem der Wirbeltiere). Syncytienbildung ist in erster Linie bei Embryonen höherer Gruppen häufiger. Sehr vielfach sind aber nur die Zellgrenzen undeutlich, und Isolationsmethoden gelingt ihr Nachweis. Man darf dabei auch nicht vergessen, daß diese Grenzflächen bei Atmung und Abscheidung wahrscheinlich als aktive Organe fungieren, und die Erhaltung einer bestimmten Größenbeziehung zwischen Cytoplasma- und Oberflächenentfaltung (und damit Zellgliederung) im allgemeinen folglich notwendig ist. Wo dagegen plasmodiale Verbände dauernd bestehen, betrifft es die höchstentwickelten, nur bei höheren Tieren überhaupt vertretenen Gewebe (quergestreifte Muskeln), und die funktionsnotwendige Ausbildung langer Fibrillen darin lassen uns sekundären Wegfall der Zellgliederung als unvermeidlich und evident erscheinen. Bindesubstanz entsteht im Embryo zunächst nur als Produkt von Zellen, die ersten Fasern in deren Leib, spätere ihnen nahe: wenn Zellen nicht die einzigen Bausteine sind, so sind sie sicher die einzigen Baumeister im Körper. Läuft wirklich der Faservermehrungsprozeß an zellfreien Stellen weiter, so ist zu erwägen, daß erst das Zusammentreffen einer Reihe von Fähigkeiten (Stoffwechsel, Beweglichkeit, Reizbarkeit usw.) den Begriff „Leben" begründet; Spaltungsvermögen allein seine Anwendung nicht fordert noch erlaubt. Gerade die neuere Zeit aber schließlich hat uns die Selbständigkeit der Zellorganismen in der Möglichkeit, isolierte Zellen in Nährflüssigkeit am Leben zu erhalten („Explantation"), und in den freien Wanderungen der Lymphzellen sowie mancher embryonalen (namentlich bei Würmern) demonstriert.

Doch der Charakter der Zelle als Elementarorganismus wurde auch von ganz anderer Richtung her angetastet. Denn manche Forscher halten sie selbst für ein Aggregat kleinster Lebewesen, die teils als eine Art komplizierter Molekülgruppen mit den wesentlichen Lebenseigenschaften (Micellen) oder als unsichtbare Mikroorganismen (Pangene, Biophoren) aufgefaßt, teils in den sichtbaren Granulis erkannt wurden (Bioblasten, Protomeren).

Hier ist bündige Widerlegung nicht möglich. Nur fehlt es ganz an Beobachtungen und Experimenten, auf die eine dieser Lehren sich stützen könnte. Insbesondere sind an den lebenden Granulis ganz abgesehen von anderen Lebensvorgängen nicht einmal Bewegungsphänomene — die leichtkontrollierbarsten — nachgewiesen; wir können vielmehr mit Bestimmtheit zeigen, daß auch bei solchen die Zelle sich stets als ein Ganzes verhält. Und andererseits erklären alle diese Annahmen nichts, sie verlegen nur das Rätsel an andere Stelle.

Ueberhaupt haben wir gerade angefangen, durch die überraschende Entwickelung der physikalischen Chemie so viele Eigenschaften der Zelle verstehen zu lernen, unter Voraussetzung ihrer Einheit als arbeitendes System, daß dadurch

dieser Prämisse eine starke Stütze verliehen wurde. Stoffwechsel erhält das Leben, chemische Umsetzungen liefern der Zelle die Energie, die für Bewegung usw. verbraucht wird, ein chemisches System mit leicht und immer neu gestörtem Gleichgewicht liegt vor. Die Ordnung, die bestimmte und doch umregulierbare Richtung des Ablaufes ist das Rätselhafteste immer gewesen, da keine mechanische Organisation trotz vieler Bemühung und Hilfshypothesen gefunden werden konnte, die wie in der Maschine das Getriebe regelte. Da haben wir nun gelernt, wie in den Oberflächenerscheinungen mehrphasiger und so kleindimensionaler Systeme wahre Riesenkräfte, z. B. osmotischer, elektrischer Natur, zur Verfügung gelangen, und wie durch solche Mittel die chemischen Vorgänge, und alle von diesen Energiequellen gespeisten, räumlich und zeitlich geordnet werden können. Eine chemische Organisation scheint uns möglich, und erklärt ungeahnt vieles an den vitalen Geschehnissen. Ehe diese Wege zu Ende verfolgt sind, wäre es irrationell, die Lebensgeheimnisse den kleineren Gebilden zuzuschieben.

Ob freilich alles an der Zelle sich physikochemisch auflösen lassen wird, darüber ist jetzt keine Aussage möglich.

I. Cytoplasma.

1. Baustoffe und daraus erklärbare Eigenschaften des „Plasmas". Das Cytoplasma hat die Eigenschaft eines kolloiden Systems mit mehr oder minder festen und flüssigen Phasen, abgesehen von etwa vorhandenen Strukturteilen. Chemisch gesprochen kennen wir nur wenige der Stoffe, die es zusammensetzen. Und für diese wenigen ist Bindungsart und Verteilung noch unbekannt. Die Labilität der wichtigsten darunter, und die große Rolle der Adsorption an solchen Kolloidteilchen bringt Unmöglichkeit der Reindarstellung mit sich. Daher sind nur chemische Gruppen als solche zu erkennen und zu messen, bisher. Aber deren chemischer, noch mehr der physikalische Charakter, erläutert uns trotzdem schon vieles an den Eigenschaften des Cytoplasmas.

1a) Eiweißkörper (Wahlvermögen, Membranbildung).

α) Die Eiweißstoffe haben einen, wohl sehr wechselnden, aber stets überwiegenden Anteil. Die eigentlichen genuinen Eiweiße oder Proteine sind allerdings wenig vertreten. Sie finden sich zwar in den Körperflüssigkeiten, welche die meisten Zellen umspülen, dringen aber wohl in der Regel nicht in erheblicher Menge in diese ein. Globuline nur kommen in besonderen Zellarten, vielleicht als Reservestoffe vor.

Proteide, d. h. Verbindungen solcher Proteinstoffe mit anderen Gruppen, bilden die Hauptmasse. Fast alle enthalten Phosphor; sie werden deshalb als Phosphoproteide bezeichnet. Die Leichtigkeit, mit der sich Phosphorsäuremoleküle als solche abspalten lassen, spricht dafür, daß einfache salzartige Bindung zwischen ihr und Eiweiß vorliegt. Einigermaßen genauer erforscht sind auch hier nur Substanzen, die von Zellen als Reserve- und Nährstoffe in größerer Menge hervorgebracht werden, wie die Caseine der Milch z. B. und Vitelline des Dotters, dazu allenfalls das Myosin aus quergestreiften Muskeln, also einem aberranten Syncytialtypus. In normalen Zellen erkennen wir sie nur an ihren Spaltprodukten; und es ist daher sehr möglich, daß sie hier nicht isoliert enthalten sind, sondern in komplizierteren Molekülen stecken, die, wie manche annehmen, sogar alle bekannten chemischen Baustoffe in sich zusammenschließen könnten („Riesenmoleküle", Biogenmoleküle). Doch ist diese extreme Anschauung nicht allzu wahrscheinlich. — Von einigen Forschern ist „Plastin" als Haupteiweiß des Plasmas bezeichnet worden: es bedeutet das für uns kaum mehr als ein Name (vgl. bei „Kern" II 1). Glykoproteide, Verbindungen von Protein und Glykosamin, einem Kohlehydrat, sind im Schleim als Mucin enthalten, und somit in den Zellen, die ihn liefern — ob in anderen, ist ganz fraglich.

β) Alle Eiweißkörper sind aus Aminosäuren zusammengesetzt, von denen ungefähr 16 bekannt sind. Und zwar enthalten die meisten Proteine fast alle diese Konstituenten zusammen; und viele davon sind mehrfach in einem Molekül vertreten. So ergibt die Kombination eine ungeheure Anzahl möglicher Verbindungen. Wahrscheinlich haben wir hierin die wichtigste Vorbedingung dafür gefunden, daß die Zelltypen eines Tierkörpers chemisch verschieden zusammengesetzte Leiber haben können, wie sich aus ihrer Zerlegung ergibt; und daß weiter die gleichen Zellenarten bei verschidenen Species sich häufig hierin unterscheiden, wofür der Ausdruck „spezifisches" oder „Artplasma" geprägt wurde. Freilich nicht alle Zellen dieser Arten verhalten sich so: es hat sich z. B. für einen Eiweißkörper aus der Linse bei recht weit voneinanderstehenden Säugetieren Gleichheit ergeben.

γ) Die Aminosäuren stellen Körper von dem Typus $NH_2 - R - CO_2H$ dar: eine Kohlenwasserstoffkette (z. B. $CH_3 - CH_2 - CH_3$) [hier als R = Radikal bezeichnet] von wechselnder Länge (zum Teil einen Benzolring noch einschließend) ist mit einem (oder 2) Molekülen Ammoniak und einem der Kohlensäure vereinigt; Schwefel tritt nur bei einer noch hinzu. Ihre Bindung aneinander geschieht im allgemeinen nach dem Schema:

$$NH_2 - R - CO - NH - R - CO - NH - R - CO_2H.$$

Nun sind die Aminosäuren selbst amphotere Elektrolyte, und können Säure (an NH_2 resp. NH_3O) und Alkalien (an CO_2H) binden. Durch ihre Verkettungsart zum Eiweiß werden, wie man sieht, an den mitt-

leren Gliedern je beide Gruppen abgesättigt, an den äußersten bleibt hier die eine, dort die andere frei. Ist die Bindungsart nicht so linear, können mehr Gruppen sauren oder basischen Charakters übrig sein, das ganze sauer oder basisch reagieren. Jedenfalls haben aber auch dann alle Eiweiße die Fähigkeit der Neutralisation nach beiden Richtungen.

Das ist wahrscheinlich von höchster Bedeutung. Die Körperflüssigkeiten sind, wie genaueste elektrochemische Messung jetzt ergeben hat (mit Ausnahme von Darmsäften u. dgl.) alle neutral, und in Niere und anderem sind eine ganze Reihe Regulationsvorrichtungen zur Erhaltung dieser Reaktion bekannt. Wenn wir bedenken, wie sehr eine auftretende Säuretönung z. B. die Wirksamkeit der Fermente oder den Zustand der Kolloide (s. u.) beeinflußt, so ist die häufige Notwendigkeit rascher Unschädlichmachung durch Bindung auch in der Zelle kaum zu bezweifeln. Und hier möchte dies den Eiweißkörpern zufallen.

δ) Andererseits bringt deren vielseitige Reaktionsfähigkeit die charakteristische Vergiftbarkeit des Cytoplasmas mit sich. Besonders Schwermetalle hängen sich leicht und fest an das Eiweißmolekül (die Fixierungsmethoden machen davon Gebrauch), und stören damit den normalen Ablauf des Stoffwechsels. Doch liegt in derselben Eigenschaft des Eiweißes, in Verbindung mit der lockeren Anfügung der Kettenglieder aneinander, auch ein Heilmittel begründet. Denn Zerfall des Ganzen mit Restitution aus den Gliedern unter Opferung und Ausstoßung derer, die befallen wurden, kann das Getriebe erhalten. Und wenn Ehrlichs Theorie Recht behält, wonach solche ausgestoßenen „Seitenketten" auch im Blut zum Abfangen von Giften dienen, so träte die Bedeutung der chemischen Konstitution des Eiweißes ins hellste Licht.

ε) Von physikalischen Eigenschaften ist die Fähigkeit allmählicher Quellung im Wasser wichtig. Gegenüber Widerständen kann dabei ein ziemlich bedeutender Druck (Quellungsdruck) entwickelt werden. In geeigneter Anordnung führt sie schließlich zur Bildung einer kolloidalen Lösung (Sol); durch H_2O-Entzug kann daraus wieder der Ausgangskörper hervorgehen. Eine Zwischenstufe ist der sogenannte Gelzustand. Entsteht er nun aus einem Sol durch Verminderung der Löslichkeit, etwa bei Temperaturerniedrigung z. B., so findet häufig Entmischung statt: eine neue Phasenbildung kommt dadurch zustande, daß Lösungsmittel und kolloidale Phase sich nicht ganz trennen, sondern jedes vom anderen soviel gelöst behält, wie es der betreffenden (z. B.) Temperatur entspricht. Je nach der Anfangskonzentration des Sols kann die festere Phase ein Fadenwerk oder Gerüst in der anderen bilden, oder diese als Wabenwerk einschließen (Hardy). Solche Systeme können fest oder flüssig sein; und die geringste Wegnahme einer der beiden Substanzen kann plötzlichen Umschlag in den anderen Aggregatzustand bewirken. — Alles dies, besonders auch das Schwanken zwischen fest und flüssig, sind gewöhnliche Erscheinungen im Leib der Zelle.

Als Mittel zum H_2O-Entzug am Lebenden kommen Salze in Betracht. Während sie durch Ansichnehmen eines Teils des Lösungsmittels (nach dem Verteilungssatz, oder öfter wohl komplizierterer Gesetzlichkeit) ein Gel schrumpfen lassen, seinen Druck so mindern — bringen sie wohl ein Sol zu reversibler Fällung. Doch dies letzte nur bei in der Zelle nicht gegebenen Konzentrationen: hier werden sie nur genügen als Antagonisten der Säuren und Laugen den Quellungsgrad und Quellungswechsel zu regeln.

Diese beiden Stoffgruppen wirken nämlich jede für sich lösungsfördernd. Wenn eine von ihnen sich an Eiweiß bindet (s. o.), entstehen stärker dissoziierbare Körper (Acidalbumine oder Alkalialbuminate), und deren Ionen kommt eine stärkere Wasseransaugung zu (Pauli). So wird Wasseraufnahme in die Zelle eingeleitet, osmotische Drucke verändert — alles leicht umkehrbar durch neue Umsetzung, wie Salzzutritt sie schaffen kann. Die elektrische Ladung der Ionen ihrerseits kann inzwischen neue Vorgänge verursachen usw.

ζ) Die bedeutsamste Folge des physikalischen Zustandes ist aber Membranbildungsfähigkeit.

Alle gelösten Stoffe werden in der Oberfläche der Lösung konzentrierter angehäuft, wenn sie die Spannung dieser Oberfläche verkleinern (Gibbs). Im Gegensatz etwa zu Salzen, trifft dies für Eiweißkörper zu. Da sie nun außerdem sehr leicht denaturiert werden (unlöslich gemacht und chemisch geändert), so genügt die Berührung mit einer die Oberfläche bedeckenden Flüssigkeit wie Wasser oder mit Luft schon, um eine feste Haut (wie auf Milch), bei kleindimensionalen Gebilden von unmeßbarer Dicke (0,6 $\mu\mu$ z. B. = 0,000006 mm), entstehen zu lassen. Diese „Kolloidmembranen" sind von biologisch wichtiger Eigenart. Sie hemmen die Diffusion von Stoffen, die durch das Gel sich noch ausbreiten können, zeigen also nicht die gleiche Lösungsfähigkeit wie dieses. Wenn sie sich mit anderen Stoffen, die sich in ihnen lösen, imprägnieren, wird damit ihre Durchlässigkeit bedeutend geändert, zum Teil, indem sie derjenigen des imprägnierenden Stoffes sich annähert. Sie sind selbst nicht resp. schwer löslich; können aber bei Aenderung ihrer chemischen Natur oder der ihrer Umgebung wieder

löslich werden in dieser (Zangger). Indem sie (wasserdurchlässig) oft bei Salzen nur deren einem Ion gegenüber den Durchtritt weigern, entstehen Potentialdifferenzen an ihnen, die sie zum Sitz elektrostatischer Kräfte machen können. Diese Membranpolarisationen können schon durch eine dünne Säure oder Lauge (H+ oder OH−) umgedreht werden, und damit die Permeabilität wieder geändert. Das alles sind Eigenschaften, die uns an der Zelle lange in Staunen gesetzt haben. Es ist damit, wie ich glaube, einerseits der Erklärung entgegengeführt die Wahlfähigkeit der Zelloberfläche, welche dieselben Stoffe bald eindringen läßt, bald zurückweist, ein Vermögen, das die Tätigkeit der Drüsen- und Nierenzellen, welche aus dem Blut bestimmte Substanzen sammeln, erst verständlich macht; andererseits die Eigenschaft jedes kleinsten abgerissenen Plasmateils, seinen dadurch neu geschaffenen Oberflächenabschnitt so zu ändern, daß z. B. Inhaltsflüssigkeiten (etwa gefärbte) nicht hinausdringen können („Plasmahaut"). Auch Tropfen (Vakuolen) im Innern des Zelleibes werden von einer solchen Haut umhüllt, in ihnen und im Plasma nicht löslich, sonst könnte sie nicht bestehen; und doch kann man ihre Auflösung in demselben Plasma immer wieder beobachten, sobald Verschwinden des Inhalts, Verfärbung oder dgl., eine chemische Aenderung angezeigt hat. So mögen im Plasma Prozesse automatisch umgrenzt oder beendigt werden, und ein Nebeneinanderbestehen vieler in engem Raum läßt sich begreifen.

1 b) Salze (Plasmahaut). *α*) Die Existenz einer unsichtbaren Plasmahaut an der Oberfläche vieler Zellen ist nach verbreiteter Annahme besonders zwingend durch die Analyse der Salzwirkungen bewiesen. Wir finden als Aschenbestandteile stets Natrium, Kalium, Calcium, Magnesium, seltener Eisen u. a.; in den Körpersäften als Salze der Schwefel-, Kohlen-, Salz- und (nicht überall) Phosphorsäure: als solche müssen sie auch in den Zellen vorhanden sein. Nun zeigt sich aber in darauf kontrollierbaren Fällen, daß die einzelnen dort nicht immer mit denselben Prozentzahlen vertreten sind, wie in dem umspülenden Blut. Zum Beispiel sind Muskeln viel reicher an K, ärmer an Na, wie dieses. Rote Blutkörper des Kaninchens weichen im Gehalt an K und Na von denen des Hundes und des Schafes weit ab, obwohl die Blutsera hierin gleich sind. Man hat zwar solches auf eine feste Bindung der Salze in der Zelle mit Eiweiß geschoben. Diese mag auch gewiß vorkommen; aber durch Bestimmung der inneren elektrischen Leitfähigkeit ist an Blutkörpern der Nachweis ihrer Anwesenheit in freiem Zustand gelungen. So muß eine abschließende, semipermeable Oberflächenschicht angenommen werden. Direkt ließ sich in der Tat deren Impermeabilität für Kalilauge am Seeigelei durch dessen vorhergehende Färbung mit einer Farbe, deren Ton durch Laugen geändert wird, zeigen (Warburg).

Allerdings wurde nicht beachtet, daß Muskeln, Eier und Blutkörper sehr vom Normaltyp der Zellen abweichende Gebilde sind und daß an den ersten beiden, weniger sicher auch an den dritten, eine Haut von größerer Dicke, eine sogenannte „Membran" (s. unter I 2e) gesehen werden kann. Diese könnte eine besondere Schutzeinrichtung für die abnorme Salzverteilung darstellen; andere Zellen für alle Salze durchlässig sein.

Dies scheint mir auch für viele zuzutreffen. Die lösende Wirkung auf Kernbestandteile (s. unter II 1e) von seiten mancher Salze zeigt klar ihr Eindringen. Aber vielfach muß auch dann mindestens etwas da sein, was dies Eindringen verlangsamt. Das hat sich doch aus Versuchen über Plasmolyse, vor allem von Hamburger, ergeben. In hypertonischen Lösungen schrumpfen viele Zellen, Knorpelzellen, eingekapselte Amöben z. B. — das wäre aus der Salzwirkung auf die Eiweißquellung (s. o.) allenfalls ableitbar. Wenn aber ein Gemisch von weißen und roten Blutkörperchen prozentual um dieselbe Quote sich verkleinert, wie rote Blutkörper allein, so kann diese Gleichheit nur durch osmotische Kräfte (die H_2O aus den Zellen saugen, weil das Salz nicht durch Eindringen das Gleichgewicht herstellen kann) erklärt werden. Noch eindrucksvoller sind weitere Versuche mit hypotonischer Lösung, in der die Zellen quellen und manchmal platzen: an Spermien (Samenzellen) z. B. hebt sich dabei erkennbar eine Oberflächenhaut von dem festen Skelett (s. I 2c *γ*) ab, indem der schwellende, augenscheinlich flüssige Körper sie wohl davon losreißt (vgl. Fig. 3).

β) Zugleich mit der Oberflächenschicht lernen wir nun weiter dadurch ein Mittel kennen, genauer den Salzgehalt und weiter den osmotischen Druck im Zellinnern zu messen. Denn bei den geringen Drucken kolloidaler Lösungen wird der letzte ganz von dem vorhandenen Salzquantum abhängen. Augenscheinlich muß dieses prozentualisch an Gesamtmolengehalt dem Blut gleich sein — sonst würde es durch Wasserbewegung gleich werden. Das Blutserum enthält nun bei Seetieren etwa 3,6% Salze wie das Meerwasser; und entfaltet Drucke von 28 Atmosphären an semipermeablen Membranen. Es wäre auch anders nicht gut möglich, denn das Blutserum dieser Tiere wird aus Meerwasser bereitet. Ebenso

reich an freien Salzen muß der Zellinhalt bei ihnen sein. — Süßwasser- und Landbewohner haben viel weniger Salz in Blut und Zellen, schwankend etwa zwischen $\frac{1}{2}$ und 1% (mit Drucken von 8 Atmosphären im letzten Fall). D a ß auch sie davon besitzen, weist ihm aber eine funktionelle Bedeutung über Druckausgleich hinaus zu.



a b c

Fig. 3. Spermienköpfe von Coronella. a normal, b bis d in verschiedenen Quellungsgraden, wobei die Existenz einer festeren Oberflächenschicht und die mechanische Wirksamkeit der beiden Spiralfäden („Längs-" und „Spiralfaden") zugleich deutlich werden. Nach Koltzoff. Aus Gurwitsch, Histologie.

Das Zustandekommen des Salzgehalts beruht zunächst auf der Vermehrung der Zellen durch einfache Teilung: die neuen Zellen bringen so ihren Vorrat mit. Aber diese Zellen wachsen beträchtlich unter Flüssigkeitsaufnahme; um prozentual derselbe zu bleiben, muß der Gehalt dauernd und stark vermehrt werden. Daraus scheint sich mir nun zwingend ein Wechsel in Durchlässigkeit für die Oberflächenhaut resp. -schicht zu ergeben, wie bei Kolloidmembranen leicht verständlich ist (s. o.). Bei Blutkörpern ist z. B. schon sicher, daß sie Traubenzucker bei höherer Konzentration im Blut als der normalen einlassen, während sie ihn bei letzterer zurückweisen (Rona).

γ) Durch die Entdeckung der mehr minder permeablen Plasmahäute wird eine Hauptfunktion der Salze klar. Jede Abspaltung solcher von Seitenketten, jede Ionisation eines freien erhöht den Binnendruck, und Wasser wird in die Zelle gesaugt, das permeationsfähige Substanzen hereinbefördern kann. Jede Zunahme eines impermeierenden Salzes außen entnimmt der Zelle Wasser und erhöht damit die Konzentration und den Druck ebensolcher Stoffe im Innern. Diese zwei beliebigen Beispiele mögen genügen zu zeigen, daß ungleich raschere und anders gerichtete Stoffbewegungen wie durch Diffusion so entstehen müssen, von größter Bedeutung für Ernährung und Abscheidung. — Von vielen, noch nicht ganz klaren weiteren Verrichtungen seien Wachstum genannt — viele Tiere (Nematoden, Acanthocephalen, Rotatorien, Appendicularien z. B.) vermehren ihre Zellen nach der Embryonalperiode nicht mehr, wachsen aber bedeutend durch deren Vergrößerung unter H_2O-Aufnahme, wie es bei anderen (Fröschen) wenigstens für bestimmte Entwickelungsstrecken bekannt ist —; und Frostschutz durch die beträchtliche Herabsetzung des Gefrierpunktes, unterstützt durch engumschließende Cuticulae: biologisch für Süßwassertiere eine unerläßliche Existenzvorbedingung.

δ) Dazu kommen nun die Leistungen der einzelnen Salze. Die Unvertretbarkeit des einen durch das andere machen dies gewiß. Sie sind etwa in denselben Relationen wie im Meerwasser vorhanden — z. B. auf 100 Moleküle Kochsalz 7,8 $MgCl_2$, 3,8 $MgSO_4$, 3,2 KCl und 2,3 $CaCl_2$ (van't Hoff). Diese Verhältniszahlen werden in der Regel annähernd festgehalten. Entfernung, ja schon Verminderung eines davon schädigt die Zellen meist schwer, läßt Zelldifferenzierung und Wachstum im Embryo abnorm sich gestalten (Herbst), führt selbst zum Tode — ein neues Indicium für ihr Eindringen übrigens — während allmähliche starke Veränderung des absoluten Salzgehaltes der Umgebung von vielen, auch Einzelligen gut vertragen wird. Im einzelnen ist die verderbliche Wirkung des Na bekannt (Loeb), das Cilien z. B. geradezu verflüssigt (Lillie), eine Wirkung, die durch Zusatz von K (oder dgl.) aufgehoben werden kann (Loeb). Chlorarmut beeinflußt die Ganglienzellen ungünstig, bringt Lähmung und Tod (z. B. bei Kaninchen, v. Wyß, Grünwald). Der Muskel braucht Ca zur normalen Arbeit; ein Stoff, der andererseits als Kolloidverfestiger und für das Aneinanderhaften der Furchungszellen von Bedeutung ist (vgl. auch den Artikel „Entwickelungsmechanik der Tiere"). Die Art der Wirkung ist in allen Fällen noch nicht sicher, nur Hypothesen sind darüber aufgestellt.

1c) Wasser. Alle bisher geschilderten Eigenschaften des Cytoplasmas sind nicht denkbar ohne Wasser. Es ist das einzige flüssige Lösungsmittel in der Zelle; als solches für die lebende Substanz ebenso unentbehrlich wie Eiweiß und Salze. Stets bildet es einen sehr beträchtlichen Teil der Gesamtmasse, vielfach wohl bis zu 80 bis 90%, dementsprechend ist das spezifische Gewicht mindestens von freibeweglichen Zellenarten wenig größer als 1. Es kann die Menge

zwar experimentell bedeutend vermindert werden; und nach unserem Sprachgebrauch dürfen wir nicht sagen, daß dann das Leben erlischt. Aber jede Lebensfunktion verschwindet damit — es wird das Leben sozusagen ein potentielles. Völlige Austrocknung vernichtet dann sofort die Möglichkeit des „Wiederauflebens" (man hat daraus übrigens auf chemische Bindung für einen Teil geschlossen). — Die Bedeutung des Wassers im System ist mit „Eiweiß" und „Salzen" z. T. schon erörtert. Auch die Stoffwechsel- und elektrischen Vorgänge bedürfen seiner. Für das Auge sichtbar wird sie bei den Strömungserscheinungen im Zelleib der weißen Blutkörper und vieler Protozoen (s. I 2 e). Sie machen den vielfach (nicht immer) flüssigen Charakter des Cytoplasmas deutlich; ebenso läßt er sich aus der Abrundung jeden beliebigen Flüssigkeitstropfens darin folgern.

1d) Lipoide. Eine Stoffgruppe, deren Rolle im Plasma sicher zum Teil in der Begünstigung mehrphasischer Systeme besteht, da ihren Gliedern keine absolute, meist sogar eine sehr geringe Löslichkeit in Wasser zukommt. Nur biologisch, nicht chemisch, bilden sie eine einheitliche Gruppe (charakterisiert durch Löslichkeit in Aether, Alkohol, Chloroform usw.). Es gehören dahin vor allem ein einwertiger Alkohol, als chemisches Individuum mit Sicherheit isolierbar: das Cholesterin, vielleicht in allen Zellen, in Prozentzahlen von 7,4 der Trockensubstanz z. B. in weißen Blutkörpern, 15,2 im Gehirn (Balken), 0,23 Muskel (Windaus). Dann die Phosphatide, stickstoff- und phosphorsäurehaltig, im Gegensatz zum vorigen in H_2O einigermaßen löslich, und zwar kolloidal, eine vielgestaltige Gruppe, unter denen Lecithin, das bekannteste, selbst noch einen Sammelnamen für viele Abstufungen darstellt, — so viele, daß ihm der artliche Sondercharakter der Tierzellen mit zugeschrieben werden konnte (Bang). Auch diese haben Prozentzahlen von 14% der Trockensubstanz in weißen Blutkörpern z. B.; sie sind mit Sicherheit außer in Blutzellen im Gehirn (große Mengen), Eiern, Muskeln, Drüsen nachgewiesen, wahrscheinlich vielfach durch nahe verwandte Gruppen (Sphingomyelin z. B.) vertreten. Cerebroside (N-haltig, doch P-frei), Fette gehören hierher. Und schließlich, in sehr vielen Zellen, namentlich höherer Wirbeltiere, Lipochrome, gefärbte Körnchen, in denen wahrscheinlich ein Lipoid an Eiweiße gebunden vorliegt.

Im allgemeinen ist die Bindungsart und Verteilung dieser Stoffe im Zellindividuum nirgends sicher bekannt. Einen Fingerzeig geben die sogenannten Myelinfiguren (Virchow), die wahrscheinlich aus ihnen ihre Entstehung nehmen. Bei postmortaler Aufbewahrung oder in pathologischen Prozessen (Verfettung) findet man stark lichtbrechende Gebilde etwa von Lipoidlöslichkeit, in Lauge unlöslich (also kein Fett), die wie Lecithin mit Wasser zu voluminösen gewundenen Würstchen aufquellen. Sie sollen sich teils aus Cholesterin, teils Lecithin hervorbilden (Aschoff). Ihre Lagerung macht es nun wahrscheinlich, daß sie genetisch mit Körnchen im Plasma (Liposomen; in Muskeln: Sarkosomen, s. auch unter I 2 c „Mitochondrien") in Zusammenhang stehen. Da diese aber wohl alle in Aether unlöslich sind, muß auf Existenz komplexer Moleküle, aus Lipoiden und Proteiden zusammengesetzt, geschlossen werden.

Auch die Betrachtung der Plasmahaut bestätigt dies. Löslichkeitsprüfung einer großen Zahl von Farben (und Narkotika) in Lipoiden und Vergleich mit der Durchlässigkeit der Zelloberfläche für dieselben Farbstoffe, ergab Uebereinstimmung in weitaus den meisten Fällen Eindringen nur der lipoidlöslichen (Overton), so daß die Oberflächenschicht als reine Lipoidhaut eine Zeitlang betrachtet wurde. Aber es haben sich dann ein paar lipoidunlösliche Farben gefunden, die gleichwohl in die Zelle hinein können (Ruhland, Robertson). Dazu sind deren gewöhnliche Nahrungsmittel im gleichen Falle. Und deshalb wird jetzt Lipoideinlagerung in Proteinmembranen meist angenommen: entweder ein Mosaik aus beiden oder eine Bindung, deren Lockerung dann die erwähnten Durchlässigkeitsänderungen (zum Teil! s. o.) bedingen würde.

1e) Vorräte an Nahrungsstoffen finden sich häufig. Fast stets Glykogen, die Speicherform der Kohlehydrate in allen Zellen — nur bei Ganglien fehlt es meist. Fetttropfen in allen Größen sind überall nicht selten, wenigstens bald nach reichlicher Fettaufnahme des Tieres. Eiweiß kann begreiflicherweise inmitten der Zellproteide nur nachgewiesen werden, wenn es kristallinische Form angenommen — was hier sehr selten ist.

Alle diese Stoffe sind wahrscheinlich von der Zelle selbst aufgebaut resp. umgebaut. Sicher ist dies für die Kohlehydrate, die im Blut nur in ihrer leichtlöslichen Wanderform, als Zucker, an die Zellen gebracht werden! Auch Fett ist in den Körpersäften häufig nur zerlegt nachweisbar. So müssen die Zellen also auch die zum Aufbau nötigen Vorstufen der Nahrungsstoffe mindestens zeitweise enthalten. Für die Eiweißsynthese kämen Aminosäuren oder Polypeptide in erster Linie in Frage. Wenn es richtig ist, daß die Zellarten des Körpers untereinander abweichende Proteide besitzen, so ist ja deren Erzeugung in der Zelle selbst so gut wie sicher.

1f) Fermente. In der Tat sind in ihr die Werkzeuge vorhanden, mit denen im Darm die Zerlegung der Nahrungsmittel bewirkt wird, die Enzyme (Fermente). Sie haben, das steht

fest, ebenso die Befähigung, umgekehrt aus den Spaltprodukten dieselben Nahrungsstoffe wieder aufzubauen; zu beidem wäre damit die Zelle imstande. — Es sind eine große Anzahl von ihnen in Zellen gefunden, am meisten allerdings in denen, die Fermente für den Darm in Menge bereiten, wo man ihr Entstehen verfolgen kann (s. u. I 2c „Granula"). In anderen erkennt man sie aus ihrer Wirkung; und weiß so, daß der Zelle oft für den gleichen Zweck, z. B. Eiweißlösung mehrere, in verschiedener Weise angreifende, Arten zukommen, also eine große Zahl wohl im ganzen. Auch hierin scheint kaum eine Species der anderen gleich. Bei Protozoen ist wenigstens eine trypsinähnliche „Amöboprotease" (Mouton) ebenfalls schon isoliert worden, und einige in ihrer Funktion verfolgt. — Diese ist allgemein die eines Katalysators, eine Reaktionsbeschleunigers, der selbst dabei nicht verbraucht wird. So mag es sein, daß nur minimale Mengen des einzelnen in der Zelle vorhanden sind, und Neubildung nur in geringem Umfang nötig. Denn die Zelle verlassen werden diese Körper als Kolloide (viele sicher, z. B. Pepsin; vielleicht sämtliche) nicht können. Ihre chemische Konstitution ist für alle noch unbekannt. Hinsichtlich ihres Systems verweise ich auf den Artikel „Enzyme der Pflanzen"; ferner für die tierischen Fermente auf die Artikel „Darm", „Pankreas", „Speichel" und „Verdauung".

2. Sichtbare Strukturen und deren physiologische Bedeutung. 2a) Strukturbild am Lebenden, Wirkung der Fixierung. α) Das lebende Cytoplasma stellt, wo es körnchenarm ist, in der Regel eine durchsichtige, nur leicht milchig getrübte Masse dar, wenig stärker lichtbrechend also wie das umgebende Wasser, von zäher Konsistenz; leicht zu zerschneiden: weich, fast flüssig; schwer zu zerreißen: große Kohärenz der Teilchen. Bei starken Vergrößerungen sieht man oft feine Körnchen, Granula, von stärkerer Brechung darin. Außerdem fast stets eine feinste Punktierung. Andere Zellen enthalten Körnchenmassen häufig in solcher Menge, daß der Körper undurchsichtig und in auffallendem Licht weißglänzend wird. Diese lassen meist eine Zone an der Oberfläche frei, wodurch ein Gegensatz zwischen Körnerplasma und Hyaloplasma entsteht. — Manchmal finden sich solche Granula wie auf Fäden gereiht. Und oft treten in hyalinen oder leicht körnigen Stellen ziemlich derbe, stärker brechende, geschlängelte, glatte Fäden hervor (Chondriom), die in rundlichen Zellen den Kern locker gelagert umgeben können (Fig. 4), in gestreckten meist der längsten Achse parallel eingestreut sind. Dazwischen aber zeigt sich auch in diesen Fällen gewöhnlich die genannte undeutliche „Punktierung"; seltener nur scheint die Grundmasse stellenweise homogen, und fast nur an Protozoenleibern tritt im Leben sicher nachweisbar eine Durchsetzung mit winzigen Alveolen (1 μ Durchmesser), eine „Schaumstruktur", an die Stelle (Fig. 7). Ob die Punktierung ähnliches in kleinerem Maßstab bedeutet, oder sehr kleine Granula, oder schließlich ein Fädchengeflecht, kann Lebendbeobachtung wegen zu geringer Lichtbrechungsdifferenzen der Teilchen meist nicht entscheiden.

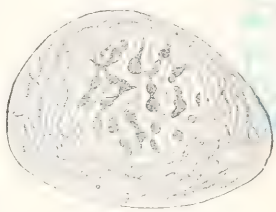


Fig. 4. Lebende Knorpelzelle der Salamanderlarve, mit Chondriokonten (Filarsubstanz, Mitom) im Plasma, und Netzknoten sowie dazwischengestreuten Oxychromiolen im Kern. Nach Flemming. Aus O. Hertwig.

β) Deshalb wurden konservierte Präparate vorwiegend studiert, an denen Fällung eines Teiles der Inhaltssubstanzen die Lichtbrechungsgegensätze bedeutend vergrößert hat. Freilich wird dabei der Gesamtbrechungsabstand der Zelle von den wässerigen Einschlußmedien zu groß für mikroskopische Beobachtung, so daß deren Ersatz durch selbst stärker brechende Durchtränkungsmittel notwendig wird; womit dann viel von dem gewonnenen Vorteil verloren geht. Doch kann elektive Färbung einzelner Teile neue Differenzen von demselben Nutzen an die Stelle setzen. Dieser aber wird durch die Möglichkeit erhöht, feine Schnitte zu machen und so eine völlig planparallele Schicht — die günstigsten Bedingungen für durchfallendes Licht — zu gewinnen.

Nicht leicht ist es, die Anordnung der Teilchen beim Töten der Zelle zu erhalten: eine gute Fixierung zu erzielen, wie man sagt. Es ist nötig, die Eiweißstoffe völlig zu koagulieren, um ihren Zerfall und spätere Herauslösung durch die Präparationsflüssigkeiten zu verhindern. Ueberführung aller in Gelzustand durch irreversible Reaktionen wäre das geeignetste. Aber was Unlösbarkeit erzielt, wie Hitze, Alkohol, bringt meist Ausflockung mit sich, also künstliche Körnelung; oder führt zu nachträglicher Schrumpfung der Gele; oder aber entmischt beim Gelatinieren, so daß Vakuolisierung zustande kommt. Man hat jedoch in Metalloxyden (die als Salze z. T. verwendet werden) Mittel gefunden, deren rasch entstehende Verbindungen mit den meisten Proteinstoffen der Zelle günstigere Koagulationsformen haben (Sublimat, Platinchlorid, Osmiumsäure). Und zwar wirkt am konservierendsten im allgemeinen die Osmiumsäure, deren Proteinverbindungen selbst noch gelöst bleiben, und erst allmählich (durch Alkohol oder dgl.) ihre Löslichkeit verlieren. Weil aber keines der genannten Fixierungsmittel alle fraglichen Stoffe in geeignete Formen überführt, pflegt man Mischungen zu verwenden (in denen neben den Metallen organische Säuren,

Chromsäure und deren Salze, Pikrinsäure, Essigsäure an erster Stelle stehen). So hat man es erreicht, das Strukturbild des Lebenden vielfach treu zu erhalten, wie Vergleich ergibt, wo er möglich ist. Freilich ist ein Hinzukommen von Körnchen und (größeren) Vakuolen oft nicht ganz zu vermeiden; und jedenfalls kann nur das lebende Bild dann den Ausschlag geben. Doch hat sich im allgemeinen gezeigt, daß Fixierungsmittel in der Zelle vielfach dieselben Stoffe nicht körnig niederschlagen, die sie in vitro derartig ausfällen: die Viskosität der dicken Kolloidsole mag einerseits durch mechanische Erschwerung das Zusammenballen der erstarrenden kleinsten Teilchen hindern — und zum anderen sind ja die Proteine in der Zelle nicht isoliert, sondern in Bindung enthalten.

Die Untersuchung des Fixierten hat zur Entdeckung einiger sonst unsichtbarer spezifischer Strukturen geführt, allerdings erst durch Anwendung besonderer Tinktionsmethoden. Die allgemeinen „Plasmafarbstoffe" (s. darüber „Kernfärbung" II 1d) sind nur für detailliertestes Studium einiger granulierter Zellarten, vor allen Wanderzellen, von wirklichem Wert gewesen. Beizenfärbung und Imprägnierung kommt hier in Betracht. Beide beruhen wahrscheinlich stets auf adsorptiver Bindung — einer Beize, oder bei der zweiten eines Salzes, das mit Metallen (Silber) gefärbte Niederschläge gibt — lediglich an einen Zellbestandteil; und der Heftung der darauffolgenden Farbe (z. B. Hämatoxylin beim „Eisenlack"verfahren) resp. des in der Zelle erzeugten Niederschlags (etwa Chromsilber) allein an das adsorbierende Element, das so gefärbt im Ungefärbten hervortritt. Indessen sind schon hier durch „Vitalfärbung" fast gleichwertige Erfolge erzielt worden — durch in die lebende oder „überlebende" Zelle dringende und dort ebenfalls nur bestimmte Teile heraushebende Farbstoffe (z. B. Neutralrot, Bismarckbraun); in gewissem Sinne gehört Methylenblau ebenfalls hierher.

Auch das Studium fixierter Zellen konnte die Strukturfrage nicht entscheiden. Abgesehen von der Auffindung noch anderer Granulaarten und Fibrillen konnte man nun an Stelle der „Punktierung" deutlich ein feines, unregelmäßiges Netzwerk sehen (Fig. 5), dessen Fäden meist mit eingesprengten feinsten Körnchen, „Cytomikrosomen", besetzt sind, manchmal in mehreren Reihen.

II.

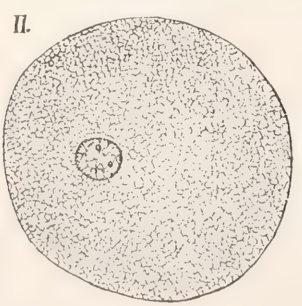


Fig. 5. Seeigel-Ei im fixierten Zustand, das plasmatische Netzwerk zeigend. Nach R. Hertwig. Aus Gurwitsch, Histologie.

Da die Netze in ihrer Maschenweite bei verschiedenen Fixierungen (selten bei allen!) unter Umständen konstant waren, Andeutungen im Leben hier und da erblickt werden konnten, gilt ihre Präformation vielen für sicher. Die Mikrosomen sind hierin unkontrollierbar; sie könnten wohl durch die Koagulation erzeugt sein, da körnige Fällung ja auch in Gelen häufig stattfindet. Für mindestens so fest wie ein solches müssen aber die Fäden, wenn lebend vorhanden, gehalten werden, da sie in einer Flüssigkeit — wie es das Umgebende nach Strömung u. dgl. offenbar ist — sonst nicht bestehen dürften, sondern in Tröpfchen zerfallen müßten. Als Gerüst aus festen Fäden wurden und werden sie noch von vielen beurteilt.

Aber dies kann nicht zutreffen. Es sind die Maschen vielfach so eng, daß, wie man geschätzt hat, allein an die Oberfläche eines Bruchteile vom Millimeter messenden Eies ihrer etwa 400000 ansetzen würden. Ein so dichtes Maschenwerk müßte, bei denkbar weichster Konsistenz, eine sehr große Starrheit mit sich bringen. Legt man aber solche Eier auf eine Wasserfläche, so kann man sie unter Umständen sich zur dünnen Haut darauf ausbreiten sehen, wie einen Oeltropfen (Froschfurchungszellen, Rhumbler). Aus dotterhaltigen Eiern werden durch Zentrifugieren die Dotterplättchen auf eine Seite geschleudert, und das Netzwerk zeigt sich dann zerstört resp. fehlt lokal; aber nach einiger Zeit kommt es von neuem zum Vorschein (Gurwitsch). Wenn auch nicht für alle Zellen, so ist dadurch doch für einige mit deutlichstem Maschenwerk dessen Labilität und ein ziemlich leichtflüssiger Charakter bewiesen. Deshalb bedürfen wir für die Netzbilder einer anderen Erklärung.

2b) Schaumstruktur (Vakuolen). Das Studium von lebenden Protozoenzellen hat Bütschli zu der schon genannten Auffassung solcher Netzbilder als optischen Durchschnitt von mikroskopischen Flüssigkeitsschäumen geführt. Wenn in einer Emulsion es der suspendierten Tröpfchen so viele werden, daß zwischen ihnen nur noch dünnste Wände der umschließenden Flüssigkeit übrig bleiben, müssen, so schloß er, die Tröpfchen sich polygonal gegeneinander abplatten und Wabenform annehmen wie die Luftblasen im Seifenschaume. Modellversuche gaben ihm recht. Tröpfchen von fettsäurereichem Oel ließen sich nach Durchmischung mit pulverisierter Pottasche durch Wasser rasch in Flüssigkeitsschäume umwandeln: die Kalisalze bilden mit Fettsäure und dem herandiffundierenden Wasser je ein Seifetröpfchen; das Oel umschließt diese bei richtiger Dosierung nur noch mit dünnen Wänden. Nimmt man mehr Oel, so erhält

das Ganze Emulsionscharakter. Dies, und Beobachtung des Ineinanderplatzens von Waben zeigt die Richtigkeit der Beurteilung als „Schaum". Außerdem stimmen alle Eigenschaften mit den physikalischen Anforderungen dafür überein: Zusammenstoßen von stets je 3 Wabenwänden in einer Kante und von je 4 Kanten zu einem Knotenpunkt (die Winkelgröße kann wegen Kleinheit der Waben, auch im Plasma, nicht bestimmt werden); Kanten und Knoten verdickt, notwendige Folge des Abrundungsbestrebens der kleinen flüssigen Dodekaeder (oder Polyeder); unter der Oberfläche des Ganzen und um jeden eingeschlossenen (z. B. Wasser-) Tropfen eine Lage von Waben mit senkrecht zu der Fläche stehenden Zwischenwänden (vgl. Fig. 6), eine „Alveolarschicht".

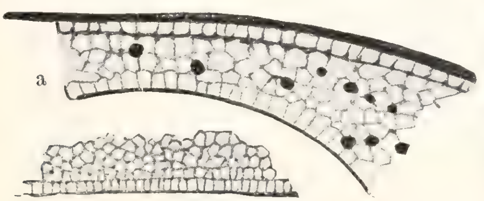


Fig. 6. Wabenstrukturen mit Alveolarsäumen an den freien Oberflächen. a von einer lebenden Vorticelle, b von einem künstlichen Öl-Wasser-Schaum. Vergrößerung 1250. Nach Bütschli. Aus Gurwitsch, Histologie.

Genau dieselben Eigenschaften sind nun im netzigen Cytoplasma verkörpert, nichts fehlt davon. Vielmehr kommen noch andere Gleichheiten dazu. Ein Zug, z. B. Ausziehen zum Faden, dehnt die Waben, richtet die Längswände parallel zur Achse des Fadens, wie man es an Pseudopodien von niederen Protozoen direkt beobachten kann. Strömungen zeigten sich am Modell, bis zu einer Dauer von 6 Tagen sich erneuernd, Folgen lokaler Spannungsänderung durch Verdunsten oder dgl., aber doch die Vereinbarkeit leichter Beweglichkeit der Substanz mit der Schaumstruktur erweisend — also gerade das, was der Gerüsthypothese abgeht. Ins Oel gebrachte Körnchen werden alle in die Knotenpunkte verlagert, genau wie die Mikrosomen stets liegen. Kurz, die Uebereinstimmung ist eine so vollkommene, daß man geneigt sein wird, die Netzbilder des Zelleibs als Schäume aus zwei nicht oder wenig mischbaren Flüssigkeiten zu deuten, deren stärker lichtbrechende, das „Hyaloplasma", die Wabenwände, das „Enchylem" den Inhalt ausmacht. Lipoidgehalt nur im Hyaloplasma kann die Unmischbarkeit bedingen, oder auch Entstehung des Schaumes als Phasenbildung in kolloider Lösung sie erklären (s. o. I 1 a ε). — Deutliche Spuren solcher Struktur sind denn auch vielfach beim Lebenden in Gestalt von Alveolarsäumen (-schichten) zu finden und auch die Waben selbst werden an günstigen Objekten (Epithelien, Eier) lokal erkannt, ganz abgesehen von Protozoen (Fig. 7). Wo ihre Weite freilich am Konservierten ein Höchstmaß von $1\frac{1}{2}\,\mu$ ($\mu = \frac{\text{mm}}{1000}$) übersteigt, liegen Fixierungsentmischungen vor (vielfach als Waben beschrieben) oder kleine Vakuolen, deren Inhalt weggelöst ist.

Es bedeutet aber eine große Stärke der Theorie, daß sich Vakuolenentstehung, überhaupt jeder Wechsel der Struktur, leicht aus ihr erklärt. Vergrößerung benachbarter Waben durch Flüssigkeitsaufnahme wird deren Zusammenplatzen zur Folge haben, eine entsprechend stärkere Plasmahaut (Tonoplast) sich darum bilden — ein Vorgang, den die pulsierende Vakuole der Süßwasserprotozoen uns am deutlichsten vorführt (vgl. Fig. 2 pv). Heranwachsen von Granulis im Hyaloplasma kann in diesem neue Sekretvakuolen schaffen, die natürlich selbst Wabenform erhalten und sich später vereinigen können. Und auch aus homogenem oder granuliertem Plasma wird unter Umständen rasch, durch Entmischen oder Bildung unmischbarer Tropfen infolge von Lösung der Granula, ein Wabenwerk werden. Denn das darf nicht vergessen werden, daß wahrscheinlich diese drei Formen — wabig, granuliert, homogen — nebeneinander zu Recht bestehen.

2c) Granula, Mitom. α) Granula allgemein (Sekretion). Zwei Arten sind zu unterscheiden: Prosekretgranula, Vorstufen der Sekrete in Drüsenzellen (von Darm, Niere, Haut); und sonst weit verbreitete Formen von unbekannten Funktionen.

I. Die ersten füllen den Leib der meist zylindrischen Epithelzellen (vgl. den Artikel „Gewebe") manchmal ganz, sind aber häufiger in dem sogenannten distalen Abschnitt, d. h. zwischen Kern und sezernierender Fläche, zusammengedrängt und lassen den „basalen" frei. Jedes Korn liegt in einer Vakuole; zwischen diesen stehen nur dünne Wände (selbst manchmal entschieden feinschaumig gebaut). Jüngere Körner, stärker lichtbrechend, kleiner, und die schwerer im Leben sichtbaren reiferen liegen oft untermischt, doch die letzten im allgemeinen mehr distal. Sie sind vielfach schwächer färbbar wie die jüngeren (Fig. 8), wenn auch nicht immer, noch bei Anwendung

jeder Farbe. — Die Sekretbildung erfolgt zum Teil nach allmählicher Ausstoßung der distalsten Körner erst im Drüsenlumen; oder die Umwandlung beginnt in der Zelle, wobei Zusammenschmelzen oder Lösen der Granula gewöhnlich ist. Es kann dann ein

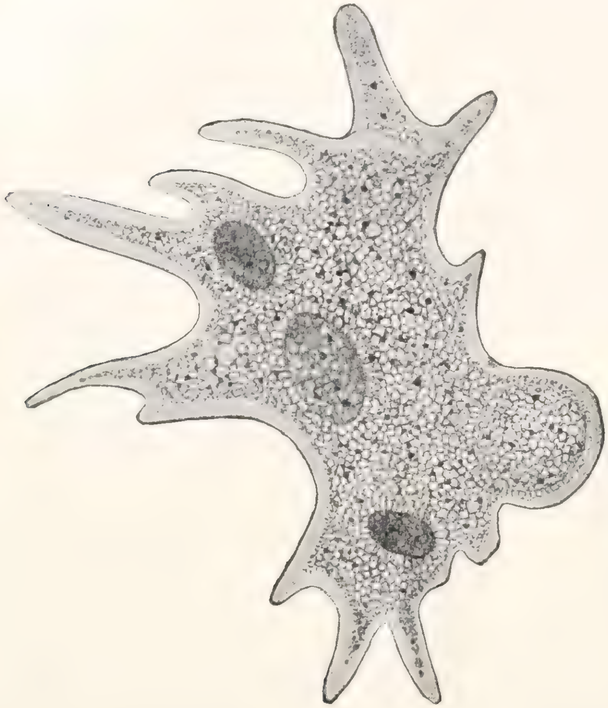


Fig. 7. Wabenstruktur im Endoplasma von Amoeba vespertilio, nach dem Leben. Alveolarsäume um eingeschlossene Nahrungskörper. Nach Doflein. Aus Gurwitsch, Histologie.

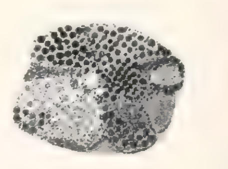


Fig. 8. Speicheldrüsenzellen vom Kätzchen (Schnitt durch Parotis) mit Sekret-Granula in allen Entwicklungsstufen; die hellen am reifsten, zwischen ihnen Cytomikrosomen. Nach Metzner.

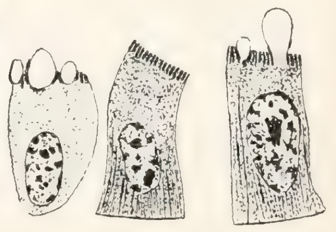


Fig. 9. Nierenzellen vom Flußkrebs (Antennendrüse, grüner Gangabschnitt). a ruhend, b in normaler, c verstärkter Sekretion. Zeigen Basalfilamente, Stäbchensaum, Durchtritt des Sekrets als Vakuolen durch letzteren. Original.

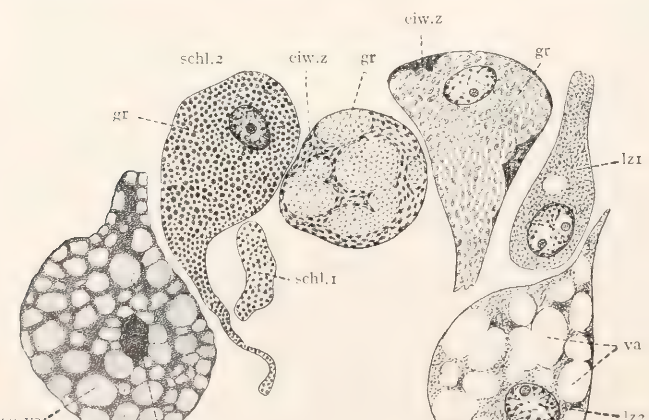


Fig. 10. Hautdrüsenzellen von Dendrocoelum lacteum (Strudelwurm) in verschiedenen Funktionsphasen. schl Schleimzellen, schl.1 junge, 2 voll Sekretgranula (gr), 3 diese zu Sekretvakuolen (se.va) verschmolzen (ke Kern, stark pseudochromatisch); eiw.z Eiweißzellen, gr deren Sekretgranula; lz sekretleere Zellen, lz2 kurz nach der Ausstoßung (va entleerte Vakuolen). Nach K. C. Schneider.

Sekret in Tropfen, augenscheinlich noch in Plasmahäute gehüllt, hinaustreten (Fig. 9), oder häufiger bilden sich ganze Ballen in der Zelle, so daß im Extrem einheitliche Sekretbecher entstehen können (sogenannte Becherzellen, vgl. Fig. 110). Die entleerten Zellen zeigen starke Lücken (Fig. 10) und fallen dann sehr zusammen. Es gibt aber auch Typen, bei denen sie ganz in das Sekret aufgehen (nekrobiotische, z. B. Talgdrüsen). Umgekehrt spielt sich im Protozoenleib der Vorgang an der Oberfläche ihrer Nahrungsvakuolen in viel beschei-

denerem, doch generell identischem Maßstab ab (Nierenstein).

Nach starker Sekretion verödete Drüsen zeigen nun am sichersten, daß solche Prosekrete aus glänzenden, kleinen Körnchen (Fig. 8), schon im Leben wegen ihrer starken Brechung leicht sichtbar, neu heranwachsen. Diese treten dann in Mengen auf, namentlich wenn künstliche Reizung zur Sekretion (Pilokarpin oder dgl.) hinzukommt. Andererseits verschwinden sie bei langer Ruhe, dann wohl alle in Prosekret verwandelt. Ob sie nun ihrerseits aus den kleinsten Cytomikrosomen (s. o.) hervorgehen, ist noch eine Streitfrage, die in die allgemeinere nach der Bedeutung aller Mikrogranula einmündet.

II. Bei sehr vielen, dem Anschein nach nicht sezernierenden Zellen sind nämlich auch Granula vertreten. In Reihen, zum Teil Parallelreihen, angeordnet sind sie oft in lebenden Epithelzellen, auch bei Embryonen, zu sehen und zu isolieren; für die meisten Lymphzellen ist ihre Anwesenheit so charakteristisch, daß man unter diesen streng geschiedene Kategorien je nach Beschaffenheit und Verteilung der Granula hat feststellen können; als gefärbte, sogenannte Pigmente, zeigen sie dieselbe Beschränkung einer Art auf je eine Zelle. Nicht wenige sind leicht löslich resp. Färbung des Resorbierten nur sichtbarer werden.) Aus solchen Daten wird aktive Beteiligung dieser Gebilde an der Fettsynthese (z. B.), überhaupt an dem „Aufbau" geschlossen. Und weil nicht immer alle Granula einer Reihe sich nachher mit Farbreagentien auf das Resorbierte gleichmäßig färben lassen, wird wohl auch Spezifizität verschiedener Arten in derselben Zelle angenommen (lipophere, siderophere). — Jedoch das Beobachtete stützt solche Schlüsse nicht genügend. Immer werden flüssige Stoffe dichtere Gebilde umfließen, wenn nur entschiedene Kohäsion besteht — nicht einmal Adsorption braucht tätig zu sein. Für eine Beteiligung der Granula an der vorhergehenden Fettsynthese (aus Seife und Glyzerin usw.) spricht hier gar nichts. Und ihre Dichtigkeits- resp. Verhärtungsunterschiede erklären das Haften der fraglichen Stoffe nur an einer Klasse von ihnen zur Genüge. — Ueber die wahre Bedeutung der Granula läßt sich daher nur mit einiger Bestimmtheit sagen: die Körnchen verschiedener Zellen (wenn nicht einer und derselben!) werden oft generell ganz verschiedene Gebilde sein. Es liegt kein Grund vor, Pigmentkörner, weil sie manchmal erst allmählich aus ungefärbten (?) entstehen sollen, für das gleiche zu halten, wie die jüngsten Vorstufen eines



Fig. 11. Stück aus einem Harnkanälchen der Maus überlebend beobachtet. Basalfilamente; in manchen Zellenpartien durch Granula verdeckt (oder ersetzt). Nach Heidenhain.

und nur durch bestimmte Fixierung zu erhalten, darin vielen der Sekretgranula gleich (z. B. Altmanns Granula Fig. 8: Kaliumbichromat + Osmium; über Mitochondrien s. u.). Ihnen ist nun ganz allgemein die Rolle von Elementarorganen (auch von Elementarorganismen! s. Einleitung) zugeschrieben worden. Denn nach Resorption von an derartige Epithelzellen z. B. herangebrachter Seifenlösung oder Eisensalzen, kann man das Fett resp. Fe mikrochemisch als Hüllen um die Granula nachweisen, ohne daß deren vorher beobachtete Ordnung dadurch eine Aenderung erlitten hätte (Arnold). Ebenso pflegen vitale Farben sich nur an die Körnchen zu heften. (Allerdings vermehrt sich deren Zahl in beiden Experimenten, indem in der Tiefe der Zelle kleinere allmählich auftauchen, bis alles gefüllt ist; aber es kann wohl sein, daß sie durch die andere Lichtbrechung Ferments! Endprodukte des Stoffwechsels werden viele gewiß darstellen, auch in nicht drüsigen Zellen. Aber auch nur zu behaupten, daß dieser allgemeine Charakter allen gebühre, würde voreilig sein.

β) Basalfilamente (Ergastoplasmen) werden vielfach in engsten Konnex mit Drüsengranulis gebracht. Sie finden sich auch nur in sezernierenden Drüsenzellen (Niere, Speicheldrüsen, Pankreas). Im Schnitt stellen sie parallele Stäbchen an der Zellbasis dar (vgl. Fig. 9 und 25). Da man sie aber bei Schnitten jeder Richtung als Stäbe trifft, scheinen es in Wahrheit eher Plättchen zu sein (Fig. 11). Es leiten diese Drüsenzellen einen mächtigen Strom von Wasser durch sich hindurch von der Basis her zur Sekretionsfläche hin: als Plasmawände zwischen Diffusionsstraßen wurden die Ergastoplasmen schon gedeutet. Andererseits wird ihnen Bildung der Granula zugeschoben,

in ihrer Substanz oder zwischen ihnen. In der Tat liegen solche oft an dieser Stelle; es wird sich aber nie mit morphologischen Mitteln bei so kleinen Gebilden feststellen lassen, wieweit die Substanz des einen an dem Aufbau des Neuentstehenden beteiligt ist. Häufiger wird Abgliederung der Granula von ihrem Distalende behauptet. Denn sie verschwinden mit diesen z. B. bei Abbindung der Durchblutung; und sollen während der Sekretionsphase normalerweise kürzer werden, auch manchmal dann (Pankreas) zu einem „Nebenkern" sich aufrollen. Zerfall in Granula ist an ähnlichen Stabformen in der Tat oft abgebildet worden. Es handelt sich aber dabei wohl meist nicht um richtige Basalfilamente, sondern um Mitochondrien.

γ) Mitochondrien (Chondriosomen, Plastosomen; das Chondriom). Fixierung mit Cr- und Os-haltigen Gemischen und Färbung durch sogenannte Lacke, besonders durch Eisenhämatoxylin sowie ein meist kurz nach Benda genanntes Doppellackverfahren, lassen in schwarzer resp. violetter Farbe Bildungen hervortreten, die bei anderer Fixation meist weggelöst sind, andere Farben sehr häufig nicht annehmen. Sie wurden



Fig. 12. Leukocyt vom Hühnchen, Chondriosomen gefärbt, als Körner und Stäbchen; viele um die Sphäre (mit Diplosom darin) angehäuft. Nach Mewes.

in allen Zellarten gefunden, in denen man bisher danach suchte, auch bei Protozoen (und Pflanzen). Es sind kleine Körner (also auch zu den Granula gehörig) (Fig. 12), seltener kurze Körnerfäden oder Chondriomiten (Fig. 13), am häufigsten wohl dickere, glatte, einheitliche Stäbchen und Fäden (Chondriokonten, Plastokonten) (Fig. 14). Sie machen die Zellteilung mit,

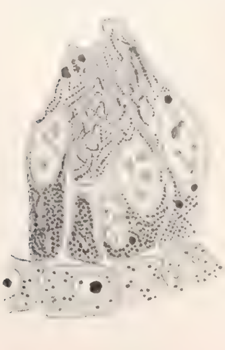


Fig. 13. Chondriosomen in Zellen eines jungen Embryo vom Meerschweinchen; oben Ektoderm, unten Entoderm. Nach Rubaschkin.

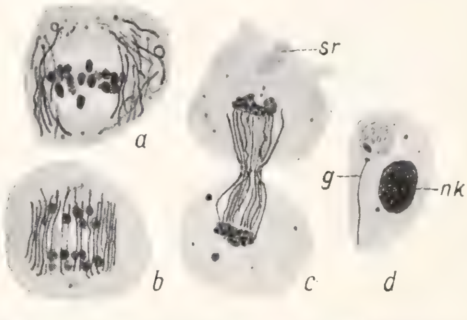


Fig. 14. Chondriosomen in männlichen Keimzellen von Blaps (Käfer). a, b, c Teilungsstadien der Spermatocyten I. Ordnung (sr Spindelrest); d Spermatide in Umbildung zum Spermium, Chondriosomen als Nebenkern (nk) (g Achsenfaden der zukünftigen Schwanzgeißel). Nach Duesberg.

indem sie um die Kernteilungsfigur gesammelt, dann zwischen die Neukerne in die Teilungsebene verlagert und bei Durchtrennung verteilt werden; nur langgestreckte Chondriokonten werden in seltenen Fällen dabei selbst durchschnürt (Fig. 14). Unter kürzeren sieht man zu anderen Zeiten hantelförmige, was als selbständige Vermehrung der Mitochondrien durch Teilung gedeutet wurde (— sie aber keineswegs beweist.) Sie würde nach Meinung mancher Forscher den Chondriosomen einen selbständigen Charakter beizulegen nötigen, da eine kontinuierliche Erhaltung der Chondriosomenindividuen durch die Zellgenerationen, wie etwa der Kerne, zu vermuten wäre. Es spricht aber ihre bei benachbarten Zellindividuen der gleichen Gewebe wechselnde und unregelmäßige Anordnung gegen einen Organcharakter. Von einer Gleichheit der Zahl kann keine Rede sein! Für ein Heranwachsen oder Verschmelzen der Körner — über das Zwischenstadium der Chondriomiten — zu den glatten Fäden (Chondriokonten) ist nichts beizubringen, obgleich doch irgendein genetischer Uebergang zwischen den letzten beiden Bildungen statthaben müßte. Verteilt bei Zellvermehrung werden auch Pigmentkörner und andere Endprodukte des Stoffwechsels; geteilt z. B. Geißeln und ähnliche im Zelleben transitorische Gebilde. — Viel wahrscheinlicher

ist es daher im ganzen, daß jene ein Glied des Stoffwechsels vor Augen bringen. Die im einzelnen unregelmäßige und doch häufig annähernd gleiche Verteilung über die Zellen eines Gewebes hin spricht dafür. Besonders aber kann ihre je nach Zellart wechselnde Menge und Verwendung für eine Abhängigkeit von der jeweiligen Zellbeanspruchung angeführt werden.

Man findet sie nämlich in Embryonalzellen (der Vertebraten zunächst) groß und zahlreich; ebenso aber bei Regeneration in den dadurch vermehrten Neuzellen ihrer viel mehr wie gewöhnlich (Romeis). In ruhenden Zelleibern, wie Urgeschlechtszellen, Regenerationszellen der Epithelien (Fig. 13) usw. sind sie dagegen meist als runde Granula vertreten. Bei späteren Generationen von Geschlechtszellen umgeben sie häufig die Sphäre zunächst. In Eiern stellen sie dort nicht selten einen dichten körneligen Komplex dar, der „Dotterkern" genannt wird (mit anderen ähnlichen Bildungen, s. III 3 und Artikel „Ei und Eibildung"); in der später sich zum Samenfaden streckenden „Spermatide" ballen sie sich oft, namentlich bei Arthropoden zu einem dunkel färbbaren sogenannten Mitochondrienkörper oder Nebenkern (auch dieser Ausdruck ein Sammelname für heterogenes!) zusammen, nachdem sie vorher sich (in seltenen Fällen) zu eigenartigen Ringen in ziemlich feststehender Anzahl zusammengelegt haben (Fig. 15). Doch gibt es auch Tiere, wo sie sich zeitweise um den Kern sammeln (Fig. 16).

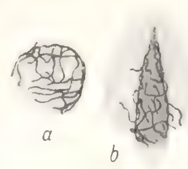


Fig. 16. Chondriosomen als Körbchen um den Kern bei Spermatocyte I (a) und Spermatide (b) vom kleinen Leberegel (Dicrocoelium lanceatum). In a nur der Kern dargestellt. Nach Dingler.



Fig. 17. Umbildungsstadien, von der Spermatide (a) bis zum fertigen Spermium (e), bei Mus musculus (Hausmaus). Die Chondriosomen lassen die Spiralhülle des Mittelstücks aus sich hervorgehen. Nach Benda. Aus Waldeyer.

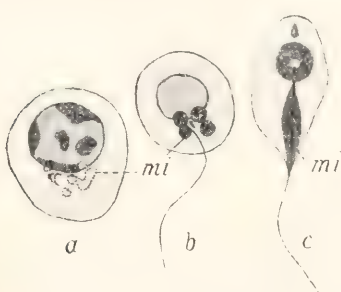


Fig. 15. Chondriosomen (mi) in ruhenden Spermatocyten (a) und Spermatiden (b, c) von Paludina (Schnecke). In c das „Mittelstück" bildend. Nach Mewes.

Eine mit Bestimmtheit erkennbare Beziehung zur Funktion läßt sich nur bei einigen von normaler Zellbetätigung abweichenden Typen konstatieren. Am sichersten ist wohl ihre Umbildung zu spiraligen und längsverlaufenden Fibrillen, die Mittelstück und zum Teil auch den Kopf der Spermien umgeben (Fig. 17); denn man kann diesen Vorgang an aberranten Typen im Leben verfolgen (Fig. 18). Ihre Bedeutung muß hier die von Skelettfibrillen



Fig. 18. Umbildung der Spermatide (a) zum Spermium (e) bei Dromia vulgaris (Krabbe) nach dem Lebenden: Entstehung von Spiralfäden aus Chondriosomen. Nach Koltzoff. Aus Gurwitsch Histologie.

sein (vgl. Fig. 3). Diese zeigen aber nun nach ihrer Vollendung eine hohe Resistenz gegen Flüssigkeiten, wie Essigsäure, welche die Mitochondrien zur Lösung bringen, und werden erst von kochenden Mineralsäuren

zum Teil angegriffen (Koltzoff). Sie sind daher m. E. nicht mehr als Mitochondrien anzusehen, sondern als Umwandlungs- resp. Endprodukte — in der Tat gelangt das Mittelstück, wenigstens bei Seeigeln, in irgendeine Zelle des Embryo und geht dort zugrunde.

Die Sonderart dieses Umbildungsproduktes könnte an sich aber eine andere Leistung glaublich machen, die dem Chondriom zugeschrieben wird: die Bildung der Bindegewebsfasern (Fig. 19a), durch Ausstoßung aus der Zelle und Verklebung. Es wären das immerhin funktionell den Skelettfibrillen etwa gleichwertige Gebilde; doch freilich Fasern mit ganz anderem Chemismus. Die Herleitung der in jeder Beziehung heterogenen Muskelfibrillen dagegen von Mitochondrien, (an sich weniger leicht beweisbar; und bis jetzt sehr fraglich, da nur ein Nebeneinander, kein sicherer Uebergang sich zeigt (vgl. Fig. 19c) und viele Chondriokonten die Fibrillenbildung überdauern); ebenso wie die Zurückführung von Wimperwurzeln, Neurofibrillen (s. u.) usw. auf sie, würde zwar, wenn richtig, die Wichtigkeit des Chondrioms sehr erhöhen, aber zugleich seine Einheitlichkeit noch entschiedener in Frage stellen. Denn gleiche Färbbarkeit könnte uns nicht veranlassen, Stoffe (oder Organellen) für identisch zu halten, die so tiefgreifend verschiedene Erzeugnisse liefern. Doch viel eher sind sie hier gar nicht die Bausteine, sondern vielmehr eine Substanz, die für gewöhnlich nur im allgemeinen Zellmetabolismus eine Rolle spielt.



Fig. 19. Entstehung von Kollagen (= Bindesubstanz-)fasern (in a) und quergestreiften Myofibrillen (in c) aus Chondriosomen beim Hühnchen. a Längsschnitt durch Sehne, b Myoblast, c Schnitt durch Herzmuskel (mi Chondriosomen, co Kollagen-[heller], fi Myofibrillen) a nach Mewes, b und c nach Duesberg.

δ) Binnennetze. Der Golgimethode (Imprägnation mit Silberchromat) verdanken wir die erste Kenntnis eines zunächst durch sie nur in Ganglienzellen, heute mittels Arsen- und Uransilberniederschlägen oder 8-tägiger Os-Behandlung (Kopsch) in weiter Verbreitung gefundenen Netzwerks, des Golgiapparates (apparato cellulare interno) (Fig. 20).

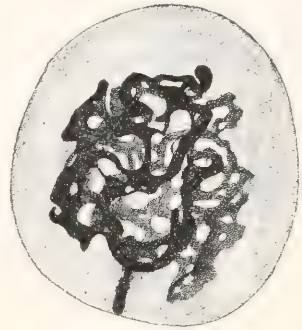


Fig. 20. Spinalganglienzelle vom Kaninchen, nach Golgi imprägniert (Binnennetz). Nach E. Holmgren. Aus K. C. Schneider.

Vielleicht fehlt er keiner Zellart höherer Tiere. Er umgibt mit geschlossenen Maschen bei manchen Zellen (Neurone, Knorpel z. T., höhere Hautschicht der Säugetiere) den Kern; meistens nur das Cytocentrum (als sog. Centrophormien), indem er dessen Hülle, die „Sphäre“, dicht einschließen kann. Bei Samenbildungszellen scheint eine dichte Kapsel darum aus ihnen werden zu können, speziell in Spermatiden eine andere Art „Nebenkern“ (s. Mitochondrien). — Manchmal zeigt der Apparat frei vorstehende Enden und Zerfall in Körnchen ohne Formaufgabe (Fig. 21). Hier und da soll er durch

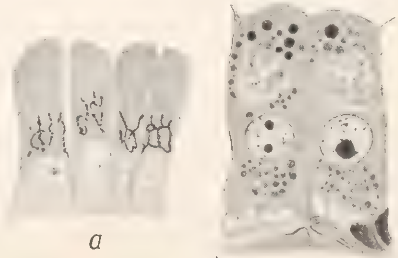


Fig. 21. Golgi-Binnennetz, in a gefärbt (Osmium), in b ungefärbt. a Zellen aus d. Prostata vom Hund, b aus Schweißdrüse vom Mensch. In beiden Sekretgranula daneben. Nach von Bergen.

Stäbchen ersetzt sein, die nach ähnlicher, — doch nicht gleicher — Färbbarkeit dafür

angesprochen wurden (Arthropoden, Weigl). Bei mehreren Zellarten der Säuger war er nie in allen Zellen eines Gewebes entwickelt: meist wird er nirgends vermißt. Während der Zellteilung verhält er sich ähnlich den Mitochondrien, nachdem er vor Beginn stets in Körner oder Schleifen zerfallen ist (Fig. 22). — Seine Bedeutung ist ganz



Fig. 22. Golgi-Netze in den Zellen der Descemetschen Membran aus dem Auge einer neugeborenen Katze. d eine Zelle im Diasterstadium der Teilung (schwarz die Stücke des Netzes); e Binnennetze, f Kerne. Die Zellgrenzen der ruhenden Zellen sind nur teilweise eingetragen. Nach Deineka.

dunkel. Da er ungefärbt, in Fällen, wo er dann überhaupt gefunden wird, wie ein helles Lakunensystem aussieht (Fig. 21b), kann er wohl mit den sogenannten Trophospongien gleich gesetzt werden, die für Nahrung zuführende Kanäle zeitweise gehalten wurden. Beim Golgifizieren stehen sie bei Ganglien oft mit der Oberfläche der Zelle in Verbindung. Doch sind diese scheinbaren Einfuhrschächte wohl Fasern des umgebenden Gliagewebes, die oft eine Strecke weit in den Ganglienkörper hineinreichen (Fig. 23) und durch den umhüllenden Silbernieder-

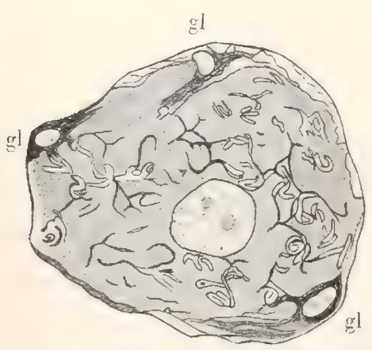


Fig. 23. Holmgrens Trophospongien in einer Spinalganglienzelle von der Katze. gl Gliazellen (Trophocyten). Nach E. Holmgren.

schlag mit dem Golginetz, wo sie es berühren, zu einer Scheineinheit verbunden werden. Es darf aber nicht übergangen werden, daß E. Holmgren das Netz selbst für ein Fortsatzgeflecht der Außenzellen hält und diese deshalb „Trophocyten" genannt hat.

ε) Vergleichung. Die bisher hier durchgeführte scharfe Scheidung der meisten dieser Gebilde gerät nun aber ins Wanken, wenn wir hören, daß den Darstellungsmethoden fast allen Spezifität völlig abgeht. Nur die Silberimprägnierung beschränkt sich auf die Färbung der Binnennetze. Mit der Altmannschen Granulamethode, der Os-Methode von Kopsch, der Bendaschen und dem Eisenlack ist es gleichmäßig (unter Umständen, nicht immer) möglich, Sekretgranula, Chondriom, Basalfilamente und Binnennetze zu tingieren. Der Schluß liegt nahe, es möchten schließlich alle nur Erscheinungsformen derselben Sache sein. In hohem Grade spricht dafür die Existenz von Uebergängen jeder Art, wie dies aus unserer Darstellung schon hervorgeht. Bei vielen Insekten z. B. ist es gar nicht möglich, zu sagen, ob zerstückelte Binnennetze oder Chondriosomen in ihren Samenbildungszellen vorliegen. Die um die Sphäre gewickelten Fadenwerke bilden bei vielen Tieren zeitweise isolierte Schleifen (Pseudochromosomen Fig. 24), die von Chon-

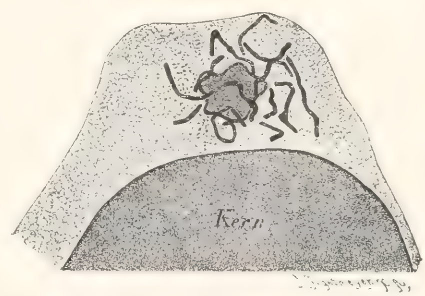


Fig. 24. Pseudochromosomen (Centrophormium) um die Sphäre einer Samenzelle von Proteus (Olm). Nach M. Heidenhain.

driokonten nicht zu unterscheiden sind. In der Tat glauben viele an Wesensidentität bei allen.

Trotzdem trifft dies wohl nicht zu. Man findet zu häufig die einzelnen Kategorien in typischer Ausbildung nebeneinander in derselben Zelle. Figur 25 und 26 geben zwei Beispiele, für Basalfilamente und Golginetz das eine, für Sekretgranula und Chondriokonten das andere. Sie ließen sich häufen. Es ist zu bedenken, daß Aehnlichkeit der Bilder vorkommen muß bei so einfach geformten, einander — und alle schließlich dem Gra-

nulatyp — so nahen Körperchen, die dazu, wie die Zellteilung zeigt, alle noch Umwandlungszyklen durchzumachen haben. So ist es richtiger, sie nur in ihren charakteristischen Gestaltungen untereinander zu

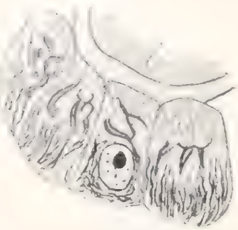


Fig. 25.



Fig. 26.

Fig. 25. Zellen aus dem Pankreas des Igels (Erinaceus europ.). Der Schnitt hat nur in einer den Kern getroffen. Darunter Basalfilamente, darüber Binnennetz, zu oberst am Ausführungsgang Sekretalveolen (Granula herausgelöst). Nach E. Holmgren.

Fig. 26. Zwei Zellen aus dem Pankreas des Meerschweinchens (Cavia cob.). Granula verschiedener Stufen, und größere stabförmige Chondriokonten.

vergleichen. Wenn ein Unterschied zeitweise nicht gesehen werden kann, ist das allein kein zureichender Grund zur Gleichsetzung — das werden wir noch öfters zu beachten haben.

Die Darstellungsmöglichkeit für alle mit ähnlicher Methode zeigt also zunächst nur das mit Sicherheit, daß ihnen allen etwas Gemeinsames gegenüber dem übrigen Cytoplasma zukommt. Da OsO_4 sowohl wie Chromsäurewirkung zur Unlöslichmachung von Fetten dienen kann, hat man vielfach an einen hohen Lipoidgehalt in allen gedacht. In der Tat tingiert Sudan III, dies charakteristische Fettfärbemittel, sie alle rot (Ciaccio); und darum ist in ihnen wahrscheinlich die Quelle der postmortalen Myelinfiguren (s. o. Lipoide) gefunden. Aber an Protein oder andere Stoffe gebunden müssen nach den beobachteten Löslichkeitsverhältnissen die Lipoide in ihnen wohl sein.

2d) Fibrillen (Mitom, Fortsetzung). Im Gegensatz zu den besprochenen dickeren Fadengebilden sind alle Klassen von dünnen langen Fibrillen je auf bestimmte Zelltypen beschränkt. Für Genaueres sei daher auf den Artikel „Gewebe" verwiesen. — Es finden sich abgesehen von den extracellulären Bindesubstanzfasern, deren teils intracelluläre Entstehung mehrmals berührt wurde, dauernd intracelluläre Stützfibrillen, die abweichend von den (mitochondrialen) Skelettfasern, nicht in der Oberfläche, sondern im Innern von weicherem Plasma sich befinden. Und zwar in Epithelzellen stets bündelweise; bei durch Zellbrücken verbundenen Zellen in diesen verlaufend (Fig. 27),



Fig. 27. Epidermisfibrillen aus dem Epithelwall vom Kiefer des jungen Kätzchen. Die Fibrillen ziehen durch die Zellbrücken von Zelle zu Zelle. Nach Hoffa. Aus Heidenhain.

also zu mehreren Zellen gehörig (Uebergang zu extrazellulären), sonst meist Basis und freie Fläche der Zelle verbindend. Wenn an beiden Ansatzpunkten feste, membranartige Gebilde angebracht sind, mag man ihnen stützende Funktionen zutrauen (Fig. 28), wo dies fehlt oder die Fasern nicht heranreichen (Fig. 29), muß die Bedeutung fraglich erscheinen. — In den Cilien (Wimpern) haben wir wohl eine hierher zu rechnende Achsenverhärtung anzunehmen, von beweglicherer Substanz überzogen, deren Oberflächenspannungsschwankungen — oder Zusammenziehung — die für diese Gebilde charakteristischen Knickbewegungen verursachen sollen. Die minimale Dicke des ganzen Fädchens (von z. B. etwa 0,5 μ) macht sichere Feststellung bis jetzt unmöglich. Unter den

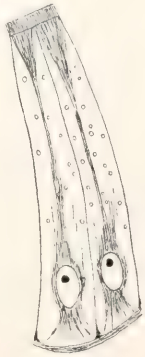


Fig. 28.

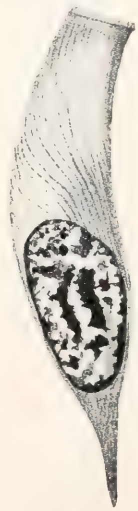


Fig. 29.

Fig. 28. Darmzellen von Ascaris ensicaudata (Spulwurm) mit Stützfibrillen, und Stäbchensaum oben auf der freien Zellfläche. Nach Vejdovsky.

Fig. 29. Darmepithelzelle vom Frosch. Plasmafibrillen (oben Stäbchensaum). Nach M. Heidenhain.

längeren und vielseitiger beweglichen Geißeln (Flagellen) dagegen finden sich neben unsichtbar dünnen, die erst mittels besonderer Beizfärbungen sichtbar gemacht werden konnten, plumpere; und in diesen, sowie in den Schwanzgeißeln der Spermien wurden ganze Bündel von Fibrillen gefunden (vgl. den Artikel „Sperma"), umscheidet von flüssiger Substanz, wie aus der Entwickelung (s. u. III 2), und tropfigem Zusammenrinnen in schwach quellenden Lösungen sich mit Wahrscheinlichkeit ergibt; stützende und nicht kontraktile Beschaffenheit wird daher auch hier für die Fibrillen verfochten.

Die Eigenkontraktion der Muskelfibrillen, namentlich der quergestreiften und ebenso der Myoneme im Ektoplasma der Infusorien und Gregarinen (Fig. 2), wird dagegen nur von wenigen geleugnet. — Jenen ist am häufigsten unter fibrillären Gebilden eine Autonomie zugeschrieben, insofern, als sie einer Vermehrung durch Spaltung nach älteren Angaben sicher fähig wären — es ist aber auch dies wieder bestritten. Nur für Geißeln läßt sich Spaltung von der Basis her schwerlich bezweifeln; ohne daß aber ein Schluß auf Selbständigkeit dabei zwingend wäre.

Ganz für sich stehen die Neurofibrillen, absolut unsichtbar ohne spezifische Färbungen (Methylenblau, Vergoldung usw.). Sie bilden Netze in den Ganglienzellen, Längsbündel mit Anastomosen in jeder Nervenfaser. Die „Ganglienzelle" (Fig. 30) kann 2 Faserkörbe, einen inneren

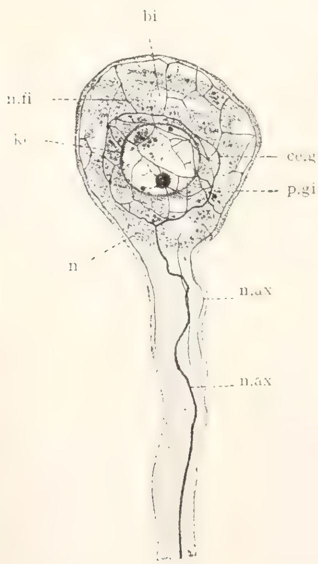


Fig. 30. Ganglienzelle von Hirudo medicinalis (Blutegel) in Neurofibrillenfärbung. ce.gi Centrales Neurofibrillengitter, p.gi peripheres Gitter, n.fi Verbindungsfibrillen zwischen den Gittern, n.ax Neurofibrillen im Nervenfortsatz (Axon) der Ganglienzelle, ke Kern, bi Binnennetz (?), n Neurosomen (Granula). Nach Apathy und Schneider. Aus K. C. Schneider.

und einen äußeren, durch Brücken verbunden, besitzen (dazwischen die derberen Schlingen des Golginetzes und Mengen von zwei verschiedenen Arten Granula: „Tigroid"-Körner genannte in dichten „Schollen" zusammen, und kleinere zerstreute „Neurosomen" — ein Beispiel eines höchstentwickelten Metazoenzellentypus auch in äußerer Komplikation vgl. Fig. 1h).

2e) Oberflächenstruktur (Bewegung). Wir lernten schon sichtbare, den Zelleib umschließende Membranen bei Eiern, Blutkörpern, Muskeln kennen, wahrscheinlich aus Proteiden und Lipoiden gebaut. Aehnliche kommen auch bei Drüsenzellen vor; und als „häutige Hüllen" bei Protozoen. Die Zusammensetzung ist im einzelnen meist unbekannt. — Als viel härtere Membranen stehen ihnen Cuticulae gegenüber, nur bei Protozoen als sogenannte „Hüllen" den ganzen Zelleib umschließend, auf mancherlei Epithelarten der Vielzelligen die freie Fläche nur bedeckend. Skulpturierung, Bestachelung ist häufig. An sezernierenden Flächen vertreten sie Stäbchensäume (Fig. 28) — worunter man aber wahrscheinlich Gebilde heterogener Beschaffenheit zusammenstellt, da nicht alle aus lebloser Substanz zu bestehen scheinen. — Die echten Cuticulae sind in seltenen Fällen Albumoide; gewöhnlich aber Chitin, zur Kohlehydratgruppe gehörig, Verwandte der Cellulose also, welche die Pflanzenmembranen zusammensetzt; und im Grenzgebiet zwischen Pflanze und Tier, bei Flagellaten, wird auch diese selbst an tierisch lebenden Geschöpfen gefunden (vor allem Peridineen, Genaueres s. im Artikel „Flagellaten").

Bedeutsamer für uns hier sind die „Plasmahäute" (s. I 1 a ζ) nackter Zellen, da sie nicht notwendig eine Art unsichtbarer toter Membran, sondern ebensogut eine undurchlässige Oberflächenschicht des lebenden Zellkörpers selbst sein können. In der Tat sieht man bei sehr vielen Zellen eine dichtere Plasmalage mehr oder minder scharf abgesetzt (Fig. 7), feinwabig oder vielleicht manchmal homogen, stets körnchenarm (Ektoplasma). An ihrer Oberfläche findet sich häufig noch eine dünne Verhärtungszone, allmählich ins Ektoplasma übergehend (Crusta), oder deutlich dagegen abgegrenzt (Pellicula, Periplast der Flagellaten), doch im Gegensatz zu Cuticulae noch ein Bestandteil des Zelleibes, wie sich bei dessen Teilungen zeigt. Dieser letzte Typus ist übrigens nur bei Protozoen vertreten. Durchbohrungen für Nahrungsaufnahme oder durchtretende Cilien sind daran häufig.

Von der Oberflächenbeschaffenheit ist die Bewegungsform freier Zellen abhängig. Mit Cuticula bekleidete können nur durch Geißeln, mit Pellicula meist durch Wimpern oder manche vielleicht durch Fortschieben mittels abgeschiedener Schleimbänder bewegt werden. Nur bei weicherer Beschaffenheit

der Außenschicht ist die charakteristischste Bewegungs- und Jagdart der Zelle möglich, das Kriechen in amöboiden Formen (Fig. 1, 7, 12). Es geschieht durch Strömen des Plasmas in der Richtung, in welcher ein „Pseudopodium“ vorgeschoben werden soll. Die speziellere Art des Vorgangs aber ist augenscheinlich wieder von der feineren Ausbildung der Oberflächenschicht abhängig. Wo kein abgesetztes Ektoplasma vorhanden (Foraminiferen), sehen wir lange, dünne, verästelte Fortsätze mit Strömungen an der Oberfläche (Pseudopodien im engeren Sinn); wo als anderes Extrem Ektoplasma und Crusta beide ausgebildet sind, müssen diese beide durch den Endoplasmastrom durchbrochen werden und neues Ektoplasma an der Oberfläche der rundlichen „Lobopodien“ entstehen, während das alte im Innern aufgelöst wird. Bei den Zwischenstufen findet dieser „Ekto-Endoplasmaprozeß“ allmählich und kontinuierlich statt, wobei eine raschere Umwandlung und ausgedehntere Lobopodien zustande kommen; stets ist die Strömung nur im Innern stark. Es ist hier nicht der Platz, diese sorgfältig studierten Vorgänge genauer darzulegen, es sei darum auf die Arbeiten Rhumblers und die Artikel „Bewegung“ und „Zellphysiologie“ verwiesen.

Auch die Reizphysiologie muß diesem letzteren überlassen werden, um so eher, als die Reize (deren Angriffspunkte zweifellos auch in der Oberfläche lokalisiert sind), und die Reaktionen darauf (abgesehen von Nerv und Muskel), fast nur an Protozoen studiert sind, so daß wir nicht wissen können, wie weit uns allgemeines Zellgeschehen damit gegeben ist.

II. Kern.

1. Der Kern als Ganzes. 1a) Form und Zahl. Der Zellkern oder Nucleus sehr wechselnd in seiner Größe (gewöhnlich zwischen 5 und 80, selten 300 μ), hat meist eine ellipsoidische oder kugelige Gestalt; in platten Zellen oft selbst abgeplattet bis zur Linsenform, jedoch niemals zur Scharfkantigkeit, kann er in faserartiger Zelle zur Spindel ausgezogen sein. Nicht selten zeigt er flache Buckel (Fig. 31a), manchmal tiefe Einschnürungen, ja Lappenbildung („polymorpher“ Typus Fig. 32). Besonders die bewimperten Protozoen besitzen oft wurstartig zum U gebogenen Kern (Fig. 2), oder er hat die Form einer kurzen Perlschnur mit nur zwei oder vielen Anschwellungen. Und hier sowohl, bei verästeltem Körper des Tierchens, wie in allerlei größeren Drüsenzellen und ähnlich arbeitenden finden sich verzweigte, bis zu dem Extrem mancher Spinndrüsen, wo der Zelleib von einem Strauchwerk ziemlich dünner Kernfortsätze gleichmäßig durchzogen wird (Fig. 33).

In erster Linie beim polymorphen Typus schnüren sich die Lappen sehr häufig ab,



Fig. 31. a und b Kerne aus dem Nephridium (Niere) von Clepsine (Rüsselegel) mit Chromatingranula auf Gerüst. c aus einer Fettzelle, d aus Muskelfaser von Periplaneta (Schabe), Uebergangstypus zum Netzknotenkern. a und b nach Graf, aus Wilson. c und d Original.

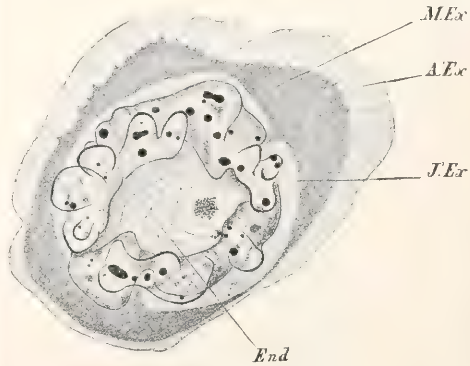


Fig. 32. Einkernige Riesenzelle aus dem Knochenmark des Kaninchens. A.Ex, M.Ex und J.Ex Außen-, Mittel- und Innenschicht des Ektoplasmas, End Endoplasma. Darin das multiple Cytocentrum. Nach M. Heidenhain.



Fig. 33. Verzweigte Kerne. a Längsschnitt durch ein Nährfach von Bombus terrestris (Hummel); b eine Spinndrüsenzelle von Pieris rapae (Weißling). Nach dem Lebenden (k Kerne). Nach Korschelt.

so daß mehrere, ja bis über 100 Kerne, meist verschieden groß, einer Zelle zukommen; doch werden sie bei deren Teilung in einer Teilungsfigur zusammengefaßt und zeigen so doch wieder die Einheit des Kernapparats. Auch die (selten vorkommende) Zweikernigkeit von Zellen der vielzelligen Tiere ist wohl nur als Vergrößerungsmodus der Kernoberfläche zu beurteilen. Vielkernige aber mit selbständigen Teilungen der Einzelkerne sind meist erst sekundär durch Verschmelzung von Zellen beim Embryo entstanden, und können in manchen Beispielen wieder in einkernige zerfallen, so daß wir das von einem Kern beherrschte Gebiet ideell dauernd einer Zelle gleichsetzen dürfen: als Energide bezeichnete Sachs ein solches. Und vielkernige Protozoenleiber sind sehr oft in Wahrheit nur Teilungsstadien, deren Kern der Zellleibsteilung um viele Teilschritte vorausgeeilt ist. So wäre Einkernigkeit der Zelle als Regel aufzustellen.

Doch finden sich, hier und da bei Metazoen, besonders häufig aber unter rhizopodenähnlichen Protozoen auch echt vielkernige Zellen; ja sogar einige mit gleichzeitiger Teilung aller Kerne bei der Zellteilung, wodurch der Einzellcharakter ganz klar betont wird, — Zellen also, die auf der Grenze von ein- und mehrzelligen Gebilden — in phyletischem Sinne — stehen. Andererseits tritt (nur bei ciliaten Protozoen) ein Dimorphismus des Kernapparats, eine Zerlegung in je einen (oder mehrere) Makro- und Mikronucleus auf (Fig. 2, ma, mi), deren erster periodisch bei der Befruchtung zugrunde geht und aus Abkömmlingen des winzigen Mikronucleus neu heranwächst. Es mag dies einer jener Züge sein, worin der morphologisch besonders komplizierte Leib dieser höchststehenden Protozoen sich über den Charakter der einfachen Zelle erhebt: wie weit Spuren ähnlicher Doppelkernigkeit anderen Einzelligen zukommen (Blepharoplast der Trypanosomen), werden wir bei den Cytocentren (**III 2**) besprechen.

Keine Zelle ist während ihrer ganzen Lebensdauer ohne Kern; fast alle entbehren ihn nie. Bei einigen Protozoengruppen kann er aber wohl zeitweise als individualisiertes Gebilde fehlen (s. **II 2**). Und die roten Blutkörper der Säugetiere verlieren ihn auf frühen Entwicklungsstadien der Zelle — ein singuläres Verhalten.

1b) Strukturelemente. In der lebenden Zelle ist der Kern in der Regel schwer zu sehen, ja bei manchen Zelltypen (Leukocyten, Epithelien) gar nicht sichtbar; sein Lichtbrechungsvermögen unterscheidet sich zu wenig von dem des normalen Cytoplasmas. Wo er erkennbar ist, zeigt er sich sehr durchsichtig, und bei mittleren Vergrößerungen meist anscheinend homogen. Nur ein, selten mehrere bis viele, rundliche stark lichtbrechende Körperchen von manchmal ölartigem Glanz fallen in vielen Kernen gleich ins Auge; in der Tat fehlen sie dem Kerne nur selten. Sie werden als Nukleolen oder Kernkörperchen bezeichnet. Erst genauere Beobachtung bringt die Gebilde zur Anschauung, denen wir die größte Wichtigkeit zuschreiben. Und zwar kann man bei großzelligen durchsichtigen Geschöpfen, wie Salamanderlarven, am ungeschädigten Tier, an anderen Objekten meist erst nach Präparation in sogenannter Ringerlösung, aus Kochsalz und den anderen Salzbestandteilen des Plasmas zusammengesetzt (in der es gelingt, Gewebe lange lebend zu erhalten), mit starken Objektivlinsen sofort rundliche Körnchen sehen, in gleichen Abständen durch den Kern verteilt oder auch unregelmäßiger, oft in einer Lage unter der Oberfläche und dazu wie auf Strängen im Kernraume suspendiert (Fig. 34a bis c); hier und da mögen es im

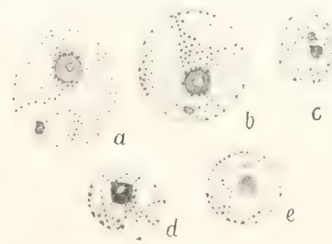


Fig. 34. Kerne von Limnaea stagnalis Anordnung der Chromatingranula zeigend, dazu 1 bis 2 Nucleolen. a bis c überlebend in Ringerlösung, d und e fixiert. Nach Präparaten von R. Groß. Original.

Leben Tröpfchen sein. Andere Kerne zeigen eine geringere Anzahl von größeren Brocken, wechselnderer Gestalt, manchmal wie Wurzelstöcke mit daransitzenden kurzen Ausläufern (Figg. 4, 35, 39); wenn aber kleiner, meistens



Fig. 35. Epidermiskern aus der Schwanzflosse von der Tritonlarve, nach dem Leben. nk Netzknoten, dazwischen Oxychromiolen. Nach Präparaten von R. Groß. Original.

wie die Knoten eines Netzes aussehend: Netzknoten werden sie seit Flemming genannt. Die runden Körnchen wollen wir Chromatingranula (Chromogranula) oder Nukleochondren nennen. Die Substanz aber, aus der beiderlei Gebilde übereinstimmend bestehen, heißt Chromatin, da sie die Eigenschaft besitzt,

im fixierten Zustand aus bestimmten Farblösungen Farbe in sich zu speichern und festzuhalten, während ihre Umgebung im allgemeinen die Farbe leichter wieder abgibt. Nicht alle Kerne oder Kernzustände zeigen indessen solche distinkte chromatische Körperchen: das Chromatin kann fehlen, so daß von geformten Teilen nur Nukleolen vorhanden sind; oder ein chromatisches Gerüst kann an die Stelle treten.

Ein Kerngerüst erscheint in allen Kernen mit Granulis oder Netzknoten nach Behandlung mit Fixierungsmitteln, etwa verdünnter Essigsäure, mit einem Schlage. Es enthält die Chromatinkörperchen in seinen Knotenpunkten, seltener auch an den Strecken dazwischen aufgereiht; je nach ihrer Lagerung und Zahl sind seine Maschen regelmäßig oder sehr verschieden groß, letztes oft bei Nachbarkernen derselben Zellart. Da nun die Granula des lebenden Kernes ihren Ort im Kernraum während längerer Beobachtung nicht verändern; und das Gerüst mit seinen Zügen ihren schon im Leben sichtbaren Anhäufungen folgt (Fig. 34) — wird es von den meisten als präformiert betrachtet, um so mehr, als seine Ansatzstücke an die Netzknoten ja an diesen im Leben gesehen werden können. Doch bleibt seine vitale Existenz immerhin hypothetisch.

Dies Gerüst nun ist bei Netzknotenkernen meist ganz chromatisch, bei Granulakernen achromatisch oder doch weniger stark färbbar, so daß die Granula sich scharf daraus abheben. Behandelt man Kerne mit Lösungsmitteln des Chromatins, so bleiben auch bei Netzknotenstruktur unter bestimmten Bedingungen Teile des Gerüsts ungelöst zurück. So hat sich die Vorstellung ausgebildet, daß auch im chromatischen Gerüst eine achromatische Substanz verborgen liegt, als mechanisch wirksame Komponente, dieselbe die das achromatische Netzwerk ganz zusammensetzt. Sie wird (seit Schwarz) als Linin, wohl auch Achromatin bezeichnet.

Neben dem im Gerüst befestigten Chromatin findet man bei manchen Kernen noch chromatische Teilchen, sei es in Gestalt gröberer Körner zwischen den Gerüstmaschen (Fig. 36a), sei es als dicke Klumpen oder Wolken, im Innern, häufiger an der Membran des Kernes (Fig. 36b). Dies letzte Bild tritt auch beim Absterben des Kerns meist als erste Erscheinung auf (Chromatolyse) und allmählich füllt sich dann dieser mit färbbaren Massen (Pyknose); besonders solche Erscheinungsformen zeichnen sich gewöhnlich durch sehr starkes Lichtbrechungsvermögen im lebenden Zustand vor dem Chromatin aus. Aber auch im lebenskräftigen Kern, besonders von Drüsen, ist Entstehen und Verschwinden derartiger Bildungen bei unverändertem Gerüst beobachtet (Hermann u. a.). Wir wollen sie als pseudochromatische Substanzen bezeichnen.



Fig. 36. Kerne mit pseudochromatischen Substanzen in verschiedener Verteilung. a als grobe Körner zwischen den feinen Chromogranula des Gerüsts und als Belag an der Membran, bei Nephridialkern von Clepsine (Rüsselegel), b als Tropfen unter der Membran und größere Massen im Innern, besonders um den (helleren) Nucleolus, in Hepatopankreaskern von Sphaeroma (Assel). a nach Graf aus Wilson. b nach Maziarski.

Der Raum zwischen dem Gerüst, an Volumen viel beträchtlicher wie dieses, wird in der Hauptsache von einer Masse gefüllt, die vielfach homogen erscheint, sicher manchmal homogen ist, in anderen Fällen aber eine feine ziemlich gleichmäßige Körnelung aufweist; bei den großen Salamanderlarvenkernen z. B. ist diese deutlich im Leben zu sehen (Fig. 35). Jene homogene Masse, die auch die Lücken zwischen diesen neuen Körnchen noch füllen mag, nennen wir meist Kernsaft oder Grundsubstanz des Kerns; die Körnchen sind wohl in den „cyanophilen Granula“ Altmanns einbegriffen gewesen, später von Heidenhain als Lanthanin und mit dem jetzt allein gebräuchlichen Namen Oxychromiolen bezeichnet worden (Fig. 37). Auch diese sind auf feinen Schnitten durch konservierte Kerne oft deutlich durch Fädchen verbunden, die zwischen dem besprochenen Gerüst und mit ihm in Kontinuität ein feineres Geflecht bilden (Sekundärgerüst). Und da man weiterhin an solchen Präparaten auch die Netzknoten hier und da in Körnchen — „Basichromiolen“, nach der Art ihrer Tingierbarkeit — aufgelöst sieht, so halten manche die Gesamtheit der Chromiolen für das eigentliche Grundelement des Kerns, auf einem einheitlichen Gerüst so verteilt, daß dessen Hauptstämme, die Netzknoten, viele Reihen oder Lagen der Chromiolen in sich enthalten, während die feineren Verzweigungen mit immer wenigeren besetzt wären.

Aber es läßt sich vieles gegen solche Auffassung einwenden. Das feinere (sekundäre) Flechtwerk von Fäden zunächst zeigt je nach der angewandten Fixierungsflüssigkeit beim gleichen Objekt sehr ungleiche Maschenweite, ohne Parallelgehen des Schrumpfungsgrades an

den Zellen; ja bei mancher Fixierung wie z. B. Osmium, kann es völlig fehlen. Es entsteht dadurch der Verdacht auf Konservierungsartefakt, um so mehr als besonders bei flüssigerem Kernsaft diese Netze erscheinen, und tatsächlich die festere Phase mäßig visköser Kolloidlösungen mit Vorliebe als Netz gefällt wird. Auch sind diese sekundären Fädchen oft aus lose gereihten allerfeinsten Körnchen, viel feineren Kalibers noch wie die Oxychromiolen, selbst zusammengesetzt, — aus denen dann (nach van Beneden u. a.) das Linin sogar überhaupt bestehen sollte („Lininmikrosomen"): doch zeigen die wahren gröberen Lininfäden nie eine solche Zusammensetzung im Ruhekern; und andererseits sind Körnerfäden wieder charakteristisch für viele Fällungen in kolloiden Systemen. Wo dagegen gleichmäßige Netze wirklich zweifellos vital präformiert sind, mögen sie vielfach optischer Ausdruck einer Wabenstruktur sein, wie dies sicher für Protozoenkerne häufig der Fall ist; dann fehlt indessen auch das gröbere Gerüst und an seine Stelle als Träger der Chromatinkörperchen treten die Wabenwände.

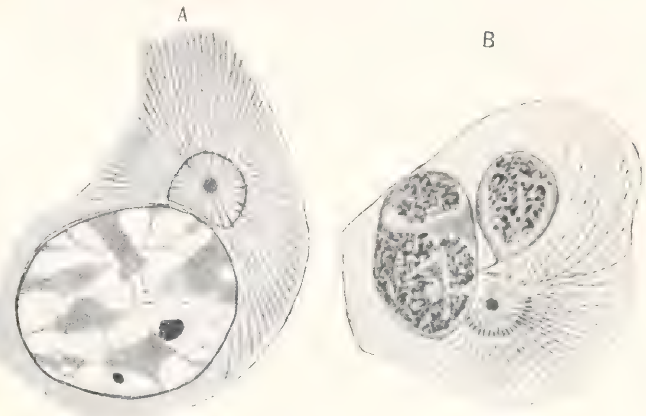


Fig. 37. Wanderzellen von Salamandra. Vergrößerung etwa 2300. In A sind nur die Netzknoten gefärbt, in B (zweikernig) auch die Chromiolen dazwischen. Neben den Kernen Cytocentrum mit Sphäre und dauernder Strahlung. Nach M. Heidenhain.

Gegen eine Zusammensetzung der Netzknoten aus Chromiolen aber ist zu sagen, daß am lebenden Kern niemals davon irgend etwas zu entdecken ist, obgleich doch die Oxychromiolen der Zwischensubstanz daneben deutlich sichtbar sein können. Und die Chromogranula lassen sich auch konserviert nicht in Körnchen optisch auflösen, soweit unsere Erfahrung reicht. Jene Körnelung der Netzknoten mag also eine Fixierungsfällung sein, wie sie auch in Körperchen von Gelcharakter durch granulabildende Konservierungsmittel leicht hervorgebracht wird. Es ist somit sehr wohl möglich, daß eine scharfe Kluft die Oxychromiolen von den chromatischen Gebilden trennt; oder, wenn substantielle Verwandtschaft besteht, ist doch die Vorstellung von Zusammensetzung der Großen aus Aggregaten von Kleinen allzu unbegründet. Damit aber wäre schon jener Hypothese der Boden erschüttert, welche den Chromiolen im weitesten Sinne auch physiologisch die Rolle als Lebensträger des Kerns zuweist, wie es zuerst ihr Entdecker Altmann getan hat. Dagegen spricht vor allem ihr völliges Fehlen während langer Zeit in manchen Kernen, u. a. dem Eikern vieler Tiere.

Ein gleichfalls sehr variabler letzter Strukturteil — abgesehen von einer Vakuole, wie sie sehr selten (Protozoen, Leberzellen der Wirbeltiere, Ostracodenkeimzellen vgl. Fig. 51) im Kern beschrieben wurde — ist die Kernmembran, am Konservierten fast stets deutlich sichtbar, am Lebenden vielfach nicht optisch nachzuweisen. Davon mehr weiter unten.

Ueberhaupt sind hiermit nur die Grundbegriffe festgestellt, entwickelt an den verbreitetsten Typen des sogenannten Gerüstkerns. Andere weichen davon sehr wesentlich ab und enthalten oft nur einen Teil der genannten Strukturen. Was sie aber an solchen besitzen, läßt sich meist alles auf diese Elemente zurückführen — freilich nicht immer in zwingender Weise; zur sicheren Identifizierung fehlt uns noch vor allem die Kenntnis der physiologischen Funktion dieser Teile — und zum mindesten unbefriedigend ist auch noch unser Wissen von ihrem chemischen Aufbau.

1c) Die chemischen Komponenten. α) Nicht die einzelnen Teile des Kerns, nur dieser als Ganzes konnte bisher chemischer Analyse unterworfen werden. Und leider sind es zwei bis drei wenig typische Kernarten, bei denen die großen Schwierigkeiten der Isolierung einer genügenden Menge von Kernen erfolgreich überwunden wurden: Spermienköpfe, die praktisch als nackte Kerne angesehen werden können, sobald sie durch Mazeration von dem Schwanzteil befreit sind; und Kerne roter und weißer Blutkörper, die letzten in Menge aus Eiter oder Lymphdrüsen zu gewinnen,

beide in Aetherwasser leicht aus der Protoplasmahülle herausschüttelbar. An solchen hat Miescher zuerst den einzigen sicheren Kernbaustoff entdeckt, den wir auch jetzt noch kennen, sein Nuklein — oder wie wir mit Kossel nun sagen: ein Nukleoproteid.

Der charakteristische Bestandteil dieser Stoffe ist Nukleinsäure: das sind vierbasische Säuren von nicht sehr großem Molekül, phosphorhaltig und sehr stickstoffreich, von deren Konstitutionsformeln neuerdings einige festgestellt wurden (eine empirische ist z. B. $C_{43}H_{61}N_{15}P_4O_{34}$). Sie enthält danach neben vier Molekülen Phosphorsäure vier Hexosen (Kohlehydratgruppen) und vier stark stickstoffhaltige Radikale, davon zwei Purine (Adenin z. B.) und zwei Pyrimidine; ist also selbst kein „Eiweißkörper". Sie ist aber in der Zelle wohl stets mit solchen verbunden. Und zwar in reifen Spermien (Samenelementen) der Fische, meist mit Protaminen (Salmin, Clupein): stark basischen Stoffen, so daß die Bindung hier wohl sicher salzartig ist. Diese Protamine gehören zu den einfachsten Proteinsubstanzen, da sie von deren 16 bis 17 konstituierenden Aminosäuren nur zwei bis drei enthalten: mindestens eine davon und zwar die an Masse weit überwiegende ist eine Diaminosäure (Arginin), was ihnen den stark basischen Charakter verleiht — sie kann selbst zum guten Teil aus Harnstoff bestehen, einem letzten Abbauprodukt unseres Körpers also. Diese relativ unkomplizierte, sogar schwefelfreie Verbindung (deren Eiweißcharakter zeitweise bestritten wurde) macht 22,3% der Trockensubstanz des Lachsspermakopfs z. B. aus, die Nukleinsäure 65,5%; ihr Salz also etwa 88% des Ganzen (nach anderer Angabe 37,2+59,8=97% sogar).

In Leukocyten sind nur 75 bis 77,5% durch Nucleoproteid eingenommen. In ihm bilden Histone den Eiweißpaarling, durch relativ hohen Gehalt von Diaminosäure auch noch schwach basisch, doch immerhin mit vielen der Monoaminosäuren ausgestattet (s. genaueres im Artikel „Eiweißkörper"). Hier ist die Bindung eine kompliziertere ohne Zweifel. Zerlegung des Nukleoproteids durch Pepsin-Salzsäure oder stark verdünnte Mineralsäure allein ergibt neben dem Paarling nie die Nukleinsäure als solche, sondern zunächst einen Nuklein genannten Körper, der selbst noch ein Protein neben der Nukleinsäure enthält. Es wäre also diese in verschieden fester Weise mit zwei Proteingruppen zu dem einheitlichen Nukleoproteid verbunden. Auch unfertige Spermien, z. B. des Lachses, enthalten übrigens Histon an Stelle des späteren Protamins; und von befruchtungsfähigen ist dasselbe zu sagen bei Seeigeln — und sogar wieder bei Fischen. Säuger haben andere, noch unbekannte Eiweißpaarlinge: wir gewinnen also die Vorstellung, daß die zu erwartenden generischen Unterschiede an den Proteinen haften. In der Tat wurden deren ständig neue gefunden, — doch ist immerhin schon ein Fall bekannt, wo das Protamin zweier Tiere (Salmoniden) chemisch nicht unterschieden werden kann, die zu verschiedenen Gattungen gehören (Kossel).

In den Aufbau der entsprechenden Substanzen anderer Kerne sehen wir weniger klar. Zwar sind alle N.-proteide wasserlöslich, und somit leicht zu gewinnen; aber erst nach Zertrümmerung des Kerns, was ohne Vermischung mit dem Zelleib nicht möglich ist, lassen sie sich extrahieren, und Umsetzung sowie Mitherauslösung anderer Stoffe ist da nicht auszuschließen. Jedenfalls hat sich sicher feststellen lassen, das N.-proteide in kernreichen (z. B. jungen) Geweben einen höheren Prozentgehalt ausmachen können wie in kernärmeren. Und es hat sich andererseits eine größere Variabilität der Nukleinsäurekonstitution gezeigt, als nach ihrer völligen Gleichheit in Spermien der verschiedensten Tiergruppen sich erwarten ließ. So ist die Nukleinsäure aus Muskeln oder Pankreas wesentlich anders und einfacher gebaut wie jene geschilderte, da ihr ein viel kleineres Molekül (der „Inosinsäure" z. B. nur etwa C_{10}) zukommt, worin eine Purinbase und eine, sicher abweichende, Zuckergruppe nur gefunden wurde. Ob die Doppelbindung (mit 2 Gruppen) auch hier statthat, oder vielleicht gar kompliziertere oder wechselnde Verkettungen vorliegen, ist noch unsicher. Salzartig ist die Bindungsart jedenfalls nicht, da verdünnte Mineralsäure hier keinen basischen Paarling absprengt. Alle oder die meisten der Monoaminosäuren sind in solchem N.-proteid vertreten, und die basischen Hexonbasen (Diaminosäuren) treten zurück.

Was vom Chemismus des Kerns weiter bekannt ist, sind hauptsächlich negative, doch sehr wichtige Daten. Nach Macallum fehlen ihm sämtliche Salze. Besonders bestimmt läßt es sich von Kalium und den Chloriden behaupten. Denn der gelbe Niederschlag, den Natriumkobaltnitrit mit Kalium bildet, führt stets zum Nachweis kleinster Spuren; und eine Bindungsart, die diese Reaktion verhindert, ist kaum denkbar. Ebenso gilt die Silberprobe auf Cl-Ionen für ganz zuverlässig. Mit deren Fehlen wäre aber auch die Anwesenheit von Kochsalz ausgeschlossen. Es ist dies außerordentlich merkwürdig, denn wir wissen aus Lösungsversuchen mit NaCl, daß dieses gut in den Kern eindringt — in höherer Konzentration — und im Zelleib ist es zweifelsohne vorhanden. Und K findet sich wenigstens in Skelettmuskeln in großer Menge, — fehlt aber deren Kern, obschon es in ihn gleichfalls leicht hineindiffundiert, wenigstens sicher in Gemeinschaft mit Kohlensäure. Ob freilich auch Sulfat- und andere Säureionen, sowie Calcium, Magnesium usw. trotz ihres Vorkommens im Lachsspermakopf (eventuell nur in der Hülle!) dem Kern abgehen, wie Macallum meint, dürfte nicht so feststehen. Es würden dann für die kolloiden Bestandteile des Kernsafts flüssigerer Kerne nur in reinem salzfreiem Wasser lösliche in Betracht zu ziehen sein: also kaum andere als N.-proteide oder ihre Komponenten. Die ältere Annahme von Globulinen (die Salz zu ihrer Lösung

brauchen) im Kernsaft wird ohnehin kaum zutreffen.

Weiter reicht unser Wissen noch nicht. Als häufiges oder gelegentliches Vorkommen nur bei einzelnen Kernarten bestimmter Tiere werden angegeben: Fetttropfen, Glykogen (wohl nur in pathologischen Zuständen), Eiweißkristalle (also Reservesubstanzen der 3 Nahrungsmittelklassen), „Eiweißtropfen" (in Eiweißdrüsen), andere Sekrete (Spinndrüsen), Pigmentkörnchen (vor allem in Sarkomen usw.), Fermente. Von manchen wurde endlich Plastin als regelmäßiger Bestandteil des Kern betrachtet, ein Körper, der zuerst von Reinke aus Preßrückständen von Myxomyceten nach langer Digestion mit verdünnter Salzsäure und Auskochen sowie Alkohol-Aether-Extraktion als schwerlösliches Produkt gewonnen wurde. Es sollte Mieschers „unlöslichem Nuklein", das er nach der Nukleoproteid-Gewinnung aus Sperma zurückbehielt, entsprechen, selbst ein P-haltiges, doch N- und S-armes Proteid darstellen, und wurde von den einen in der Gerüst-, von anderen der Grundsubstanz des Kerns oder den Nukleolen wiedererkannt, die alle seine geringe Löslichkeit in Alkalien teilen im Gegensatz zu Chromatin. Solange seine Konstitution ganz ungreifbar ist, gewinnt man nicht viel mit dieser Benennung; es ist ebensogut möglich, daß ein Gemisch im Plastin vorliegt; und wie weit die fraglichen Strukturelemente ihm entsprechen, ist ohne Zweifel völlig unsicher.

β) Die Lokalisation der Nukleoproteide im Kern wäre nun für uns vorläufig das wesentlichste. Schon ein Vergleich der gefundenen Prozentzahlen mit dem Strukturbild der analysierten Kerntypen scheint da Wichtiges klarzulegen. Die Köpfe der Samenfäden mit ihren 90 Prozent bestehen fast ganz aus chromatischer Masse, ohne ungefärbte Grundsubstanz und Gerüstfäden. Die Blutkörperkerne mit 75 oder ähnlichen Prozentzahlen gehören zwar dem Gerüstkerntypus an, zeichnen sich aber meist durch sehr viele und dicht gelagerte Netzknoten aus. So ergibt sich der Schluß von selbst, daß Basichromatin und Nukleoproteid gleichzusetzen, oder letzteres wenigstens als Hauptbestandteil im Chromatin lokalisiert sei.

Wenn wir aber nun hören, daß in den meisten Gewebskernen der Wirbellosen die Chromogranula höchstens $^1/_{10}$ des Kernvolumens ausmachen, in vielen Fällen wohl nur $^1/_{50}$ und weniger, so wäre vorauszusetzen, die (leider ausstehende) Analyse müsse hier überwiegend andere Substanzen zutage fördern. Und wenn wir dann zufügen, daß in der Lebensgeschichte eines und desselben Kernes der Wechsel im relativen Chromatingehalt ebenso groß sein kann, wie eben skizziert, daß in Eikernen vor allem jede Spur verloren gehen und es doch wieder da sein kann, so werden wir in unserer Gleichsetzung schwankend. Denn es ist wenig wahrscheinlich, daß die N.-proteide im Kernleben jemals ganz verschwinden könnten, weil man sie aus allen kernhaltigen Zellen, auch Eizellen im chromatinlosen Stadium, hat gewinnen können (Plimmer und Scott). Freilich könnten sie zerlegt sein, und erst bei Herauslösung die Verbindung wiederherstellen. Es gewinnt in diesem Zusammenhange an Interesse, daß isolierte Nukleinsäure mit Leichtigkeit in Lösungen durchsichtige Gele bildet: die Grundsubstanz oxychromiolenfreier Kerne hat ja freilich nicht selten z. B. bei Protozoenkernen (Bütschli) gallertartige Beschaffenheit (s. II 4).

Zum anderen stimmt der Prozentgehalt bei Leukocyten doch nicht so genau zu dem gefärbten Bild (s. Fig. 37). Es ist dies recht wechselnd, doch nach meiner Schätzung würde das Chromatin der Netzknoten höchstens $^1/_3$ des Volumens einnehmen. Der Rest aber kann gerade hier nicht für eine wesentlich weniger dichte Substanz gehalten werden, — die deshalb einen kleineren Teil des Gesamtgewichts beanspruchen würde, — denn er ist völlig gefüllt mit relativ stark lichtbrechenden Oxychromiolen. In der Tat wird meist auch für diese Nukleoproteidcharakter angenommen (deshalb „Oxychromatin"). Also wäre jene Gleichsetzung nicht völlig zutreffend.

Man hat sich nun vielfach bemüht, indirekt der N.-proteidverteilung auf die Spur zu kommen, indem man den Wegen des Phosphors und Eisens im Kern, jedem selbständig, nachging. Obgleich nämlich Eisen in den präparativ dargestellten Kernstoffen nicht gefunden wird, schrieb man es ihm doch zu, gestützt auf Mieschers Entdeckung dieses Elementes im Samenfaden, und weil die Eisenprobe im Kern gelang. Die charakteristischen Fe-Niederschläge — und übrigens ebenso P-haltige — werden zwar von den zum Nachweis üblichen Reagentien im Kern nicht sofort erzeugt; aber bei längerer, zum Teil wochenlanger, Behandlung damit kommen die Niederschläge, von Schwefeleisen bei Anwendung von Diamoniumsulfid, von Ammoniumphosphomolybdat durch Ammoniummolybdat (den letzten pflegt man durch Reduktion mit Phenylhydrazin oder dgl. umzufärben und zu verdeutlichen). Man spricht daher von maskiertem Fe oder P, um eine besondere und festere Bindungsart zum Ausdruck zu bringen. — Die erzielten Färbungen sind nun in beiden Fällen wieder an das Chromatin gebunden; allerdings zeigt auch der Nukleolus, und manchmal blaß die Grundsubstanz, die Reaktion.

Aber die Grundlagen sind noch nicht genügend gefestigt. Zunächst ist unsicher, ob alles etwa vorhandene Fe oder P so gefunden werden kann: es könnte zum Teil in noch festerer Bindung sein. Solche Fälle sind bekannt: z. B. erhielt Zacharias keinen P-Niederschlag resp. -färbung im Kern der roten Blutkörper des Frosches, während ja deren P-Gehalt (in N.-proteid) feststeht. Der Schluß aus fehlender Reaktion auf Abwesenheit der N.-proteide ist also nie zwingend. Weiter: beide Elemente müssen aus ihrer Bindung befreit werden,

um zu reagieren. Der Ort der Reaktion muß daher nicht notwendig ihr vorheriger Sitz sein, sondern hält sie vielleicht nur durch Adsorption gefesselt. Dies führt uns zum Dritten: daß namentlich Fe aus anderer Quelle dahingelangen kann, aus Glas oder Reagentien, oder wo das ausgeschlossen wurde, aus Blutfarbstoff oder dgl. Nukleinsäure und ähnliche P-Verbindungen maskieren nämlich auch zugesetzte anorganische Fe-Salze, wie neuerdings gezeigt wurde. Und so erheben sich in der Tat gewichtige Stimmen, die den Fe-Gehalt des Kerns wie der Proteide leugnen; Mieschers Eisen aus dem Lachssperma (0,12 %) mag der Kernhülle zugehören (es ist von ihm auch nur in P-freier Verbindung „Karyogen" gefunden). Die Reaktion auf Phosphor aber hat sich sogar selbst als unzuverlässig erwiesen (Bensley), da die betreffende Färbung auch ohne P-Anwesenheit im Gewebe aus Molybdat und Reduktionsmittel schließlich entsteht.

Es ist also durch rein chemische Mittel die Nukleinlokalisation bis jetzt nicht sicher festzustellen. Die sehr wahrscheinliche Existenz von nukleinsäurereichen leichtflüssigen Kernen, deren einziger fester Inhaltskörper, der Nukleolus, sicher nicht allein aus Nuklein besteht und somit dem gefundenen Reichtum kein Aequivalent bietet, zwingt vorläufig zur Annahme der gelösten und also gleichmäßigen Verteilung in diesen Fällen. Dann mag aber auch in anderen Kernen der Kernsaft sein Teil daran haben. Die Hauptmenge allerdings kommt wohl dem Chromatin zu.

Andererseits darf nicht vergessen werden, daß bei allen Analysen ein Anteil der Gesamtmasse unverstanden geblieben ist, und daß er bei den normaleren Kerntypen wesentlich größer war. Es stecken uns noch unbekannte Stoffe im Kern. Und nichts spricht dafür, daß sie nicht ebenfalls weit verteilt wären; — oder anders betrachtet: daß irgendein Kernstrukturteil aus einer Substanz allein gebaut sei. Wir werden Gründe kennen lernen für die Annahme von Organisation sogar in einzelnen davon; und der Wechsel von Färbbarkeit und Löslichkeit bei manchen weist zum mindesten auf einen Wechsel der chemischen Zusammensetzung hin.

1 d) Kernfärbung. Zur Identifikation der Strukturteile in verschiedenen Kernformen bedienen wir uns meist der Färbetechnik. Sie beruht auf der Fähigkeit der Teile, vor allem des Chromatins, in fixiertem Zustand bei Darbietung zweier Farbstoffe nicht eine Mischfarbe anzunehmen, sondern einen davon zu wählen. Es ist dabei häufig einerlei, ob wir die Farben vermengt zur Anwendung bringen (Simultanfärbung) oder nacheinander (Sukzedanfärbung); ob wir im letzteren Falle mit der einzelnen progressiv (bis zur genügenden Stärke) färben, oder bei regressivem Verfahren überfärben und mit Lösungsmitteln wieder „ausziehen": das Wahlvermögen kommt zur Geltung. Es ist aber zumeist kein ausschließendes, mehr eine Vorliebe: wenn wir nur eine Farbe überhaupt anwenden, werden alle dichteren Teile in der Regel gefärbt und das Wahlvermögen gelangt allein in stärkerer Tinktion bestimmter Teile, und längerem Festhalten der Farbe beim regressiven Prozeß, zum Ausdruck.

Wir können nun die Farbstoffe einteilen in Kern- d. h. Chromatinfarben, oft kurzweg basische Farben genannt (obgleich gerade zwei der bevorzugteren eher sauren Charakter haben); und saure oder Plasmafarben. Nur die erste Gruppe ist für den Kern von Bedeutung. Ich nenne von ihnen Karmin und Hämatoxylin, Verbindungen der Karminsäure und des gleichfalls sauren Hämateins, in erster Linie mit Tonerde, nach vielerlei komplizierten Rezepten in Lösung gebracht; und die basischen Anilinfarben Safranin, Gentianaviolet, Fuchsin, Bismarckbraun, Thionin und Methylgrün: Salze von Farbbasen mit starken Säuren. Zu diesen „substantiven" Färbemitteln tritt von „adjektiven", d. h. einer Vorbeize bedürftigen, das schon erwähnte Eisenlack-Hämatoxylin (s. I 2 a). Vitale Tinktionen (Ehrlich) spielen in der Kernforschung noch keine Rolle. Von den Plasmafarben seien erwähnt Eosin, Säurefuchsin, Orange, Lichtgrün und Pikrinsäure; es sind meist Salze gefärbter Säuren, häufig mit K als Base.

Außer Gemischen aus je einer Plasma- und einer Kernfarbe werden aber vielfach solche mit zwei Kernfarben verwandt, z. B. Methylgrün (das schärfste Reagenz auf Chromatin) mit Fuchsin; oder Safranin mit Gentiana und Orange (Flemmings Dreifachfärbung); für Protozoen vorwiegend Methylenazur-Methylenblau-Eosin (Romanovsky-Giemsa). Denn auch die basischen Farben schließen sich häufig gegenseitig von einzelnen Strukturelementen aus, so daß diese in verschiedenen basischen Farbtönen erscheinen können im gleichen Kern. Da aber diese Tinktionen sehr wechseln, bei geringster Bedingungsänderung oft geradezu umgekehrt ausfallen, können sie zur Identifizierung von Teilen bei verschiedenen Kernen nur mit großer Vorsicht und Kritik benutzt werden.

Die besondere Färbbarkeit des Kernes wurde rein empirisch gefunden; und lange Zeit mehr verwandt, ihn an seinem Chromatingehalt als solchen im Gewebe leichter zu erkennen. Durch Verdeutlichung der Strukturen erwies sie sich dann sehr brauchbar für deren Erforschung. Das Chromatin hebt sich gewöhnlich rein im Ton der basischen Farbe und sehr stark und leuchtend tingiert hervor; Nukleolen sind stark mit der sauren gefärbt, „Oxychromatin" gleichfalls, jedoch schwächer; Linin und Kernsaft fast gar nicht. Aber allmählich gewöhnte man sich unter dem Einfluß der aufkommenden Färbungstheorie daran, die basische Färbung für ein Diagnostikon auf Chromatin zu nehmen; und wenn ebenso färbbare Substanz sich in Plasma oder Kern — hier besonders häufig als Nukleolus — zeigte, ihr Chromatin- resp. Nukleoproteidcharakter beizulegen. Diesen wichtigen Anspruch zu prüfen, müssen wir kurz auf die streitenden Färbetheorien eingehen.

Wenn man die Farbbasen sich an Chromatin binden sieht, und dabei in einigen Fällen ein Zurückbleiben in Lösung seitens der Säure des Farbsalzes konstatieren konnte, muß man ohne weiteres an einen chemischen Prozeß denken. Die Nukleoproteide, und noch ausgesprochener die Nukleinsäuren sind ja sauren Charakters. Es ist auch wirklich möglich, sie aus Lösung durch basische Farben (vor allem Methylgrün) restlos zu fällen, in Form des erwarteten unlöslichen Salzes mit der Farbbase (Heidenhain). Man pflegt demnach diese Proteide, und alle ebenso färbbaren Substanzen, als basophil (oder auch acidophob) zu bezeichnen; Chromatin wird oft auch Basichromatin deshalb genannt. — Und in der Festhaltung der Farbsäuren, durch Cytoplasma oder dessen Granula z. B., würde man einen entsprechenden Prozeß, Ausdruck von deren „Acidophilie" zu sehen haben. In der Tat verlieren diese sauren Farben ihr Färbevermögen, wenn man aus der Farbsäure darin die Säuregruppe (SO_3H oder dgl.) wegnimmt, ohne daß sie ihre Eigenfarbe dabei einbüßen. Ein noch stärkeres Argument für diese chemische Färbetheorie, und zwar zugunsten auch der basischen Farben, scheint aber darin gegeben, daß aus einer größeren Zahl daraufhin geprüfter bekannter Stoffe nur die sauren, wie unlösliche Kieselsäure z. B., die basische Farbe annehmen, während die basischen sich mit saurer färben.

Trotzdem gibt es eine Menge von Bedenken. Es ist zunächst ja nicht das N.-proteid, das wir färben, sondern bei den gebräuchlichsten Konservierungen (s. unter I 2a) Verbindungen von ihm, z. B. mit Schwermetallen, als Quecksilber oder Platin. Diese Verbindungen sind durchaus unlöslich in der Farbflüssigkeit, was übrigens auch bei unserem Kieselsäurebeispiel zutrifft; und gemeinhin ist Besitz eines gelösten, wenn auch noch so kleinen Anteils beider Partner Vorbedingung derartigen chemischen Austausches. Sodann besteht die Möglichkeit der Umstimmung gegen die Farben bei den meisten unserer Strukturteile: wir können es allenfalls verstehen, wenn etwa Zusatz von Schwefelsäure einen solchen acidophil macht, während er sonst acidophob war, denn die freie Säure vermindert zwar an sich die Farbsäureionen, könnte jedoch irgendwie, als Katalysator z. B., die Färbung begünstigen; aber nicht verstehen wir es, wenn ein der Farblösung vorhergehendes Bad in der Säure mit sofort folgendem Auswaschen den gleichen Effekt erzielt (Mathews), denn eine der basophilen Substanz etwa eingefügte Säure würde ihr kaum Acidophilie verleihen. Die Möglichkeit der Auswaschens färbungshindernder Fixierungsmittel wie Chromsäure, d. h. Wiederherstellung der Färbbarkeit dadurch, widerstrebt andererseits auch der chemischen Theorie. Besonders ausschlaggebend sind indessen Versuche mit chemisch indifferenten Körpern geworden, wie vor allem von jeder Beimengung gereinigter Tierkohle (Freundlich). Hier kann von chemischer Bindung nicht die Rede sein. Trotzdem sind sie basophil, halten die Farbe fester wie jemals unsere Präparate, und besitzen sogar die erwähnte Umstimmbarkeit durch Säure zugunsten der sauren Farben. Deshalb wird von vielen jetzt ein Ueberwiegen von Bindungen durch Adsorption — oder Insorption, wie Michaelis sagt — bei Färbeprozessen angenommen. Die Möglichkeit hat A. Fischer zuerst bewiesen, indem er Granula aus einer und derselben Substanz (Albumose) aus einem Farbgemisch teils rein in der sauren, teils rein in der basischen färbte, wobei nur die Korngröße entscheidend war. Die Wahl ist dabei zwar abhängig von der Konzentration und Löslichkeit der Farbstoffe, aber auch von der relativen Dichte des zu färbenden Strukturteiles und ihrer Diffusionsgeschwindigkeit in ihm und dem Lösungsmittel, was besonders deutlich bei Gemischen zweier basischer Farben zutrifft.

Allerdings erheben sich auch Schwierigkeiten gegen die Vorstellung mechanischer Adsorption, so daß von manchen eine Mitwirkung elektrischer Kräfte befürwortet wird, von anderen die Bildung fester Lösungen. Wir wollen nicht darauf eingehen, umsoweniger, als keine Entscheidung jetzt möglich ist. Es genügt für uns, gezeigt zu haben, daß sicher auch andere Bindungsarten eintreten müssen als chemische — einerlei ob allein oder neben solchen.

Man kann daher eine vorhandene basische Färbung nicht als mikrochemische Reaktion behandeln, solange deren Einzelcharakter nicht erforscht ist: es ist nicht statthaft, eine „basophile" Substanz als Chromatin zu bezeichnen, wenn nicht morphologischer Vergleich den Nachweis der Identität liefern kann.

Aber auch wo ein chemischer Färbeprozeß vorliegt, darf nicht vergessen werden, daß damit nur ein sehr allgemeiner Charakter der gefärbten Substanz gekennzeichnet wird. Es hieße die willkürliche Voraussetzung machen, nur eine saure Substanzart könne im Kern vorkommen, wenn man alles basisch Tingierte identifizieren wollte, da doch fast jede verankerte Säure die Farbbase ergreifen müßte. Und selbst wenn Giemsas Meinung zutrifft, daß Metaphosphorsäure bei unseren Kernfärbungen stets beteiligt ist, so bleibt auch damit — bei dem Gehalt fast aller wichtigen Zellbaustoffe an irgendeiner Phosphorsäure — der Spielraum für die Konstitution „basophiler" Substanzen sehr groß. In der Tat färben sich z. B. Lecithin, Oelsäure, Cholesterin basichromatisch. So besteht wohl die Möglichkeit, daß es vielleicht später einmal gelingt, den Wechsel der Baustoffe im Kern durch Färbung zu verfolgen, wenn uns deren Geheimnisse alle geklärt sind: bis jetzt kann ihr ein diagnostischer Wert nur in besonderen Fällen zugemessen werden.

1e) Die Löslichkeitsverhältnisse der Strukturteile dagegen erlauben uns in einigen Punkten einen ziemlich sicheren Schluß auf die chemische Natur der Kon-

stituenten. Doch ist das Gebiet durchaus noch nicht systematisch durchgearbeitet; und die meisten Daten beziehen sich auf pflanzliche Objekte, denn zwei Botaniker, Schwarz und E. Zacharias, haben hier das meiste getan; mit ihnen der Zoologe Carnoy.

Das Wichtigste der allgemeineren Resultate ist die weitgehende Aehnlichkeit zwischen Gerüstchromatin in jeder Form mit N.-proteiden. Beide werden von verdünnten Säuren, etwa Essigsäure, gefällt; im Gelzustand, wie er in den Chromatinkörpern wohl vorliegt, ebenfalls, was sich manchmal im Körneligwerden, stets in wesentlicher Zunahme des Lichtbrechungsvermögens ausspricht. Auch starke Essigsäure löst nicht, sondern verkleinert das Volumen. Starke Mineralsäuren, z. B. Salzsäure, dagegen lösen. Ebenso Alkalien in verschiedenster Konzentration, auch Ammoniak und seine Salze. Neutralsalze wirken meist nur quellend, doch Kochsalz, Glaubersalz oder Monokaliumphosphat in 10 bis 20proz. Lösung bei langer (24 Stunden) Anwendung auch lösend. Destilliertes Wasser ähnlich, was sie von den Globulinen unterscheidet; hier und da auch in Kälte schon völlig verflüssigend. Alkalisches Trypsin löst, in mehr oder minder langer Zeit, kalt oder warm. Pepsinsalzsäure läßt Protamine unangetastet, und stets die Nukleinsäure; dementsprechend löst es die Köpfe mancher Spermien nicht, dagegen vielfach anderes Chromatin — allerdings nicht immer (s. u.).

Die meist bestehende Gleichheit ist um so überraschender, als ja die Anwendungsbedingungen, an dem künstlichen chemischen Präparat und seinen Lösungen einerseits, und in der lebenden Zelle zum anderen, sehr auseinanderzugehen scheinen. — Die angedeuteten Unterschiede zwischen den einzelnen Objekten beziehen sich auf differente Tier- oder Pflanzenarten, und legen den Gedanken uns von neuem nahe, daß auch diese Stoffe nach Species verschieden sein möchten. — Im ganzen bestätigen also diese Versuche für das Chromatin, was aus der chemischen Analyse, wenn auch weniger sicher, schon geschlossen werden konnte.

Einige Schwierigkeiten gibt es freilich auch hier. Pepsinsalzsäure löst mit Ausnahme von Protamin alle Eiweißpaarlinge, und wird daher zum Aufschließen der N.-proteide von Alters benutzt. Es müßte aus dem Chromatin auch die Histone usw. herauslösen, die Nukleinsäure als Körnchen oder vakuolisierte Masse zurücklassen. Das geschieht bei den meisten Kernen so wenig, daß man Unlöslichkeit in Pepsinsalzsäure oft als Charakteristikum des Chromatins angegeben findet. Man kann nicht annehmen, daß es sich in diesem etwa um Nukleinsäure handelt: deren Fällungen mit Alkohol und den anderen Fixiermitteln sind oft leicht wasserlöslich [Berg] (selbst für Nukleine trifft dies zu); die fixierten Chromatine sind es aber nie in erkennbarem Grade. So schiene also hier ein Hinweis auf eine kompliziertere chemische Zusammensetzung gefunden. Es ist aber auch sehr wohl denkbar, daß Pepsin mit seinem großen Molekül bei solchen Objekten die Kernoberfläche nicht passieren kann, so daß nur verdünnte HCl an das Chromatin herantritt. — Ebenso erklärt es sich vielleicht, wenn in manchen Kernen, besonders sehr chromatinreichen Drüsenkernen, die Chromatinkörper von alkalischem Trypsin bei 37° nicht angegriffen werden; freilich kann es sich hier auch um pseudochromatische Substanzen handeln.

Der gewöhnliche Nukleolus der Gewebszellen unterscheidet sich scharf vom Chromatin durch seine Widerstandsfähigkeit gegen verdünnte Alkalien, starke Lösungen von Neutralsalzen, und gegen Wasser. In Essigsäure quillt er leicht auf, wird aber auch in konzentrierter Mineralsäure nicht gelöst. Dagegen leicht in Pepsinsalzsäure meistens. Aber im Gegensatz zu den Chromatinkörpern finden sich an ihm die stärksten Unterschiede, zunächst bei verschiedenen Objekten, doch ebenso bei aufeinanderfolgenden Stadien desselben Kerns. Es gibt, und zwar besonders bei jungen Kernen und Eiern, sogar Nukleolen, die den Lösungsverhältnissen des Chromatins sich nähern. Doch ist zu betonen, daß dies mit der Färbbarkeit oft nicht Hand in Hand geht, und daß immer starke Unterschiede gegenüber jenem doch bestehen bleiben. Andererseits sind die Differenzen zwischen den Nukleolentypen so groß, daß es fraglich erscheint, ob man von einer „Nukleolarsubstanz“ (Pyrenin, Schwarz) reden darf. Sollte sie existieren, so könnte sie in vielen Nukleolen nur einen Bruchteil seiner Masse ausmachen. Die Lösungsreaktionen erlauben bis jetzt nicht, eine bestimmte Klasse von Eiweißkörpern dafür in Anspruch zu nehmen.

Die Gerüstsubstanz ist durch ihre Unlöslichkeit in den Lösungsmitteln sowohl der Nukleolen wie der Chromogranula ausgezeichnet (Zacharias, Carnoy). Wohl quillt sie in verdünnter Kalilauge und ebenso Salzsäure oder Pepsin; aber erst heiße Pepsinsalzsäure zerstört sie, und Alkalien resp. kohlensaure Alkalien lösen erst nach vorgehender Pepsinbehandlung. Neutralsalze und Wasser sind unwirksam; konzentrierte Salzsäure manchmal (Kern der Wurzelknolle von Phajus z. B.), während sie in anderen Fällen zu lösen scheint (Ruzicka). Ausnahmen sind auch sonst einige beschrieben, z. B. Löslichkeit bei roten Blutkörpern und Makronukleis von Infusorien durch 1proz. Kalilauge: sie betreffen aber charakteristischerweise Kernarten, denen ein echtes Gerüst nicht zukommt (s. u. II1fδ). Die Einheitlichkeit wäre also im ganzen groß. Es ist freilich bei all diesen Angaben nicht immer sicher, ob sie in Wahrheit auf das Linin bezogen werden dürfen. Denn die Grundsubstanz des Kerns wird durch diese

eingreifenden Mittel zum Teil fädig koaguliert, und da die Kerne meist sehr zusammenfallen, kann im optischen Bild leicht das eine das andere vortäuschen. Wenn die ganze geschilderte außerordentliche Resistenz dem Linin wirklich allein zukommt, zeigt es damit Eigenschaften mancher Gerüsteiweiße (Albuminoide), wie der Hornsubstanz vor allem (Ruzicka). Doch betrifft auch dann die Aehnlichkeit vielleicht mehr die durch Fixierungsmittel veränderte Gerüstsubstanz als die lebende.

Die Oxychromiolen sind noch gar nicht, die Grundsubstanz als solche wenig studiert. Sie zeigt sehr starke Widerstandsfähigkeit. Kaustische Alkalien und Ammoniak verflüssigen sie mehr oder minder, wo sie es nicht ist: und machen damit wenigstens deutlich, daß sie nicht immer eine Flüssigkeit darstellt. Auch die Kernmembran wird nur von ähnlichen Reagentien angegriffen (von Ammoniaksalzen am sichersten in großer Verdünnung).

1f) Die wichtigsten Kerntypen. Im folgenden möchte ich nun versuchen, mit Benutzung der gewonnenen Beurteilungsmaximen ein System der vorhandenen Kernarten zu entwerfen, — wodurch wir zugleich ein Bild von dem Vorkommen der Strukturelemente gewinnen.

a) Wir beginnen mit dem Netzknotenkern, da er meist als Prototyp der Kernstruktur vorgeführt wird, und auch unserer Schilderung der Elemente in erster Linie zugrunde lag. Er enthält sie alle. Sehr variabel ist vor allem die Form, Zahl und Gruppierung der Netzknoten in ihm. Meist sind es wenige, im Innern — bei gestreckten wohl in Linie in der Achse —, dazu an der Membran angebracht (Fig. 38, 39); oder sie finden sich auch alle in letzterer Lage (Fig. 46a). Seltener sind sie zahlreich,

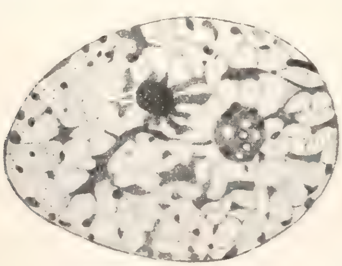


Fig. 38. Kern aus den Leberschläuchen von Sphaeroma (Assel). Zwei Nukleolen, Netzknoten mit Gerüst und Körnchen (Oxychromiolen?) in ungleicher Verteilung. Nach Maziarski.

dann oft in Größe einander nahe und gleich verteilt (Fig. 31c): ein Uebergang zum typischen Gerüstkern. Die letzteren Bilder zeigt nur der konservierte Kern deutlich, und auch bei anderen sind im Leben meist nur ein Teil von ihnen zu sehen (Fig. 35); vielleicht werden diese basichromatischen Partien durch Fixierung dichter und so sichtbarer. Häufig finden sich daneben Chromogranula, besonders bei den relativ großen Kernen der Salamanderlarven und Verwandter: sie können Größenübergänge bilden zu den wohl stets vorhandenen Oxychromiolen; auch färberisch ist nicht immer eine scharfe Kluft. Denn auch diese nehmen basische Farben zum Teil gut an; nur bei Doppelfärbung sind sie unter bestimmten Bedingungen sauer tingiert, da aus kleineren Körnchen der basische Farbstoff entsprechend rascher entweicht, wie aus den großen Netzknoten und Chromogranula, und der saure dann angreifen kann. Ob tiefgehende substantielle Unterschiede überall bestehen, ist sonach eine offene Frage. Nukleolen sind im Leben oft in den Netzknoten versteckt, deren Substanz nur eine dünne Lage darum bildet. Es sind einer, häufig zwei, bei Amphibien z. B. drei bis fünf, selten auch bis acht und zehn. Oft sind sie länglich statt rund, oder gar kantig. Eine

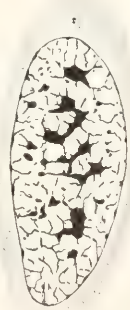


Fig. 39. Bindegewebskern von der Salamandralarve; darum ein Ausschnitt aus dem Cytoplasma, worin oben Diplosom. Nach Flemming.

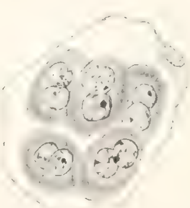


Fig. 40. Cyste mit Gameten in Kopula, von Sphaeractinomyxon stolci (Cnidosporid.). Kerne mit Gerüst. Aus fixiertem Präparat. Nach Caullery und Mesnil.

Kernmembran ist nur konserviert deutlich. Die Grundsubstanz häufig fest, wohl gallertig — ob ihr alveoläre Struktur zuzuschreiben ist, weiß man noch nicht sicher. Die Kernform meist ellipsoidisch, hier und da mit Lappen oder Einschnitten, oft auch gestreckt in einer Achse. Am klarsten ist der Typus bei den genannten Amphibien ausgeprägt (Figg. 39, 35). Sonst findet man ihn deutlich an größeren Gewebskernen von Wirbeltieren und Gliedertieren, z. B. von Keimmutterzellen,

jungen Ganglienzellen, Drüsenzellen, Blutkörpern; weniger häufig bei niederen Typen.

β) Der eigentliche Gerüstkern, mit rundlichen Chromogranulis in den Treffpunkten der Gerüstfäden von sehr verschiedener, doch in derselben Kernart oft von einheitlicher Größenstufe, ist die gewöhnliche Gewebskernform der Wirbellosen (Fig. 31, 34), seltener bei Protozoen anzutreffen (s. Fig. 40). Typisch ist ein runder, exzentrischer Nukleolus. Die Chromogranula in gleichen Abständen; oder seltener auf gröberen wenigen Strängen, dann oft mit sehr kleinen vermischt von denen es nicht feststeht, wieweit Fällungsartefakte vorliegen. Oxychromiolen in den Maschen sind noch nirgends entdeckt; doch ist nicht zu vergessen, daß es sich hier vielfach um kleine Kerne handelt (bis ca. 3 μ Durchmesser herab). Ueber Membran und Kernsaft ist daher nichts ausgemacht. Die Form kugelig, ellipsoidisch oder linsenartig.

γ) Der alveoläre Kern ist ganz auf die Protozoen beschränkt, soweit unser sicheres Wissen — das will in diesem Fall sagen: Lebendbeobachtung — reicht. (Fig. 41 b, c). Es ist aber denkbar, daß kleinere Gerüstkerne mit engen Maschen ähnlich aufzufassen wären, indem Durchbrechen der Alveolenwände in dem Maße, daß nur die Kanten stehen bleiben, einen Schaum einerseits in ein Gerüstwerk überführen muß, dieses andererseits ohne solche Aenderung schon im konservierten Bild kaum von jenem zu unterscheiden und daher ja dessen optischer Ausdruck sein kann. Diese Kerne zeigen ein sehr verschiedenes Aussehen je nach dem Besitz oder Fehlen eines Nukleolus. Denn dieser ist meist sehr groß und oft, nicht immer, zeitweise basichromatisch, so daß ihm der besondere Name Karyosom oder Binnenkörper beigelegt wird. Bei niederen Formen (Amöben, Flagellaten) ist er der am meisten oder fast allein ins Auge fallende Teil des Kerns, da der Kern-Raum auf einen kleinen Hof darum, resp. eine Lage von Alveolen beschränkt sein kann. Chromatinkörner finden sich dann mindestens im Winkel zwischen Wabenwänden und Kernmembran; sind indessen manchmal, wie sie sich überhaupt in unserem Typus oft sehr schwach nur färben, weniger stark tingiert wie der Binnenkörper (Fig. 160, 169). Wo der Alveolenmantel um diesen mehrschichtig ist, liegen sie aber wie überall in den Knotenpunkten des (scheinbaren) Netzwerks (Fig. 51). Dies ist auch der Fall beim Fehlen des Karyosoms. Dann sind die Alveolen häufig relativ kleiner; die Kerne eher durchschnittlich größer, von gleicher an bis zu beträchtlicher Ausdehnung. — Teils ist der karyosomenlose Kern Gruppencharakter, teils unterscheiden sich Stadien desselben Tieres in diesem Punkt. Uebrigens können statt dessen, oder daneben, in größeren Kernen ein bis einige blasse Nukleolen vorhanden sein (Fig. 160). — Eine Membran ist häufig sehr deutlich; manchmal soll sie fehlen.

δ) Der massige oder dichte Kern zeichnet sich durch eine sehr gedrängte Lagerung seiner Inhaltskörper aus. Stets ist er relativ, im Verhältnis zum Zelleib, sehr groß; absolut genommen sind allerdings die kleinsten — besser die schmächtigsten — darunter zu finden. Die wurstförmigen oder verzweigten Makronuclei der ciliaten Protozoen (s. o.) und Kerne sehr großer Drüsentypen gehören hierher, doch auch rundliche (rote Blutkörper der Amphibien) und längliche (Spermienköpfe usw.), sowie die platten Kerne sehr dünner Zellschichten (Haut glasheller Seetiere, Auge, vgl. Fig. 89, 108). Eine Membran ist oft nicht nachzuweisen (rote Blutkörper, Flemming; Makronuklei von Acineten usw.); bei anderen ist sie sehr deutlich, scheint aber zeitweise verschwinden zu können — wie denn auch die Innenstruktur sehr wechselnd ist. Die ziemlich starre Grundsubstanz ist dicht gefüllt mit größeren und kleineren Körnchen und Brocken, bei Protozoen (nach Konservierung) in den Wänden feinster Alveolen gelegen. Bei Spinndrüsen von Schmetterlingen sind kleine runde Granula und in Abständen dazwischen gröbere un-

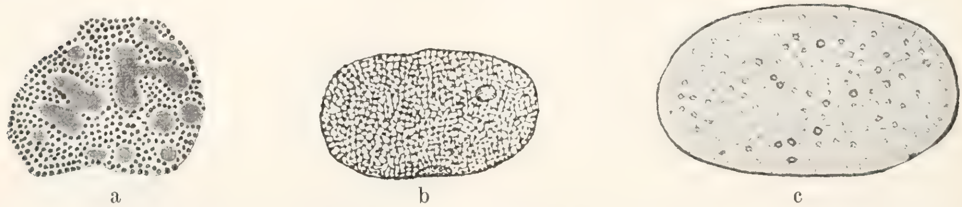


Fig. 41. Seltenere Kernstrukturen. a Schnitt durch den massigen (und verzweigten) Kern der Spinndrüse von Phalera bucephala (Raupe), b und c Alveolarkerne von Protozoen: b von Ceratium hirund., konserviert und gefärbt, c von einer Acinete, nach dem Leben. a nach Mewes, b nach Lauterborn, c nach Bütschli. Aus Gurwitsch.

regelmäßige Brocken scharf geschieden (Fig. 41a), die letzten mit Ausläufern manchmal, wie in einer Art Gerüst, oft Hunderte — alles gut im Leben zu sehen (Korschelt). Man hat hier färberisch die letzten (Makrosomen) als Nukleolen, die anderen (Mikrosomen) als Chromogranula bestimmt (Mewes); doch sind die Reaktionen recht wechselnd. Noch mehr dies bei anderen Drüsenkernen, in denen auch ein großer sicherer Nukleolus neben mehreren Größenstufen von Körnern vorhanden sein kann. Ein Gerüst zwischen den Mikrosomen fehlt dazu überall ganz. Doch machen die Farbreaktionen es sehr unwahrscheinlich, daß die Mikrosomen den Oxychromiolen, die größeren Granula den Chromogranula entsprächen, — wonach dann Kerne mit Riesenwuchs aller Teile vorlägen. Es ist daher noch nicht möglich, den morphologischen Wert der Einzelstrukturen festzustellen. Löslichkeitsbestimmungen stehen leider noch ganz aus. Wahrscheinlich handelt es sich um durch ungewöhnliche Funktionen umgeprägte Kerne. Davon weiter unten (s. unter **II** 5a).

Sicher ist dies der Fall bei Spermienköpfen (vgl. den Artikel „Sperma"), deren oft knopf- oder spießartig schmächtige Gestalt, geeignet zum Eindringen ins Ei, durch dichtere Konzentrierung des Chromatins, das als einheitliche Masse den Kern völlig füllt, erzielt wird. Nicht ganz so weit ist bei den (gedrängt nebeneinander gekeilten) Kernen der Sehstäbchen von Säugern die Verdichtung getrieben, da ein Paar helle Bänder zwischen den „chromatischen Querscheiben" stehen bleiben.

ε) Der Bläschenkern stellt in seiner extremen Ausbildung als Eikern (Keimbläschen) und bei manchen Protozoen (Gregarinen z. B.) einen Flüssigkeitstropfen dar, in dem freibeweglich ein oder mehrere Nukleolen von sehr veränderlicher Färbbarkeit, oft zu zweien oder mehr aneinander gehängt, schwimmen („Keimfleck" bei Eiern). Anderer geformter Inhalt kann ihm ganz abgehen. Lebend zeigt er nicht die Spur eines Gerüsts. Nach Fixierung, z. B. mit Essigsäure, kann ein sehr grobmaschiges Netzwerk auftreten (Fig. 42), das indessen am Lebenden schon in Wasser verquillt (Flemming) und überhaupt mit Linin keinesfalls identisch ist. Denn nach anderen Fixierungen entstehen an seiner Stelle beim gleichen Objekt Alveolenwerke von verschiedener Maschenweite (vgl. Fig. 43a und b) oder dichte Massen von kleinsten Granulis (Fig. 44a); das letzte bei den besten Konservierungsmitteln. Es handelt sich also nicht um präformierte Bildungen. Umgeben ist dieser Kern häufig von einer im Leben deutlichen schwerlöslichen Membran; in anderen Fällen aber fehlt diese

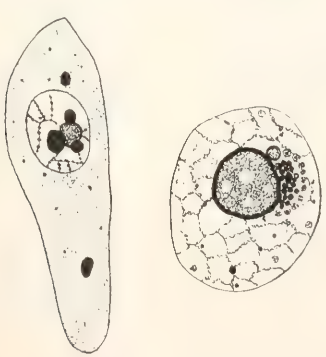


Fig. 42. Kern von Monocystis (Gregarine), a im Zelleib, b isoliert (stärker vergrößert): zeigen gerüstähnliche Niederschlagsnetze und multiple Nucleolen. Nach E. Hesse.

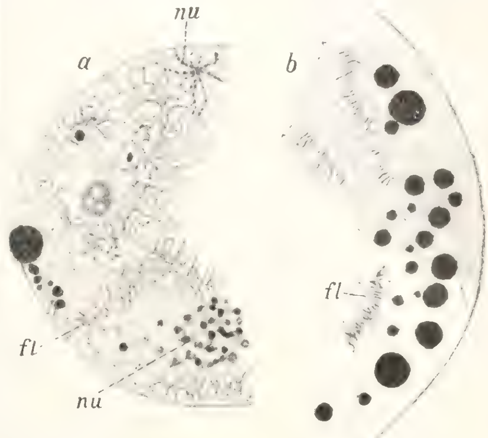


Fig. 43. Zwei Ausschnitte aus dem Schnittbild je eines Kernes von der Ovocyte I eines Haifisches. a von Pristiurus melanost., b von Scyllium can. (hier Niederschlagsgerüst unten weggelassen), fl Flaschenbürsten-Chromosomen, nu fadenförmige Nucleolen. Nach Maréchal.



Fig. 44. Keimbläschen von Carabus (Käfer), in Os. fixiert (a); b und c zwei andere Keimflecke (Nucleolen) aus einem solchen. Nach Präparaten von Kern. Original.

ebenso sicher, und der Kern zeigt sich amöboid beweglich (Fig. 45). Dieses Extrem ist mit den Netzknotenkernen, aus denen es sich bei hierhergehörigen anderen Kernarten oft



Fig. 45. Ei von Spinther miniaceus (Annelid.). Nach dem Leben. k Kern mit Nucleolus darin. Nach Korschelt.

nachweisbar entwickelt, durch alle Uebergänge verbunden. Formen mit Netzknoten nur an der Kernmembran und sehr chromatischen Nukleolen stehen sehr oft am Anfang der Entwickelungsreihe; andere mit fein verteilten („zerstäubten") Chromatinkörnern oft in der Mitte (vgl. Fig. 46a und b).

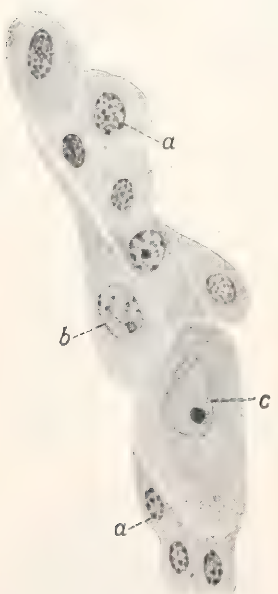


Fig. 46. Gruppe von Ganglienzellen aus dem Bauchmark von Epeira (Spinne). a, b, c drei Ausbildungstypen des Kerns, unter steigender Größe zum Bläschenkern (c) hinführend.

Nicht alle Bläschenkerne erreichen das oben geschilderte Extrem, die anderen bleiben auf früherer Stufe stehen, entweder noch mit einer Art spärlichem Gerüst, wie bei vielen kleineren Eikernen (Hydra, Kleinenberg, Maus, O. Hertwig) im Leben beobachtet; oder, namentlich Ganglienzellen- und wieder Eikerne, gerüstlos und flüssig, doch mit größeren oder kleinen Granulis (Fig. 46c). Deren Natur ist häufig schwer bestimmbar. Sie färben sich meist acidophil eher als basisch; vielleicht sind es andere Zustände oder Umwandlungen der Nukleoproteide. Diese fehlen übrigens nach Analyse (von Hühner- und Fischeiern, Plimmer und Scott) auch dem extremen Eikern wahrscheinlich nicht. Und da alle diese Kerne bei ihrer Herausbildung stark wachsen und flüssiger werden, ist an gelösten Zustand jener zu denken. Nach anderen befänden sie sich in den Nukleolen, deren Zahl sehr vermehrt sein kann (Hunderte); doch widerspricht deren Verhalten und Löslichkeit.

ζ) Der letzte Typus, der Fadenkern, ist nur von den Larven der zweiflügeligen Insekten mit Sicherheit bekannt, wo er den meisten Körperzellen zukommt; es ist indessen für den Makronukleus von Loxophyllum (Infusor) ein ähnliches Verhalten beschrieben worden (Balbiani). Am klarsten ist der viel studierte Speicheldrüsenkern der Chironomuslarve (Mücke. Fig. 47).

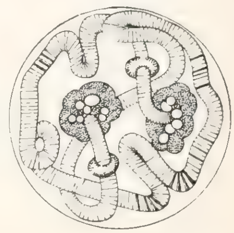


Fig. 47. Speicheldrüsenkern von Chironomus pl. (Mücke); ein Kernfaden und 2 Nucleolen. Nach Balbiani. Aus O. Hertwig.

In einem anscheinend membranlosen Flüssigkeitstropfen liegt ein lebend sichtbarer dicker gewundener Faden, aus basichromatischen und achromatischen Querscheiben in alternierender Lagerung zusammengesetzt, und mit einem oder beiden Enden in einem oder zwei Nukleolen verankert. Diese enthalten gewöhnlich kleine Vakuolen, ihre Färbung ist typisch — aber sie lösen sich z. B. in 10proz. Kochsalz und konzentrierter Salzsäure schließlich, entsprechen also nicht ganz den eigentlichen Nukleolen (doch auch nicht etwa dem Chromatin, wie ihre Unlöslichkeit in Trypsin beweist [Herwerden]). Die Querscheiben des Chromatins zeigen dagegen normales Verhalten. Der Faden entwickelt sich durch bündelweise erfolgende Parallellagerung von Gerüststrängen und Verschmelzung der Chromogranula (Fig. 48a

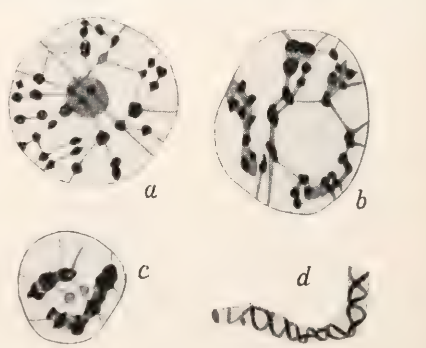


Fig. 48. Schnitte durch den Speicheldrüsenkern von Chironomus. a und b zwei Bildungsstadien des Kernfadens aus dem Gerüst der jüngeren Larve. c Uebergang vom Scheiben- zum Spiralenstadium, d ein Stück des Kernfadens mit fertiger Doppelspirale. Nach Alverdes.

und b), was freilich durch Vergleich konservierter Kerne nur zu untersuchen ist. In bestimmtem Alter des Kerns aber entsteht als Ersatz für die Chromatinscheiben eine Spirale aus zwei chromatischen Fäden an ihm, die eine achromatische Achse umwickelt (Fig. 48c und d) — eine transitorische Bildung wohl nur. Form, Entstehung und Strukturumwandlung erinnern jedoch gleichmäßig lebhaft an die Umgestaltung des Chromatins der normalen Gerüstkerne bei der Kernteilung, so daß dadurch die Bilder typischem Geschehen genähert werden, und man von einer Art Verharren in Teilungsstruktur bei diesen Kernen reden kann.

Die anderen, kleineren Kerne des Typus zeigen die Schlingen des oder der Fäden dichter gedrängt. Ob alle ähnliche Nukleolen besitzen, konnte darum noch nicht entschieden werden.

2. Chromatin und Chromosomen. Bei der verbreitetsten Fortpflanzungsart des Kerns, der Mitose oder Karyokinese, löst sich meistens die Kernmembran, die Grundsubstanz vermischt sich mit dem Cytoplasma, der Nukleolus verschwindet, und es scheint dann der Kern allein durch Chromatingebilde repräsentiert, Chromosomen genannt, die in Teilung treten. — Wenn aber gleichzeitig viele Kerne aus einem oder wenigen entstehen, was bei Protozoen (aus der Klasse der Sarkodinen) wahrscheinlich häufig vorkommt, kann es sogar geschehen, daß geraume Zeit früher schon der Kern sich öffnet und einen Teil oder alles Chromatin ausstößt (Fig. 87a, b), während zugleich an seiner Stelle (wenn er ganz verschwindet), oder um ihn, körnige oder netzige Massen von Chromatincharakter erscheinen — man nennt sie (Gameto-) Chromidien; dann fehlen anscheinend individualisierte Kerne zeitweise diesen Zellen vollkommen, und da die Chromidien bald durch Zusammenziehung ihrer Teilchen um viele Verdichtungszentren (Fig. 87c) kleine Kerne aus sich hervorgehen lassen sollen, entsprächen sie selbst virtuell einer Anzahl von Kernen, wobei die Frage offen bleiben kann, wieweit solche in ihnen, oder etwa schon vorher im Kern, präformiert worden waren.

Diese beiden Tatsachenreihen können uns zu der Vorstellung führen, das Chromatin für den wichtigsten, den eigentlich repräsentativen Bestandteil des Kerns zu halten, um dessenwillen Kerne überhaupt existieren.

Eine starke Stütze findet nun dieses Theorem in genauerer Auswertung der Vorgänge bei der Mitose. Sie verläuft ganz einheitlich in vier Phasen (vgl. Fig. 133). Während der ersten oder Prophase entstehen im Kern die Chromosomen als einer bis viele chromatische Fäden, die einen Knäuel formen (Mutterknäuel oder Spirem). In der zweiten, der Metaphase, treten sie als scharf voneinander gesonderte Kernschleifen (Chromosomen) in Beziehung zu der zwischen zwei Tochtercytocentren ausgespannten achromatischen „Spindel", und ordnen sich in deren Mitte zur Aequatorialplatte, wobei sie manchmal eine Sternfigur oder Aster (Mutterstern) bilden. In diesem Stadium spätestens erweisen sie sich als der Länge nach gespalten. Die folgende, die Anaphase, führt nun diese Spalthälften jeden Chromosomes, die Tochterchromosomen, nach den zwei entgegengesetzten Spindelpolen hin, wo sie diesen benachbart je eine gekrümmte Tochterplatte (manchmal Tochterstern oder Diaster) darstellen, jede von beiden an Zahl den noch ungespaltenen des Aster also gleich — doch ist dies ein Moment, das Ausnahmen erleidet. Eine Verkürzung der an die Chromosomen ansetzenden sogenannten Zugfasern bewirkt dem Anschein nach die Bewegung. Ohne weitere Ortsänderung läßt nun die Telophase in recht verschiedener Weise je einen Tochterkern entstehen, wobei ein knäuelartiges Stadium, Dispirem oder Tochterknäuel, oft durchlaufen wird. — Man sieht, es werden hier Präzisionsmechanismen kenntlich für unser Auge, wie sie im Zellenleben sonst nirgends sichtbar sind, eine kleine Maschine wird aufgebaut, die nach der Teilung wieder verschwunden ist: ihr Zweck kann nur genaue Trennung der beiden Garnituren von Tochterchromosomen und Vereinigung einer ganzen Garnitur in je einen neuen Kern sein (Roux).

Dies läßt uns jenen Chromosomen eine besondere Bedeutung zumessen. Und ihre weitere Analysierung hat in der Tat eine solche Fülle von Eigengesetzlichkeiten an ihnen beobachten lassen, daß die Fähigkeit, sie zu bilden oder zu beherbergen, zum interessantesten Charakterzug des Kerns geworden ist. Wir müssen sie deshalb hier genauer betrachten.

2a) Die Entstehung der Chromosomen in der Prophase aus dem „Ruhekern", wie man meist sagt, zeigt an fixierten Zellen recht verschiedene Bilder; lebend konnte sie noch nicht studiert werden, — erst das fertige Spirem ist auch ohne Fixierung deutlich sichtbar. Wir wollen hier zunächst nur das tatsächlich Vorliegende analysieren und auf Deutungen erst später (II 2 h) eingehen.

α) Besonders klar sind die Netzknotenkerne, vor allem der Amphibienlarven. Von Stadium zu Stadium kann man am Fixierten Aenderungen des Gerüsts verfolgen, die es

direkt in Chromosomen überführen. Zuerst nehmen längere Abschnitte darin gleichmäßigere Dicke an, indem die Knoten ihre Substanz auf benachbarte Fadenstrecken zu verteilen scheinen. Dann verschwinden allmählich die sie verbindenden Zweige (Fig. 49),

a



b

Fig. 49. Zwei Kerne aus dem Peritonealepithel der Salamanderlarve, fixiert und gefärbt. a Ruhender Kern, b im Beginn der Prophase. Nach Flemming. Aus Gurwitsch, Zelle.

so daß sie als gleichmäßig dünne reinchromatische Fäden ohne Zwischenbrücken allein übrigbleiben, deren „winkelige Knikkungen" noch an die Abzweigungsstellen erinnern (Fig. 50). Fraglich ist nur, ob es

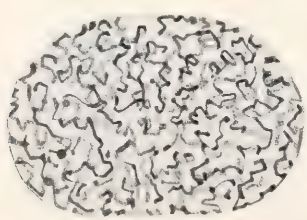


Fig. 50. Epithelkern aus dem Kiemenblättchen der Salamanderlarve: nächstes Prophasestadium (frühestes Spirem), hier und da beginnende Spaltung der Fäden. Nach M. Heidenhain.

sich um einen einheitlichen Spiremfaden handelt, oder ob die Chromosomen bei Bildung schon isoliert sind. Hier, und auch sonst in den meisten Fällen dürfte das Letzte zutreffen; doch auch das andere wird hier und da bestimmt behauptet, und Bilder wie Figur 51a im Vergleich mit b lassen sich kaum anders deuten. Sicher ist, daß die Fadenknickungen bald in wellige Biegungen übergehen und dann verschwinden, womit das Stadium des dünnfadigen oder dichten Knäuels erreicht ist. Von hier ab

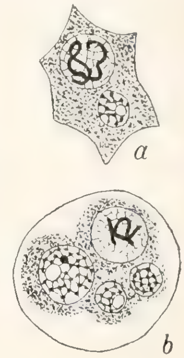


Fig. 51. Kernteilungsstadien im Pansporoblast von Syhaeromyxa (Myxosporid.). a einheitlicher Spiremfaden, b zwei Prophasechromosomen. Nach Schröder.

wird Verdickung und gleichzeitige Verkürzung der Fäden besonders augenfällig; sie beherrscht aber schon vom ersten Erscheinen bis mindestens zur Metaphase die ganze Bildungsgeschichte. Im lockeren oder dickfädigen Knäuel tragen die Fäden dann bereits Chromosomencharakter.

Es kommt aber auch vor, daß Verzweigungsstellen oder Astabschnitte an den Fäden bis in spätere Prophase kenntlich bleiben (Fig. 52); dann wird die supponierte

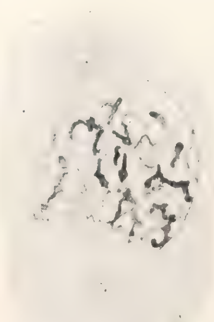


Fig 52. Frühe Prophase eines Furchungskerns von Cerebratulus lacteus (Nemertine). Nach Bonnevie.

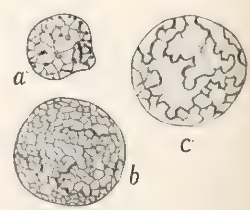


Fig. 53. Vorkerne von Ascaris meg. (Spulwurm) in drei Stadien der Spirembildung. Nach Boveri.

Gerüstabstammung besonders deutlich. Ein eigentliches Spirem kann dabei ausfallen. So langfädig und charakteristisch wie bei Salamanderlarven ist es überhaupt selten (Fig. 53).

Andererseits ist es etwas Häufiges, daß man die Chromosomen schon jetzt, ja schon beim ersten Erscheinen im Gerüst gespalten findet. Dem folgenden Typus kommt übri-

gens diese verfrühte Verdoppelung ebenfalls hier und da zu.

β) Auch bei Granulakernen, und nicht selten bei Protozoen (Sporozoen Fig. 54),

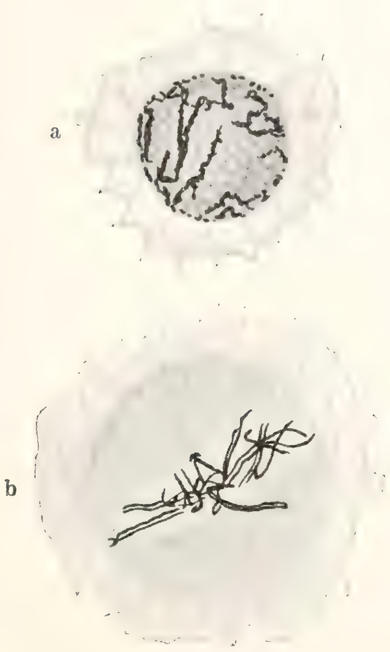


Fig. 54. Frühe Prophase (a) und Metaphase (b) bei Monocystis rostrata (Gregarine) Nach Mulsow.

erscheinen im Gerüst die stark färbbaren Strecken, und heben sich von den achromatischen Lininfäden um so schärfer ab. Wenn der Faden glatt ist, läßt sich über genetische Beziehungen zu den Chromogranulis nichts Bestimmtes aussagen. Ist er aber selbst zunächst aus Körnern zusammengesetzt, wie es nicht selten der Fall ist, so kann man oft zu der Vorstellung kommen, daß die Chromogranula sich aneinanderfügten, um ihn zu bilden (Fig. 55), was ja mit den Vorgängen am Netzknotenkern gut übereinstimmen würde.

Trotzdem trifft dies sicher zum mindesten nicht allgemein zu. An sich bietet die Idee von der freien Beweglichkeit der Körner im Gerüst große Schwierigkeiten; mindestens müßte das Linin in solchen Fällen andere Eigenschaften zeigen, wie wir es sonst annehmen. Die Körner in den Fäden sind weiter nicht selten viel kleiner wie die noch vorhandenen Chromogranula. Und endlich zeigen so viele Kerntypen in der Prophase eine Chromatinvermehrung, daß man geneigt sein wird, dies zu verallgemeinern.

Am deutlichsten ist sie bei sehr chromatinarmen und sehr chromatinreichen Kernen zu beobachten. Im letzten Fall, z. B. bei den roten Blutkörpern der Salamanderlarve, deren massiger Kern mit gedrängten Chromatinbrocken gefüllt ist, übertrifft das Volumen der Metaphasechromosomen dasjenige des Kerns um ein Vielfaches. Andererseits treten die Chromosomen, z. B. der Keimmutterzellen, großer Kerne, die zwischen Gerüst- und Bläschentypus mitten inne stehen, und so mancher Protozoenkerne oft als lange achromatische Fäden mit kleinsten chromatischen Körnern in Abständen zuerst hervor (moniliforme Kernschleifen, vgl. Fig. 67), und man kann diese Körnchen bei Verkürzung der Fäden unter Annäherung zugleich erst heranwachsen sehen. Vor allem aber gibt es bei niederen Protozoen (Wurzelfüßern) fast chromatinlose Kerne (über Karyosomchromatin s. Nukleolen), und hier kommt es gleichwohl oft zur Bildung freilich kleiner Chromosomen, die erst in der Metaphase den Höhepunkt der Chromatizität erreichen (Fig. 160). Und ganz eklatant ist diese „Anachromase" (Vejdovsky) meines Erachtens am Bläschenkern der Radiolarien, wo an Stelle weniger chromatischer Fädchen und Körnchen (unsicher dazu, ob vital präformiert), viele hundert großer Chromosomen treten, in einer besonderen radiären Anordnung von Anfang an.

γ) Sehr abweichend von den besprochenen sind die Bilder bei der Chromosomenentstehung der großen Eikerne. Man findet darin, am schönsten entwickelt bei den größten, z. B. den Haifischen, zarte fast achromatische, oder eher oxychromatische, Gebilde, die meist als Lampenbürsten bezeichnet werden. Ein Stiel, in jüngeren Stadien mehr eine Reihe von Knöpfchen oder Scheibchen, locker aneinander gefügt, trägt einen Besatz feinster Fädchen, die in



Fig. 55. Prophasestadien der Entodermzellen von Gonionemus (Meduse). Nach Bigelow.

die Niederschlagsnetze der Grundsubstanz übergehen (Fig. 43). Vielleicht ist das Ganze nur die Ausfällung einer Verdichtung in dieser Grundsubstanz. Später ist der Stiel solide, die Fiederchen oft Schlingen, und besser nach außen abgesetzt. Eine andere Deutung hält jetzt das ganze Gebilde für einen einzigen stark geschlängelten Faden (Einzelknäuel Haecker). Kurz vor der nächsten Teilung des Kernes findet man sie als kurze, glatte Chromosomen mit normaler Färbbarkeit wieder, von höchstens $^1/_{10}$ ihrer ersten Länge. Es wäre hier also die überall bestehende Verkürzungstendenz auf die Spitze getrieben; — die Anachromase normal. Neu aber ist die augenscheinlich damit Hand in Hand gehende Volum- und wohl auch Massenverminderung in der Verkürzungsphase, woraus ein Gegensatz zu chromatinreichen Kernen hervortritt.

Ganz ähnliche Verhältnisse sind für viele größere Keimbläschen, von Würmern und Mollusken, Insekten und den meisten Wirbeltiergruppen bekannt geworden, und selbst Protozoenbläschenkerne zeigen Anklänge (Gregarinen, Léger; Hämogregarinen, Reichenow). Allen ist auch gemeinsam das Mißverhältnis zwischen Kerngröße und den dagegen winzigen Chromosomen (Fig. 56).



Fig. 56. Erste Teilung des eiähnlichen Bläschenkerns von Monocystis rostr. (Gregarine) zur Bildung der Geschlechtsgeneration. Die kleine Spindel beansprucht nur einen kleinen Teil der Kernsubstanz, deren große Masse wird abgetrennt und verschwindet später im Cytoplasma (von diesem ist nur ein Ausschnitt dargestellt). Nach Mulsow.

Es stimmt das gut zur Auffassung dieser Kerne als über ihre eigentliche Größe hinaus gebläht. Eine Entstehung der Chromosomen durch Sammlung aus einer Flüssigkeit wäre danach anzunehmen.

Aber wir wissen nicht, wie die Lampenbürsten sich bilden. Auf wenig früheren Stadien sind sie häufig nicht zu finden. Gleichwohl spricht vieles dafür, daß sie Umwandlungsprodukte vorher schon entstandener Chromosomen sind, und daß wir eben nur den zweiten Teil einer Prophase geschildert haben. Denn ehe diese Kerne sich blähen, entstehen in ihnen aus einem Gerüst Chromosomen, die nach später zu erwähnenden Vorgängen (II 2 f α) für unsere Beobachtungsmittel unkenntlich werden, ohne daß eine Metaphase erfolgt ist. Bei kleineren Eikernen sollen Spuren von ihnen bestehen bleiben: diesen fehlen später die Lampenbürstenformen. So wären also die Keimbläschen als Kerne, in einer langdauernden Prophase befindlich, aufzufassen (was uns an die Kernfadenkerne erinnert); und wir müssen damit vielleicht rechnen, daß Chromosomen vorhanden sein können, auch wenn wir sie mit unserer Kunst nicht zu greifen wissen.

2b) Bau der Chromosomen. Die Chromosomen können in vielen Zellen lebend mit leichter Mühe gesehen werden, als starkglänzende weißliche Fäden, Stäbe oder Körner. Stets sind sie vor Beginn der Längsspaltung drehrund, und in einer Achse am längsten. Doch gibt es ihrer, besonders bei Protozoen, bei denen die Hauptachse die anderen wenig übertrifft. Im Spaltungsbeginn werden sie meist abgeplattet; sie legen sich dann (oder vorher) so in die Aequatorialplatte, daß ihre Längsachse dieser, ihre Kompressionsebene der Spindel parallel gerichtet ist.

Ihre Form ist im übrigen sehr wechselnd. Denn sie sind plastisch, festflüssig; man hat sie unter dem Einfluß von Reagentien sich stark verkürzen und wieder ausdehnen sehen, was sogar dafür spricht, daß Oberflächenspannungsänderungen an ihnen noch zur Geltung kommen. Auch die Bewegung in der Anaphase deformiert ihre Spalthälften: je nach Ansatz der sogenannten Zugfasern in der Mitte, oder dem Ende näher, werden sie in U-Formen oder Haken umgestaltet, während die Stabform bestehen bleibt, wenn diese Fasern an einem Ende anfassen. Doch gibt es auch von Natur, schon in Metaphase, zum U gekrümmte und sonst gebogene Elemente.

Sie sind stets ausgesprochen basophil, mit Bevorzugung der Hämatoxylin- und Karminfarben, sowie des Safranin z. B., und färben sich meist stärker wie das Chromatin des Ruhekerns damit. Nicht immer stimmt ihre Farbenwahl mit diesem überein. Aus einem Gemisch wird er in manchen Fällen etwa Hämatein aufnehmen, die Chromosomen rein safraninrot werden. Es kommt auch an ihnen Mischfarbe hier und da zum Vorschein. Da es sich aber stets nur um zwei basische Farben handelt, wird man hierin kaum mehr als den Ausdruck anderer Dichte oder einer leichten Reaktionsänderung des Kernsafts sehen dürfen. Jeden-

falls wird ihre Substanz bis jetzt allgemein als Chromatin bezeichnet.

Sie färben sich andererseits nicht immer homogen, sondern zeigen eine hellere Grundachse. Diese soll auch vor der Spaltung im Querschnitt kreuzförmig werden können, als Andeutung doppelter Längsteilung, dann in eine Ebene komprimiert die färbbare Rinde durchschneiden und so die Spaltung eröffnen. Nur an den größten Typen ist dies beschrieben worden — freilich nicht unbestritten. Der Gegensatz von Rinde und Mark an sich ist aber manchmal unverkennbar, z. B. bei Radiolarien, wo die Achse sogar frei zutage treten kann (Borgert). Auch hieraus braucht indessen, wie oben, kein tiefgreifender Substanzunterschied gefolgert zu werden.

Die Löslichkeitsprüfung führt uns in diesen Fragen weiter. Sie ergibt im allgemeinen völlige Uebereinstimmung mit dem Ruhechromatin. Verdünnte Alkalien und konzentrierte Salzsäure löste die ganze Masse des Chromosoms; kaltes Wasser läßt sie quellen, heißes bringt sie oft in Lösung. Sie möchte also. in demselben Maße wie jenes Chromatin, Nukleoproteide enthalten. Man hat freilich aus ihrer stärkeren Färbbarkeit schließen wollen, daß sie nur aus Nukleinsäure bestünden. Aber ihre häufige Löslichkeit in Pepsinsalzsäure, mehr noch, daß sie die Millonsche Reaktion geben (Heine), die nur von einem Eiweißpaarling herrühren kann, schließt diese extreme Annahme aus. Eher wird man an kompliziertere Stoffgemenge glauben dürfen.

Sehr merkwürdig sind nun die Löslichkeitsverhältnisse im Hinblick auf die Entstehung. Das (in konserviertem Zustand mindestens) so widerstandsfähige Linin fehlt augenscheinlich in ihnen. Es müßte aber durchaus darin stecken, wenn wir die Bildungsgeschichte der Netzknotenkerne oben richtig beurteilt hätten. Offenbar gibt uns also jener Vergleich der Stadienbilderreihe nicht die ganze Wahrheit. Und zwar haben wir hier meines Erachtens den ersten, aber zwingenden Hinweis auf Umwandlungserscheinungen, wahrscheinlich chemische, auch an den Gerüstsubstanzen bei der Chromosomenentstehung: nicht die chromatische Substanz allein spielt hier eine Rolle.

Andererseits treten Unterschiede zwischen den Chromosomen verschiedener Species auch hier deutlich hervor, was freilich mehr an Pflanzenzellen bisher erforscht ist. Heißes Wasser löst nur bei manchen Species, ebenso Pepsin. Um nur ein Beispiel zu geben: konzentrierte Salzsäure läßt Chromosomen der Lärche nur verquellen, löst dagegen glatt die aus dem Endosperm von Iris. Freilich, wenn man sie bei der Lärche durch andere Mittel, etwa Glaubersalz, doch in Lösung bringt, bleibt eine nicht gefärbte Hülle zurück. Bei anderen, z. B. des Salamanders, hat man aus gleichem Grund von einer Art Hohlform gesprochen. Da wäre es denn wohl möglich, daß unsere Differenzen mehr solche der Durchlässigkeit ähnlicher Hüllen sind, die ja für verschiedene Reagentien verschieden sein kann, als der Löslichkeit des Chromatins. Immerhin auch dann Speciesunterschiede!

Solche differente Hüllschichten mögen übrigens vielleicht auch erst durch die Reagentien zustande kommen. Aber wirkliche Strukturen mit sicherer vitaler Existenz sind doch an einigen Chromosomenarten bekannt. Es handelt sich um stark basichromatische Spiralfäden, der Chromosomensubstanz an ihrer Oberfläche eingelagert (Fig. 57). Ein Faden ist es

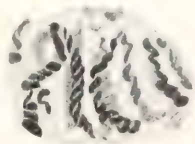


Fig. 57. Telophase eines Spermatocytenkerns bei Amphiuma spec. (Amphib.). Polare Anordnung der Chromosomen; Chromatinspiralen an ihnen. Nach Bonnevie.

meistens, nach einer Angabe (K. C. Schneider) wären es bei Salamandra ihrer zwei. In Metaphase ist diese Erscheinung verschwunden; später wird sie wieder deutlich, worauf wir zurückkommen (II 2 h VI). Nur Vejdovsky läßt ihre Substanz auch in der Metaphase erhalten bleiben, indem die Touren sich dicht aneinanderlegten, die Spirale in Stücke ginge, und diese jedes einen Ring bildeten. Diese Ringe träten als Anschwellungen deutlich hervor. Sie würden von der Spaltung alle halbiert. In der Tat ist es schwer, sich vorzustellen, wie eine solche scharf abgesetzte Substanz resp. Strukturelement am fertigen Chromosom ganz verloren gehen sollte, und man wird geneigt sein, das meist behauptete Verschwinden auf Verwischen der Lichtbrechungsunterschiede zurückzuführen. Jedenfalls erkennen wir hier schon, daß Chromosomen nicht einfach Ansammlungen eines Stoffes sein können.

Von der biologischen Bedeutung dieser Struktur später. Hier nur, daß ihre Anordnung an der Oberfläche und Formung gleicherweise an formerhaltende Strukturteile erinnert, die wir schon (I 2 c γ) besprochen haben. So könnten uns diese Spiralen die gestreckte Figur der Kernschleifen bei halbflüssigem Aggregatzustand vielleicht erklären. Nur wissen wir noch nicht, ob sie auch bei den kleineren Chromosomenarten vorhanden sind.

Eine Art Struktur ist es auch zu nennen, wenn bei manchen Kernen, besonders der

Gliedertiere, die in der Entwicklung ja häufige Perlschnurform (s. unter II2$\alpha\beta$) sich beim fertigen Chromosom erhält. In der Regel ist es nur am Konservierten zu sehen, doch hier und da soll sie auch lebend deutlich sein. Es können der Anschwellungen aber viel weniger sein, wie im frühen Prophasestadium, und meist sind sie dicker; sie mögen also durch Verschmelzung kleinerer zustande kommen (Fig. 58 D bis G). Ihre Zahl pro Chromosom in dessen fertigem Zustand



Fig. 58. Bildung der Chromosomen in den Spermatogonien (A und B), und der Tetraden in den Spermatocyten (C bis H) von Ascaris meg. bival. In A bis C die ganzen Zellen, in D bis H nur die Kerne dargestellt. Nach Brauer. Aus Korschelt und Heider.

scheint nicht überall ganz konstant. Wir nennen die Anschwellungen Chromomeren, da sie ja bei ihrem Erscheinen deutlich getrennt sind. Am fertigen aber scheint die Gliederung eine nur äußere, nicht durchgreifend.

Besonders an solchen Chromosomen hat man in ihrer Substanz kleinste Körnchen herausgefärbt, Basichromiolen, die denen des Ruhekerns entsprechen. Auf ein Chromomer können eine ziemlich bestimmte Anzahl davon treffen, z. B. sechs bei Batrachoseps (Fig. 170), hier in zwei Reihen gelegen. Im Prophasenkern sieht man nun nicht selten die färbbaren Gerüststrecken oder Chromosomenanlagen aus ähnlichen Körnchen in Mengen ganz zusammengesetzt. Darum meinen manche, die Chromiolen des Ruhekerns häuften sich zusammen und bildeten so, in eine Grundmasse (Chromoplasma) eingebettet, das eigentlich wesentliche der Kernschleifen. — Es ist demgegenüber wie beim Ruhekern (II1b), die Unsicherheit ihres vitalen Vorhandenseins zu betonen. Dazu tritt hier ein neues Argument. Um nach der Teilung des Chromosoms (und des Kerns) für die nächstfolgende Mitose wieder teilungsfähige Chromosomen in genügender Anzahl liefern zu können, müßten diese Basichromiolen sich während der Zwischenzeit stark vermehren. Es ist aber überhaupt noch nicht gelungen, sie in Teilung begriffen zu finden (Heidenhain), — ganz im Gegensatz zu allen sicher präformierten aktiven Grundelementen der Zellen.

2c) Zahlengesetz. Zur Basis unserer Anschauungen von der Bedeutung der Chromosomen, und damit für die meisten neueren Vererbungstheorien, ist zweifellos die Erkenntnis von der Zahlenkonstanz der Chromosomen bei den einzelnen Species geworden. Sie betrifft mit seltenen Ausnahmen sämtliche Zellen in sämtlichen Individuen einer jeden Art. Auch die Ausnahmen bestätigen sie, wie wir sehen werden, zumeist; denn sie erscheinen fast alle nicht regellos, sondern tragen Plan und Sinn für uns schon in sich. Wirkliche atypische Abweichungen sind äußerst selten, viel seltener, wie man bei irgendwelchen Zahlengesetzlichkeiten an Lebewesen erwarten darf. Sie schwanken dazu nicht in der Weise freier Variabilität um einen häufigsten Mittelwert bei dem betreffenden Individuum, sondern weichen von der Normalzahl in einer Richtung fast immer ab. Z. B. fand Montgomery unter Hunderten von Mitosen bei Euschistus einmal 13, viermal 15 statt 12; Payne im ganzen 3 Zellen mit 13 statt 12 bei Largus (Wanzen). Nur bei ein paar Species, von außerordentlich viel Untersuchten, scheint die Schwankung ein wenig häufiger (Salamandra, Metapodius); doch sind z. B. beim Salamander die Schwierigkeiten der Zählung wegen Länge und ungeeigneter Lagerung der Elemente schon sehr groß.

Die beobachteten sogenannten Normalzahlen liegen zwischen 2 und etwa 1600. Weitaus die meisten halten sich unter 100. Stets sind es gerade Zahlen, wenn wir zunächst nur an Zellen der weiblichen Tiere denken — übrigens in der großen Mehrzahl auch bei beiden Geschlechtern; bevorzugt sind die auch durch 3 teilbaren Ziffern. Die einzelnen Zahlen sind ziemlich regellos über das tierische System zerstreut. Zwar kommen die niedersten, 2, 4 und 8 besonders bei relativ niedrig stehenden Tieren vor, aber daneben findet sich stets in derselben Gruppe auch höhere Anzahl. Von Protozoen zeigen einige Sporozoen mit 2 resp. 4, parasitische Infusorien (Opalina, Anoplophrya) mit 6 und 8 sich an der unteren Grenze; aber bei Einzelligen findet man auch das höchste isoliert stehende

Extrem, mit 1200 bis 1600 (Radiolarien); und die häufigsten Zwischenzahlen von 16, 24, 32 sind gleichfalls vertreten (z. B. Infusorien). Durchgehend dieselbe Anzahl innerhalb ganzer Familien oder Ordnungen kommen vor (14: Pentatomiden unter den Wanzen; 24: Grillen und viele Feldheuschrekken; 34: Laubheuschrecken — die letzten mit je einer Ausnahme). Aber andererseits gibt es Arten, die in zwei Stämme mit verschiedenen Zahlen zerfallen, rein vererbend, so daß man genötigt ist, für sonst völlig gleiche Tiere zwei verschiedene Species resp. Varietäten aufzustellen: Ascaris megalocephala var. bivalens mit 4, var. univalens mit 2; Artemia Spez. mit 42 und 84 (abweichend allerdings im Fortpflanzungsmodus); vielleicht auch Thyanta mit ca. 16 und 28. Nur bei Cyklopiden, Copepoden des süßen Wassers, hat sich eine Beziehung zum System herausgestellt, indem die von der Wurzel der Gruppe entferntesten Arten zweier Untergattungen kleinere Zahlen wie ihre phyletischen Aszendenten besitzen (Braun).

β) Mit alledem wäre nun zunächst nur ein neues eigenartiges Speciescharakteristikum gegeben. Erst Experimente über künstliche Aenderung der Normalzahl stellen die Bedeutung der Tatsache ins rechte Licht. Sie sind ausführbar mit Benutzung der Befruchtungserscheinungen. Befruchtung geschieht ja durch Verschmelzung (Copula) zweier Kerne, des männlichen und weiblichen „Vorkerns", (deren sogenannte reduzierte Chromosomenzahl uns hier noch nicht kümmert — s. u.) zum Synkaryon oder Furchungskern (bei Metazoen liefert er durch Teilungen die Kerne des Embryos); es können indessen auch die Vorkerne nach Aneinanderlagerung sogleich zusammen eine gemeinsame Teilungsfigur bilden, so daß erst die beiderseitigen Teilhälften verschmelzen. Nun kann man es erzielen, daß der männliche Kern, später herantretend, ganz mit einer Hälfte des vorausgeteilten weiblichen kopuliert: dieses Synkaryon erhält natürlich doppelt so viel Chromosomen wie der andere Kern. Da hat sich nun gezeigt, daß die ganze Deszendenz des ersteren die doppelte Zahl beibehält, wie die Deszendenz des anderen die einfache. — Oder man kann Doppelbefruchtung, also zwei männliche Kerne einführen; jeder bringt sein Cytocentrum mit, eine Teilung mit vier Centren muß nach deren Verdoppelung (s. III 1) eintreten, und da beide Kerne mit dem weiblichen vorher kopulieren können, werden dann die Chromosomenhälften dreier Kerne auf vier Pole verteilt. So ist es geglückt, ganz atypische Zahlen zu erzielen: auch sie kehren in den Abkömmlingen stets wieder. Sehr instruktiv sind u. a. Bastardierungen zwischen Tieren von verschiedenen Zahlen, wie es auch die Natur z. B. bei Ascaris bival. und unival. häufig ausführt — die Nachkommen in allen Zellen mit der Summe aus väterlicher und mütterlicher („reduzierter", s. unter **II 2 f** α) Zahl!

Es erfolgt also keine Regulation, wie sonst für die Organe der Tiere meistens, für die Organellen der Zellen in der Regel; keine feste spezifische Norm besteht. Wir können vielmehr formulieren: es gehen in der Prophase aus einem Kern soviel Chromosomen hervor, wie in der letzten Telophase in ihn eingegangen sind (Boveri). Dies ist eine Gesetzlichkeit, von der noch keine Ausnahme gefunden ist — das eigentliche Grundgesetz der Chromosomenlehre.

2d) Wachstumsregeln. Die Erklärung für unser Gesetz könnte einfach scheinen: Soviel Chromatin, wie ein Kern erhält, liefert er in der nächsten Prophase wieder zur Chromosomenbildung. Wie aus einer bestimmten Quantität Mutterlauge einer gegebenen Konzentration stets gleichviel Kristalle hervorgehen! Und an der Möglichkeit solcher Anschauung, die wirklich von einigen Forschern vertreten wird, ändert sich auch nichts Wesentliches, sobald wir daran denken, daß Chromosomenhälften in den Kern eingehen, und doppelt so groß, selbst imstande jenen gleiche Hälften zu bilden, wieder herauskommen. Man kann sich leicht einen (chemischen) Metabolismus vorstellen, durch den das Chromatin ständig vermehrt wird, bis Ueberschreitung einer von der Natur des Kernes gesetzten Höchstgrenze automatisch Chromosomenbildung auslöst. Dann würden die Chromosomen in engster Abhängigkeit vom Kern, etwa seiner Größe z. B., stehen; der „Kern" regelte ihre Menge und ihr Wachstum.

Die eben geschilderten Experimente zeigen es anders. Es besteht wohl eine Proportionalität zwischen Kerngröße und Chromosomen — aber die Abhängigkeit verläuft in umgekehrter Richtung. Denn wenn wir die Chromosomenzahl künstlich ändern, ändern wir ausnahmslos sekundär die Kerngröße im selben Sinn. Die besprocheneu Embryonen mit ungleichen Zahlen in ihren Hälften oder Vierteln haben stets entsprechend ungleichgroße Kerne in diesen; durchgängig! (Fig. 59). Und zwar ergibt Messung und Berechnung eine Proportionalität zwischen der Größe der Kernoberfläche, resp. in anderen Fällen des Kernvolumens, und der Masse der Chromosomen — der Zahl danach sicher dann, wenn alle gleich groß sind. Es sind also die Chromosomen, die sich in der Telophase den Kern bauen, seine Größe bestimmen. Sein Wachstum erfolgt, bis sie virtuell die

doppelte Größe erreicht haben (Gesetz des proportionalen Kernwachstums).

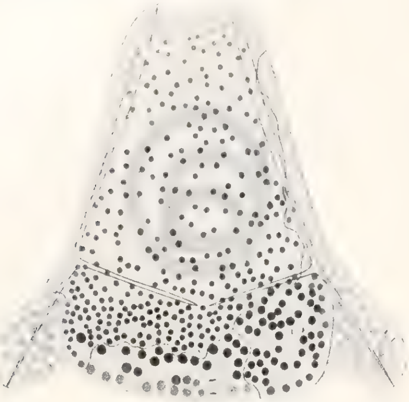


Fig. 59. Normal gestalteter Pluteus (Seeigellarve), aus einem simultan-dreigeteilten dispermen Ei entstanden. Es können 3 scharf abgesetzte Regionen unterschieden werden, von unter sich durchgehend verschiedener, in sich einheitlicher Kerngröße. Nach Boveri. Aus Gurwitsch, Histologie.

Doch, wenn dies praktisch auch am häufigsten verwirklicht ist, — so einfach sind die inneren Abhängigkeiten hier nicht. Schon die sehr verschiedene Größe der Kerne eines Tieres und die Erinnerung, daß alle von einem, dem Kopulationskern abstammen, zusammengehalten, zeigen es. Wenn nach der Mitose dessen Tochterchromosomen in den Tochterkernen zur Größe der Mutterchromosomen heranwüchsen, fort und fort in jeder Generation, und damit ebenso proportional die Kerne selbst, könnten solche Differenzen nicht entstehen. Wir müssen erwarten, die Chromosomen in verschiedenen Kerntypen verschieden groß zu finden; oder aber es besteht im selben Individuum zwischen ihnen und der Kerngröße nicht überall die gleiche Proportion.

Beides trifft zu. Kleinere Kerne haben durchschnittlich (bei derselben Tierart) kleinere Chromosomen, sofern der Strukturtyp der Verglichenen ein ähnlicher. Der erste Augenschein lehrt es an vielen Orten. Exakte Maße besitzen wir aber nur wenig bis jetzt, eigentlich nur von jüngeren Embryonalstadien der Seeigel. Hier hat man z. B. Volumverhältniszahlen von 19,17 für das Zweizellenstadium des Keims, 3,58 für die junge Blastula, 0,4 für die Larve (Pluteus) an den Chromosomen gemessen (Erdmann), und die Kerngröße geht parallel. Die Größenunterschiede können also sehr bedeutend sein; wahrscheinlich sind das aber extreme Zahlen. Ihr Nebeneinanderbestehen bei den Stadien desselben Individuums macht uns aber klar, daß die Wachstumsgröße der Chromosomensubstanz in Kernruhe umregulierbar ist; unter den denkbaren Faktoren ist uns die Dauer der Ruhe (Interkinese) als wirksam bekannt, die ihrerseits von der Wärme u. a. abhängig ist (siehe unter **II 5** b und **VI 1** b α).

Andererseits entsprechen gleichgroßen Chromosomen nicht immer gleichgroße Kerne. Die oben erörterte Proportion besteht wohl in aller Schärfe, aber nur für Kerne des gleichen Gewebes resp. Stadiums ist sie konstant. Von den genannten Altersstufen des Seeigels hat z. B. die Blastula im Verhältnis zur Chromosomengröße viel kleinere Kerne wie die anderen (Godlewski); die Quotiente aus Kernoberfläche durch Chromosomenvolumen verhalten sich in den drei Stadien wie 6,4:1,8:6 (Zweizellen: ältere Blastula: Pluteus. Erdmann). Demnach wären Blastulakerne relativ viel reicher an Chromosomensubstanz als die anderen; und da aus jedem von ihnen mindestens zunächst wieder Chromosomen derselben Größe entstehen, kann man sagen; Kerne und Chromosomen sind bis zu einem gewissen Grade selbständig veränderliche Größen. Wir wissen freilich gar noch nicht, ob dies eine allgemeinere Regel ist. Denn nur das eine Beispiel ist bis jetzt zahlenmäßig analysiert worden. Allein es genügt, einen Ausblick auf eine Art Individuencharakter der Kernschleifen zu schaffen.

2 e) Größendifferenzen (Ungleichwertigkeits- und Kontinuitätshypothese). Sehr verstärkt wird dieser Hinweis durch die Existenz fixierter Größenunterschiede unter den Chromosomen einer Aequatorialplatte; und deren Fortbestehen durch alle oder viele Zellgenerationen eines Organismus.

Es sind einige Insektenordnungen, die hier durch eindeutige Verhältnisse sich auszeichnen, Gradflügler und Wanzen, dieselben Gruppen, deren Zahlenkonstanz durch ihre Gattungen und Arten hin wir kennen lernten. Sie zeigen, am deutlichsten in den Keimmutterzellen, eine Größenabstufung unter ihren Kernschleifen, dergestalt, daß bei manchen Wanzen von jeder Größenordnung nur ein Paar vorhanden ist (Fig. 60), und zwischen den meisten Paaren ziemlich gleichmäßige Größenabstände. Bei anderen Wanzen und den Orthopteren machen sich Gruppen von Paaren bemerkbar, die durch größere Sprünge von den Nachbargruppen getrennt sind. Für Locusta ♂ sind z. B. 7 große, ein mittleres und 8 kleine Paare angegeben (dazu ein Heterochromosom, s. unter **2** f β), für Decticus, ebenfalls eine Laubheuschrecke, doch von abnormer Gesamtzahl, 3 große, 4 mittlere, 4 kleine (+ 1 Heterochromosom).

Das paarige Vorhandensein innerhalb der Gruppen ist meist nicht betimmt zu behaupten, begreiflich, da die Differenzen zwischen den Paaren durch die Sprünge bei gleichem Gesamtabstand der Extreme kleiner

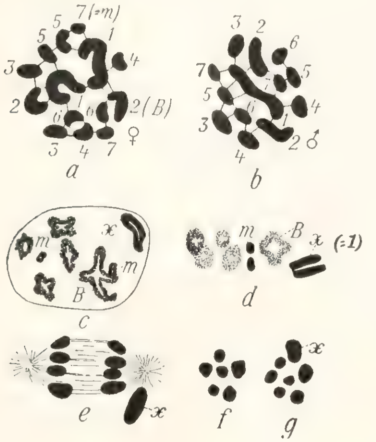


Fig. 60. Diploide und haploide Chromosomengarnituren von Protenor belfragei (Wanze). a Ovogonienäquatorialplatte, b Spermatogonienäquatorialplatte, c Prophase der ersten Reifungsteilung der männlichen Zelle, d Äquatorialplatte derselben Teilung von der Seite, e Anaphase der zweiten Reifungsteilung, f und g deren Tochterplatten von den Polen her betrachtet. x resp. 1 Idiochromosomen, B resp. 2 das größte Autosomenpaar, m Mikrochromosomen. Nach Wilson.

sein müssen. Aber die Zahl in jeder Gruppe ist stets eine gerade, und so wird der Analogieschluß erlaubt sein.

Die Existenz der Sprünge ist es nun andererseits, die uns diesen Schluß auf andere Tiere auszudehnen veranlaßt. Wir finden auch dort meistens Größendifferenzen, aber sie sind zu gleitend, besonders wo die Form der Einzelchromosomen sehr veränderlich durch Plastizität ist wie bei Amphibien, als daß fixierte Abstufung, von einem zum anderen, erkennbar würde. Aber zunächst gibt es einige Ausnahmefälle, für die eine durchgehende Gruppenanordnung festgestellt werden konnte, z. B. Enteroxenos (Schnecke) mit 4 größeren, 9 mittleren, 4 kleinen, oder Alytes (Kröte) mit 3—5—8. Wo nur wenige Chromosomen vorhanden sind, können Größenstufen deutlich sein, wie bei den 2 Paaren von Ascaris meg. bival. Und bei den anderen hebt sich manchmal eine Gruppe heraus, meist aus wenigen Gliedern bestehend, die durch deren besondere Größe oder Kleinheit ausgezeichnet ist. So sind bei Salamandra, dessen längste Chromosomen das Dreifache der kleinsten messen, die 8 größten durch einen deutlichen Sprung von den übrigen getrennt; und so sehr auch die absolute Durchschnittsgröße der Chromosomen einer Mitose hier von Zelle zu Zelle desselben Gewebes schwanken kann, so daß eine Entsprechung von 18 bis 61 Teilstrichen (eines beliebigen Maßstabes) gegen 32 bis 116 in anderen Zellen gefunden wurde: stets war die Kluft zwischen den 8 großen und dem 9. Chromosom klar ausgeprägt (Mewes).

Sehr verbreitet ist der Besitz kleinster Kernschleifen in meist 1 bis 3 Paaren, die unter sich öfters Abstufung zeigen. Der Abstand gegenüber den übrigen ist hier so bedeutend, daß der besondere Name Mikrochromosomen ihnen beigelegt wurde. Auch deshalb übrigens, weil sie bei bestimmten Teilungen (s. unter 2 f α) sich atypisch verhalten; und häufig bei verwandten Arten — ja innerhalb der Art — eine Variabilität der Größe, der Zahl und des Vorkommens aufweisen, so daß man sie als Kennzeichen allmählicher stammesgeschichtlicher Rudimentation von Chromosomen deuten konnte — deren Individualität vorausgesetzt. Sie legen uns den Gedanken nahe, ob Größendifferenz nicht Wesensdifferenz bedeuten könne.

In der Tat treten bei manchen Gruppen (Wirbeltiere, Insekten, vor allem Seeigel) zu Größenstufen noch Formunterschiede hinzu, allerdings erst nach der Metaphase, unter Einfluß der Spindelfaseranheftung, — eventuell also Zug. Merkwürdig ist indessen auch dann, daß es nur einige von allen betrifft, und zwar bestimmte Größen. So findet man bei Echinus unter 36 vier lange Elemente, von denen stets zwei (nicht variabel!) zu Haken gebogen werden; dazu oft 2 kleine als Hufeisen. Strongylocentrotus hat 2 lange Haken — 2 überlange Schleifen aber bei Sphaerechinus werden nie umgeknickt (Baltzer). Das alles ganz regelmäßig in allen Kernen! Da muß doch irgendeine Eigenschaft diese Chromosomen auszeichnen — abgesehen von ihrer Größe —, durch welche die Deformation verursacht wird.

Und es zeigt sich nun schließlich auch dieser ganze Komplex von Abstufungen demselben Erhaltungsgesetz unterstellt, das die fixierte Chromosomenzahl garantiert. Künstliche Veränderung der Kernbeschaffenheit, Versetzung der Schleifen in ein fremdes Medium durch Bastardierung erweist sich zunächst als machtlos; in dem artfremden Ei bildet der Spermakern, mit dessen Kern verschmolzen, seine charakteristisch gestalteten Haken oder Hufeisen aus, und ebenso bei folgenden Teilungen, bis ein krankhafter Prozeß die männlichen Chromosomen alle oder teilweise eliminiert und vernichtet. Erhaltung von Größenstufen ist schwerer nachzuweisen. Wenn aber alle

Chromosomen des einen Partners von anderer Größe sind, wie die des anderen, tritt dies wieder in den Furchungskernen klar hervor (Fig. 61).



Fig. 61. Furchungsteilung eines durch ein Spermium von Fundulus (Fisch) befruchteten Eies von Menidia (Fisch). Die kleineren Menidia-Chromosomen deutlich unterschieden von den väterlichen. Nach Moenkhaus. Aus Haecker.

Diese kurzen Andeutungen genügen uns hier zu der Erkenntnis, daß wir in den Chromosomen wohl charakterisierte Individuen zu sehen haben, die innerhalb eines Kerns zum Teil sogar wesensverschieden sind. Wir haben uns nun aber weiter zu fragen, wie sich die Erhaltung ihrer Eigentümlichkeiten durch die Zellgenerationen der Tiere hindurch erklärt. Individuen an sich (etwa von Kristallen) sind vergänglich, belebte nur haben „Stoffwechsel" und Fortpflanzung. Wenn wir das den Chromosomen zuschreiben dürfen, also eine Kontinuität ihrer Individualität durch die Kernreihe hindurch, wobei ihr Wachstum die Assimilation anzeigt, Spaltung die Fortpflanzung darstellt, dann wäre alles erklärt, was wir bisher von ihnen erfahren haben.

Aber es gibt dafür noch eine andere Erklärungsmöglichkeit. Wir brauchen nur anzunehmen, daß die voneinander in Größe verschiedenen oder sonst ausgezeichneten Chromosomen stofflich anders zusammengesetzt sind wie ihre Nachbarn, und wir verstehen auch bei Vernichtung ihrer Individualität in der Kernruhe, daß sie alle und in gleicher Beschaffenheit in Prophase wiederkehren müssen. Selbst bei Bastardierung und künstlicher Veränderung der Zahlen müßte es gelten: die Stoffe, die eingingen in den Kern, sammeln sich wieder, ein jeder zu einem Chromosom, jeder nach seinem Maß vermehrt, freilich nach einem für uns rätselhaften Mechanismus. Zugunsten dieser Annahme spräche die durch die Deformation in der Anaphase (Haken usw.) an einzelnen tatsächlich festgestellte stoffliche resp. physikalische Verschiedenheit — die allerdings nur für diese einzelnen zunächst gilt.

Wir müssen uns also nach Beweisstücken umsehen, um wenn möglich zwischen beiden Lesarten zu entscheiden. Das Resultat aber sei hier vorweggenommen: beide Ideen bewahrheiten sich. Wir werden die kontinuierliche Erhaltung der Individuen in einigen Fällen gesichert finden, und ebenso in anderen die Verschiedenwertigkeit solcher Individuen, die mindestens manchmal eine stoffliche sein muß. Es sind allerdings nur wenige, zum Teil vereinzelt stehende Tatsachen, die uns den Schlüssel in die Hand geben. Es läßt sich daher nicht bestimmt behaupten, wieweit beide Erkenntnisse verallgemeinert werden dürfen, und im Einzelfall ist es meist nicht gewiß, ob beide Erklärungen, oder eine davon zutreffen. Aber im allgemeinen wird es jedem unglaublich erscheinen, es könnten so gleichmäßig durch das Tier- und Pflanzenreich verbreitete, mit so vielen überall zutreffenden Gesetzmäßigkeiten ausgerüstete Bildungen wie die Chromosomengarnituren in diesen Beziehungen von fundamentaler Wichtigkeit sich wesentlich verschieden verhalten. Wir müssen daher sehr geneigt sein, das, was wir an einigen erkennen, allen zuzuschreiben.

2f) Individualitätsungleichwertigkeit; (zugleich:) reduzierte und abweichende Zahlen. Die Beweise für qualitative Verschiedenwertigkeit der Glieder vieler Chromosomengarnituren finden wir, wenn wir die abnormen und künstlich geänderten Chromosomenzahlen genauerer Betrachtung unterwerfen.

α) Eine durchgreifende Zahlabweichung tritt bei allen Tieren in der Befruchtung hervor. Die zur Kopulation bereiten Kerne, der männliche und weibliche Vorkern, enthalten jeder die halbe Normalzahl: reduzierte oder haploide Zahl (im Gegensatz zur diploiden normalen) wird sie genannt. Der Zweck der Halbierung ist einleuchtend. Denn ohne sie würde das Synkaryon, und damit die aus ihm werdenden Kerne des neuen Individuums, doppelt soviel Chromosomen wie die jedes der Eltern enthalten müssen. Dies zu vermeiden, findet Regulation zur Haploidzahl statt. Es scheint dies ein Widerspruch gegen unseren Erhaltungssatz: daß Regulation nicht vorkomme (s. unter II 2 c); in Wahrheit bilden die Vorgänge dessen schönste Bestätigung, wie wir sehen werden.

Sie stehen inmitten der langwierigen Entwickelungsgeschichte der Keimzellen. Viele Generationen von Mutterzellen folgen zunächst aufeinander: „Spermatogonien" und „Ovogonien". In den späteren beginnt gewöhnlich der Prozeß der Schwellung zum Bläschenkern, mehrere Generationen hindurch anhaltend, während ihn z. B. Ganglienzellen in einem Kernindividuum vorführen (s. unter II 1 f*ε*); „zerstäubtes Chromatin" (Fig. 62)

und Netzknoten nur an der Oberfläche („protobroque“) sind dabei gewöhnlich. Manchmal kann deren Zahl den Chromosomen gleich sein: man spricht dann von Pro-

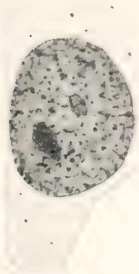


Fig. 62. Junge Ovocyte von der Katze (Embryo). Kernchromatin zerstäubt, Uebergang zu Gerüsttypus; ein Idiochromosom und ein Nucleolus (heller) vorhanden. Nach Winiwarter.

chromosomen (Fig. 63a), und nimmt sie für Kennzeichen einer Chromosomenerhaltung durch die Kernruhe. Wenn von allen Teilungen (deren Zahl übrigens annähernd fixiert scheint), nur noch 2 bis zur Er-



Fig. 63. a Prochromosomen aus der Prophase der I. Reifeteilung von Ancyracanthus (Nematode), b zwei Tetraden von Cyclops gracilis (Copepode). a nach Mulsow, b nach Matscheck.

reichung der funktionsfähigen, sogenannten „reifen“, Keimzelle fehlen, bereitet sich die Reduktion vor. Der Kern zeigt eine frühe Prophase mit sehr feinen, wenig chromatischen Kernfäden, von häufig großenteils parallelem Verlauf: das Leptotaenstadium. Hierauf folgt dann die Phase, die im Zentrum der Erscheinungen steht nach Meinung vieler, die Synapsis (Amphitaen- oder Synaptaenstadium) — wir wollen die Vorgänge so schildern, wie diese Lehrmeinung sie auffaßt und dann erst andere Beurteilung zum Wort kommen lassen.

Die Synaptaenkerne sind schon äußerlich im mikroskopischen Bild dadurch oft ausgezeichnet, daß der chromatische Faden zu einem Knäuel auf einer Seite des Kernraums zusammengeballt ist. Es ist dies häufig ein Produkt des Reagentieneindringens von einer Seite, ist aber auch hier und da am überlebenden Kern beobachtet worden (Wilson, Vejdovsky). Jedenfalls liegt in dieser Erscheinung doch ein Zeichen vor, daß besondere, anderen Prophasen fremde, Bedingungen jetzt herrschen. Deshalb wird sie mit dem eigenen Namen Synizesis belegt (besonders von den amerikanischen Forschern); viele aber fassen sie mit unter den Begriff Synapsis, obgleich nicht alle Synaptaenkerne sie zeigen. — Allen gemeinsam ist dagegen ein deutlich paralleler Verlauf vieler Fäden, und deren Orientierung nach einem Pol, dem „Sphärenpol“ (an dem das Cytocentrum liegt). Bei hervorragend klaren Objekten ohne Synizesis, wie sie viele Wirbeltiere und manche Ringelwürmer darbieten, kann man dort eine Anzahl Fadenenden ansetzen sehen; und zwar sind diese viel dicker wie die anderen, undeutlich doppelt, und gehen am inneren Ende in zwei von den dünneren über, die sich in einem Gewirr von Fäden verlieren: durch deren Zusammenlegen („Konjugation“), beim Leptotaenkern vorbereitet (vgl. Fig. 64a und b), wäre der dicke Stamm entstanden.



Fig. 64. Synapsistadien von Tomopteris onisciformis (Annelid.). a Leptotaenstadium, oben Beginn der Synapsis, b Synapsis, c Bouquetstadium, Anfang der Spaltung, d deren Fortsetzung, vom Gegenpol gesehen. Nach A. und K. E. Schreiner.

Wo die Altersstadienfolge sicher festzustellen ist, zeigen spätere den Stamm verlängert, die beiden Zweige verkürzt. Endlich ist der Gerüstrest verschwunden, alle Fäden paarweise „parallel konjugiert“, oder wie man auch sagt: in Parasyndese oder Parasynapsis getreten. Ihre beiden Enden können dann am Sphärenpol befestigt sein; sie sind in ganzer Länge gleich dick, und manchmal oder stellenweise verschwindet die Duplizität ganz an ihnen: Bouquetstadium (Fig. 64c). Hinsichtlich der Fadenbeschaffenheit, besonders wenn die Polanordnung fehlt, wird der Kern als pachytän bezeichnet. Nun aber tritt deutliche Längsspaltung hervor, unter weiterer Verkürzung der Schleifen, während der Kern inzwischen noch gewachsen ist, so daß Verwechselung mit dem Leptotaenstadium auszuschließen sein soll. Dies wäre das Diplotaenstadium, wieder mehr mit den Kennzeichen normaler

Prophase. Doch sind es nicht wahre Spalthälften von Chromosomen, wie in einer solchen, die hier parallel lägen, sondern je 2 konjugierte Chromosomen, im Begriff sich wieder zu trennen. Allerdings verhalten sie sich nun nicht ganz wie sonst in der Prophase. Die Paarlinge weichen auseinander, — in der Mitte, so daß Ringe entstehen, oder in ganzer Länge, wobei oft Kreuze gebildet werden; oder sie wickeln sich umeinander (Strepsinemfäden, Fig. 65a). Alle verkürzen sich dabei

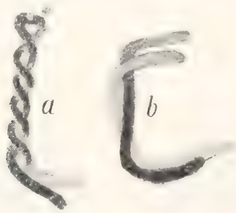


Fig. 65. Längsgespaltene Chromosomen von Auloceros (Radiolarie), in a strepsinemartig gewickelt. Nach Haecker.

in besonderem Maße (die Kontraktion der „Lampenbürsten", s. II 2 a, fällt wohl in dieses Stadium), häufig bis zur Eiform etwa Die so werdenden stark färbbaren kleinen Gebilde liegen oft eine Zeitlang nahe der Kernmembran verteilt (Diakinese des Kerns); sie werden allgemein Tetraden genannt, denn sie zeigen stets 4 Teile oder Anschwellungen (manchmal in Kreuzform) (Fig. 60 c, d; vgl. auch Fig. 58 H), nach unserer Lesart Folge der nun eingetretenen echten Längsspaltung beider Paarlinge (vgl. aber z. B. Fig. 66 und 70c). Es ist indessen die Herkunft der vier meist recht schwer festzustellen.



Fig. 66. Bildung der Tetraden in den Samenzellen von Anasa tristis (Wanze). Nach Paulmier. Aus Korschelt und Heider.

In dieser charakteristischen Form gelangen stets die Chromosomen in die erste der beiden abschließenden sogenannten Reifungsteilungen (vgl. Fig. 100). Indem diese einander unmittelbar folgen, werden in der einen die Paarlinge getrennt (Reduktionsteilung), in der anderen deren Spalthälften (Aequationsteilung), und so die Reduktion der Normalzahl von Individuen erreicht, während man die reduzierte Zahl an Tetraden nur als Pseudoreduktion bezeichnen kann (Genaueres über Reifeteilungen in den Artikeln „Befruchtung" und „Ei und Eibildung"). In dieser Beurteilung des Reifeprozesses und der verschiedenen Bewertung beider Teilungsakte an sich herrscht fast völlige Uebereinstimmung unter der sehr großen Zahl der Forscher auf diesem Gebiet Aber der Bau und das Zustandekommen der Tetraden werden von vielen ganz anders aufgefaßt. Nur die zweite Hauptmeinung sei skizziert.

Die Tetradenvorstufen der Diakinese zeigen nicht selten zwei Parallelfäden mit einer Querkerbe in der Mitte oder gar deutlich zwei hintereinander liegende kurze Paare (Cyklops, Ophryotrocha, Fig. 63b). Es liegt nahe, hierin verfrüht gespaltene Chromosomen zu erblicken, die im ersten Fall durch Telosyndese (oder Telosynapsis) „end to end" aneinander geheftet sind; und dies auf alle Paarlinge zu übertragen, auch wenn eine Kerbe nicht sichtbar ist. Es hängen sich also nach dieser Annahme alle Chromosomen schon vor dem Synapsisstadium paarweise aneinander, oder der einheitliche Spiremfaden wird gleich nur in halb so viel Stücke zerlegt wie sonst (vgl. Fig. 66). Doch soll andererseits noch während der ersten Reifeteilung selbst die Vereinigung geschehen können. Die Synapsis wird dann als verfrühte Spaltung selbst beurteilt, wie solche ja sogar beim ersten Erscheinen der Prophasechromosomen nicht selten schon angetroffen wird. Das Pachystaenstadium bedeutete zeitweises Verschwinden der Spaltung, das gleichfalls auch sonst beschrieben wurde; oder aber es wird im Hinblick auf die Unsicherheit der Altersstadienbestimmung als Beginn des Prozesses betrachtet, dem synaptaenes und dann diplotaenes folgten, wobei das leptotaene dem letzten zeitlich gleich zu setzen wäre (individueller Größenunterschied). Die charakteristischen Bilder der Entstehung des Stammes aus zwei Zweigen in Synapsis werden als einseitiger Chromosomenbildungsbeginn umgedeutet, wobei das Fadengewirr als Gerüstrest oder als Niederschlagsnetz angesehen wird (allerdings hat es mit beiden keine große Aehnlichkeit). Und die wirkliche Bedeutung der Synizesis wäre in Beziehungen der Schleifen zum Cytozentrum resp. dem Plasma zu suchen. Sie kommt ja auch bei parthenogenetisch (ohne Befruchtung) sich entwickelnden Eiern vor, denen Zahlenreduktion fehlt (Ostracoden, Schleip). Gegen die parasyndetische Verschmelzung selbst aber wird geltend gemacht, daß an Fadenstellen, wo die Chromomeren doppelt liegen, das „Linin" einfach sein kann, was mit Spaltung, nicht aber Vereinigung verträglich (Fig. 67); und daß die Chromomeren stets nur paarweise da

wären, fast nie in Ueberzahl in einem Paarling der synaptischen Fäden.

Von der Gegenseite wird u. a. auf Ausnahmen in diesem Punkt verwiesen: ab-



Fig. 67. Moniliforme Chromosomen der Spermatocyten von Hippiscus tuberc. (Feldheuschrecke) in Bouquetstellung, Chromomeren zum Teil schon in Spaltung. Nach Davis.

gehobene Schlingen z. B. an einem der Paarlinge nur, der also länger wäre. Die Querkerbe soll bei ganzen Garnituren nicht in der Mitte sitzen; quergekerbte andererseits auch in anderen Körpermitosen bei manchen Tieren häufig sein — was freilich auch die Tetraden als solche betrifft, die man hier und da, bei Gliedertieren z. B. in Nährzellen, häufig aber in pathologischen Bildungen bei Wirbeltieren, in Körperzellen gefunden hat. Im ganzen hat dies, wie überhaupt reduzierte Zahl in Geweben, wohl mehr den Charakter von Abnormitäten.

Aber genug: die Konjugationskontroverse ist jedenfalls noch nicht lösbar. Wir wollen uns daher mit dem Gesagten begnügen, um so mehr, als es nicht feststeht, ob ihr neben der großen Bedeutung für Vererbungsfragen (vgl. die Artikel „Befruchtung" und „Vererbung") eine gleichgroße für cytologische Betrachtung zukommt. Dagegen sprechen anscheinend die Protozoen. Reduktion ist bei ihnen vielfach beobachtet. Aber synapsis- resp. bouquetähnliche Bilder sind zwar mehrfach beschrieben worden (Collin Anoplophrya, Calkins-Cull Paramaecium, Moroff Aggregata usw.), und ebenso Strepsinemfäden (Haecker Radiolarien, Gläser Amöben), doch ist es bei manchen einigermaßen wahrscheinlich, daß ohne vorhergehende Syndese Reduktion durch Verteilung der (ungespaltenen) Chromosomen an die beiden Pole in der einen Reifeteilung bewirkt werden kann („Primärtyp"), was auch bei Metazoen vielleicht ausnahmsweise vorkommt. Schließlich ist meines Erachtens der Unterschied gegenüber Ophryotrocha mit ihren losen Tetraden nicht groß (s. o.); und andererseits könnten quergekerbte durch Umbiegung zum U und Aneinanderlagerung ihrer Schenkel leicht in den Parasyndesetypus übergehen. Das Nebeneinanderbestehen der verschiedenen Modi hätte somit für uns vielleicht gar keine sehr einschneidende Bedeutung. Das Wichtigste ist uns nicht wie sondern ob Syndese bei der Reduktion (gewöhnlich) erfolgt.

Das können wir nun bejahen. Die Kerne mit abgestuften Größen der Chromosomen helfen uns dazu. Wir fanden dort immer Paare von den Einzelgrößen vor. In den Aequatorialplatten der 1. Reifeteilung aber kann man dieselbe Abstufung unterscheiden, jedoch von jeder Größenordnung nur eines. Oder wo Gruppen waren, etwa 3 Paar kleine darunter, haben wir jetzt 3 kleine allein. Nur Mikrochromosomen bleiben manchmal isoliert, wodurch, bei Anwesenheit eines Paares davon, die Zahl $\frac{\text{normal}}{2}$ + 1 für diese 1. Reifeteilung entsteht (s. „m" in Fig. 60c, d). Doch können sie auch anders, den übrigen gleich, sich verhalten (s. Fig. 75g). Die Synapsen- und die Tetradenbildung der fraglichen Insektenordnungen sind leider nicht durchsichtig genug, um damit zugleich die Frage: Telo- oder Parasyndese zu entscheiden. Aber die Syndese als solche wird sehr wahrscheinlich. Wir pflegen daher die Tetraden als bivalente Elemente zu bezeichnen, um auszudrücken, daß je zwei univalente Chromosome darinstecken. Es zeigt sich aber damit aufs Schärfste, daß wir recht hatten mit der Beurteilung als Individuen, deren Bestand der Kern nicht zu regulieren fähig ist. Denn um die Zahlenreduktion in einem Kern zu erreichen, ist es nötig, daß seine Chromosomen „Spalthälften simulieren" (Boveri) und so in verschiedene Kerne sich verteilen lassen.

Zum anderen kann in der Paarung der Größenstufen ein erstes Beweisstück zugunsten der qualitativen Ungleichwertigkeit der (solcher) Chromosomen gesehen werden. „Individualität" allein genügt hier nicht. Es müssen Verschiedenheiten da sein, derartig, daß sie die Paare sich zu finden lehren. Und es ist nicht einzusehen, wie die Größe als solche dazu geeignet sein sollte.

β) Heterochromosomen. Bei vielen Tieren aus den verschiedensten Gruppen besitzen die Männchen ein Chromosom weniger wie die Weibchen. Für einige Species mit geringen Zahlen z. B. Aphis mit 5, einen Nematoden mit 11 konnte dies auch in allerhand Körperzellen mit Sicherheit gezeigt werden. Am deutlichsten ist es stets in den Spermatogonien mit ihren relativ großen Kernschleifen. Das partnerlose Chromosom ist gewöhnlich das größte (Fig. 60b) oder eines der kleinsten in seiner Garnitur. Es zeichnet sich aber weiter durch zwei Eigenschaften aus. Zunächst geht es in der Kernruhe nicht ins Gerüst ein, sondern bleibt als „Chromatinnukleolus" bis zur nächsten Teilung wenig geändert bestehen; selten bildet es dann eine Art Separatspirem. Bei den Orthopteren

wird es häufig überhaupt nicht in den gemeinsamen Kern aufgenommen, sondern bleibt neben ihm in einer besonderen Vakuole liegen (Fig. 68). Es ist im Gegensatz zu den

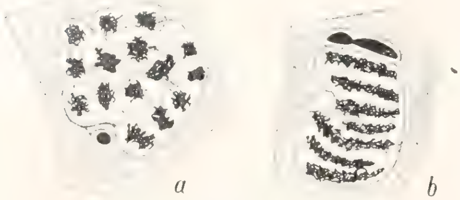


Fig. 68. Spermatogonien-Telophase von Dissosteira carolina (Feldheuschrecke). In a Chromosomen eines Tochterkerns quer geschnitten, in b von der Seite betrachtet. Idiochromosom in eigener Vakuole. Nach Davis.

übrigen in der Ruhe stets basichromatisch, doch nicht immer in Farbenwahl seinem eigenen Teilungszustand gleich. — Zweitens spaltet es sich nur in einer der beiden Reifeteilungen, und geht in der anderen, häufig wie zögernd (Fig. 69b), ungeteilt an einen

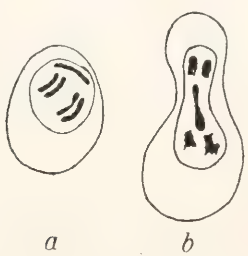


Fig. 69. Erste Reifeteilung der Samenzelle von Aphis saliceti (Blattlaus). a Prophase, das Idiochromosom isoliert. b Anaphase von der Seite, dasselbe noch in der Mitte. Nach v. Baehr.

Pol (Fig. 60e), so daß zwei Sorten Spermakerne entstehen, mit und ohne dies Element (Fig. 60f u. g). Man gibt ihm den Namen Monosom oder X-Chromosom und stellt ihm die Paare als Autosome gegenüber.

Wenn beide Arten Samen nun die Befruchtung ausführen, entstehen auch verschiedenzählige Synkaryen, mit den Normalzahlen n und (n — 1). Das sind aber die Zahlen der Weibchen und Männchen. So ergibt also die Anwesenheit des Monosoms in dem Spermium Weibchen, und man kann ihm daher geschlechtsbestimmenden Charakter beilegen, oder es mindestens mit anderen geschlechtsbestimmenden Eigenschaften dieser Zellen für verknüpft halten. Deshalb werden alle entsprechenden Gebilde auch als Geschlechtschromosomen oder Idiochromosomen (statt Heterochromosomen) zusammengefaßt. Genaueres über „Geschlechtsbestimmung" vgl. in dem Artikel „Geschlechtsbestimmung".

Suchen wir sie nun in den weiblichen Zellen, den Oogonien auf, so finden wir in der Tat in der Aequatorialplatte ein Paar von demselben Aussehen wie das Monosom (vgl. Fig. 60a). Sie verhalten sich indessen in den erörterten zwei Punkten hier ganz oder fast ganz normal: sie bleiben in der Ruhe nicht erhalten; und paaren, trennen sich beim Reifeprozeß wie die Autosomen. Eines davon stammt ja aber stets von dem Monosom der letzten Befruchtung her. Dessen Eigenschaften im männlichen Kern sind also nicht Ausfluß einer ihm innewohnenden strukturellen Organisation, welche Umbildung in den Ruhezustand usw. verhindert, sondern eine Umprägung durch Wirkung der Umgebung, etwa des „männlichen" Kernsafts, eine Zustandsänderung, die kaum anders als stofflicher — chemischer, physikalischer — Natur sein kann. Da nun diese Aenderung nur die Idiochromosomen betrifft, so läge hier meines Erachtens ein Beweisgrund für deren substantielle Differenz gegenüber den Autosomen.

Monosomen finden sich in keiner Gruppe bei allen Vertretern. Ihr idiochromatischer Charakter ließe es anders erwarten. Da hat nun genauestes Studium einer Ordnung, der Wanzen, in der Tat überall Anwesenheit von Idiochromosomen ergeben (Wilson); so daß ähnliches bei den anderen Tieren zu vermuten erlaubt war. Es besitzen nämlich viele dieser Insekten ein Paar von Chromosomen, das im



Fig. 70. Verhalten der Chromosomen in den Reifungsteilungen der Samenzellen von Oncopeltus (Wanze). a Spermatogonienäquatorialplatte (diploide Zahl), b Leptotaenstadium, 2 Idiochromosomen als Nucleoli, c Prophase der ersten Reifeteilung, Tetraden und 2 Dyaden. d Aequatorialplatte dieser Teilung (reduzierte Zahl + 1), e Anaphase derselben Teilung, Konjugation der Idiochromosomen (s. unterer Pol), f Tochterplatte von der Fläche, Konjugation fertig, g zweite Teilung. frühzeitige Trennung von J und i (Idiochromosomen). Nach Wilson.

männlichen Geschlecht sich anders verhält wie im weiblichen: dort in Ruhe und oft auch in der Synapsis (vgl. Fig. 70b) als 2 Chromatinnukleolen gefunden wird und den Reifungsprozeß meist in

atypischer Form durchmacht, beim Weibchen dagegen nicht sehr von den Autosomen abweicht. Nur beim Männchen sind die beiden Idiochromosomen meist in Größe sehr verschieden, so daß man sie als x und y (oder J und i) unterscheiden und wiedererkennen kann; seltener verschwindet die Größendifferenz fast ganz (Fig. 70d). Uebrigens gibt es hier einige Variabilität zwischen den Individuen der Species oder ihren Einzelzellen. Ja, es kann das kleinere in ganzen Partien von Zellen des gleichen Hodens völlig fehlen, und sogar ein Fehlen beider (neben ebenfalls normalem Vorhandensein von einem oder zweien) wird für Forficula (Ohrwurm) als regelmäßig angegeben. Häufig ist es, daß bei nächstverwandten Arten, deren eine mit einem Monosom, die andere mit x und y ausgestattet ist, y sehr klein und im Vorkommen variabel auftritt, was von manchen als Zeichen gedeutet wird, daß die Idiochromosomen nicht Geschlechtsbestimmer darstellten, sondern Elemente, die in stammesgeschichtlichem Verschwinden begriffen seien, — und nur sekundäre Begleitmerkzeichen der Sexualität.

Das Verhalten in den männlichen Reifeteilungen ist bei den Species verschieden, führt aber stets zu demselben Ziele der Verteilung von x und y an verschiedene Samenzellen. Bald findet Paarung in der Synapsis und Trennung in der ersten Reifeteilung statt, bald machen beide getrennt in dieser Teilung Längsspaltung durch, und die Hälften kopulieren in der Anaphase (vgl. Fig. 70e und f), um in der zweiten Metaphase der Reduktionsteilung zu unterliegen („P o s t r e d u k t i o n" statt „P r ä r e d u k t i o n"). Wie Figur 70f zeigt, kann die Vereinigung sehr oberflächlich sein. V o r der ersten Teilung aber finden wir in solchen Fällen die Idiochromosomen natürlich als getrennte univalente Elemente zwischen den anderen bivalenten (Fig. 70c und d), was deren Bedeutung als P a a r e ganzer Chromosomen für uns nochmals ins helle Licht stellt (vgl. auch Fig. 69).

Auch bei diesem Typus werden also zwei Arten Samenzellen gebildet, aber nicht mit verschiedener Zahl, sondern verschiedener Wertigkeit eines ihrer Chromosomen. Entsprechendes kommt bei einigen anderen Insektenordnungen vor: Zweiflüglern, Käfern usw. — das steht schon fest. Aber damit ist die Mannigfaltigkeit noch nicht erschöpft. Es gibt Tiere, die größere Mengen von Idiochromosomen besitzen, und damit größere Zahlendifferenzen zwischen Männchen und Weibchen. Davon noch ein Paar Beispiele aus der Ordnung der Wanzen. Bei Sinea (Reduviide) sind es 30 im weiblichen, 28 im männlichen Geschlecht. Reduziert zeigt das letztere 12 bivalente und 4 univalente: also 4 Idiochromosomen. An die Pole der zweiten Reifeteilung gehen 12+3 und 12+1; beim Weibchen mit 6 Idiochromosomen müssen es 12+3 an beiden Polen sein. So erhalten wir bei Befruchtung wieder 28 und 30. Also deutlich statt x hier 3x und 1 y. Und bei Acholla (Fig. 71) sind es beim Männchen im reduzierten Zustand vor der ersten Reifung gar 6 univalente „Dyaden", darunter ein sehr großes, 2 mittlere und 3 sehr kleine, neben 10 bivalenten Tetraden; alle werden längsgeteilt und in der zweiten Teilung gehen die 5 kleineren an einen, das große an den anderen Pol, und erweisen das letzte als unser y, die 5 kleinen als 5x, da dem männlichen Tier 25+1 großes, dem Weibchen 30, darunter 5 kleine, eignen. Solche größere Zahlendifferenzen sind auch

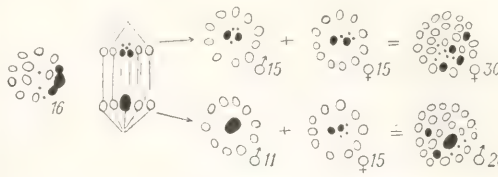


Fig. 71. Idiochromosomenzyklus von Acholla multispinosa (Wanze). Links Aequatorialplatte und Seitenansicht der Reduktionsteilung einer Samenzelle, deren verschiedenzählige Tochterspermien bei Befruchtung im Synkaryon die Chromosomenverhältnisse entweder des Männchens oder des Weibchens herstellen. Nach Payne.

anderwärts, z. B. Mollusken, Nematoden, schon vereinzelt gefunden, und mögen daher nicht ganz selten sein. Aber erst seit kurzen kennen wir das vereinheitlichende Prinzip, den Begriff der Idiochromosomen, und fangen an, Klarheit in diese Verhältnisse zu bringen.

γ) S t a r k e Z a h l e n v e r s c h i e d e n h e i t e n z w i s c h e n d e n Z e l l e n e i n e s I n d i v i d u u m s, und zwar durch eine ganze Species hindurch, sind bei e i n e m Tier bekannt, dem Pferdespulwurm. Sie scheinen zugleich die Möglichkeit von Qualitätsdifferenz im Chromosom, zwischen seinen Teilen, zu enthüllen.

Nur die ersten Furchungszellen zeigen die 4 oder 2 großen Kernschleifen der beiden Varietäten (s. **II 2c**), und ebenso tun es in der weiteren Entwickelung alle Stadien der Keimzellen (sogenannte „Keimbahn", vgl. den Artikel „B e f r u c h t u n g"). Die Stammväter aller anderen Körperzellen machen einen Prozeß, die „C h r o m a t i n d i m i n u t i o n", durch, der ihnen statt dessen kleine Chromosomen in größerer Zahl (vielleicht bei den Geschlechtern verschieden, also mit Idiochromosomen) verleiht. In der Metaphase stoßen die großen Kernschleifen ihre angeschwollenen Enden ab und verfallen zugleich jedes in eine Reihe von Körnern (Fig. 72). Diese stellen die neuen Chromosomen dar, die Enden gelangen nicht in die Tochterkerne und gehen im Plasma zugrunde. Man bezeichnet deshalb gewöhnlich die Kernschleifen der Keimzellen als „S a m m e l c h r o m o s o m e n", Aggregate von Individuen. Denn man muß die Körperchromosomen nach Konstanz und sonstigem Verhalten durchaus denen anderer Tiere gleichsetzen. Ist diese Beurteilung zutreffend, so verliert sich die Fremdartigkeit des Falles, und insbesondere l ö s t s i c h d i e i n n e r e Q u a l i t ä t s d i f f e r e n z i m C h r o m o s o m w i e d e r

in interchromosomale auf. — Die Verschiedenwertigkeit zwischen Enden und Mittelteil selbst ist hier jedenfalls sehr wahrscheinlich; auch durch eine weitere Eigen-

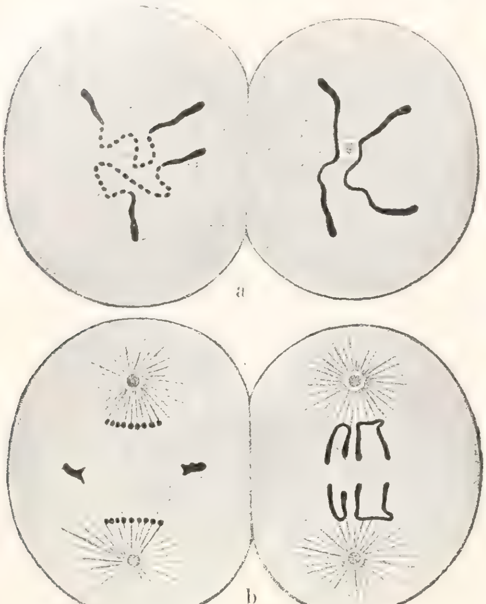


Fig. 72. Diminution in den Furchungszellen von Ascaris megalocephala (Spulwurm). a zwei Aequatorialplatten in Flächenansicht, b Anaphasen von der Seite. Links beidemal die Chromosomen-Diminution.

tümlichkeit der undiminuierten Schleifen gestützt. Die Kerne, die aus ihnen in der Telophase bei Furchungszellen der Keimbahn entstehen, sind nämlich mit „Kernfortsätzen" ausgestattet, die um die Endkeulen der Schleifen sich bilden. Man kann nun einerseits hier und da die Kernmembran zum großen Teil schon ausgebildet sehen, während die Schleifenenden noch frei daraus hervorstehen (Boveri); sie erzeugen also selbständig ihr Stück Membran (oder es differenziert sich an ihnen), und unabhängig, wenn auch vielleicht nur im Rhythmus, von den Mittelteilen: ohne irgendeine innere Verschiedenheit zwischen beiden ist das nicht denkbar. Andererseits bilden in kranken Zellen auch Bruchstücke von Kernschleifen da einen Fortsatz in Telophase, wo ein Schleifenende gerade vorhanden ist (Kautzsch). Sie diminuieren sogar im richtigen Entwicklungsmoment; und zeigen so die Selbständigkeit der Teile.

Wollen wir nun nach ähnlichen Tatsachenreihen ausschauen, so haben wir den geschilderten in zwei Einzelvorgänge zu zerlegen, und diese getrennt zu betrachten. Verkleinerung von Chromosomen durch Abstoßung von dann zugrundegehenden Teilen ist mit Sicherheit z. B. bei dem nächstverwandten Spulwurm des Menschen (Ascaris lumbricoides) bekannt. Die Zahl ändert sich dabei nicht. Eine größere Menge (etwa 48) mäßig langer Stäbchen werfen alle ihre beiden Enden ab, und diese verschwinden im Plasma. Außerdem ist eine Art Diminution, ein plötzliches Kleinerwerden in einer bestimmten Teilung, für ein paar vereinzelte Protozoen geschildert, z. B. für Paramaecium (Calkins-Cull), und zwar hier bei der Entstehung der Kopulationskerne. An der gleichen Stelle etwa des Lebenszyklus würde die Verkleinerung sich vorfinden, allerdings hier mit abwechselnder Restitution zur alten Größe, die Zarnick an Heterochromosomen von Pteropoden (Flügelschnecken) beobachtet hat. Die Kleinheit der Chromosomen erschwert in beiden Fällen das Verstehen sehr. Im allgemeinen finden wir also kaum mehr wie Hinweise, daß Ascaris nicht ganz isoliert sei.

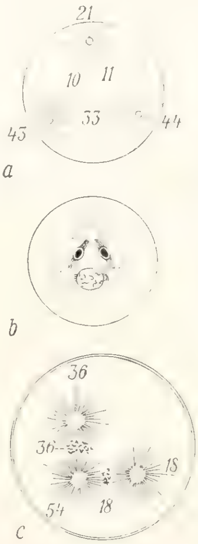
Sammelchromosomen, oder Zerfall von Kernschleifen in deren mehr als 2, und so erzielte Bildung verschiedener Zahlen in demselben Individuum kommt anderwärts nicht vor, auch bei Spulwürmern nicht. Dagegen stehen Zahlenunterschiede zwischen den aufeinanderfolgenden Generationen bei Protozoen fest, und da es sich hier wie dort um direkte Abkömmlinge eines Kernes handelt, die von diesem trotzdem verschiedene Zahl haben, wäre der Fall an sich ähnlich zu beurteilen. Am sichersten und extremsten ist der Zahlenwechsel zwischen dem großen Primärkern einer Radiolarie (s. o.) mit über tausend und den aus ihm entstehenden winzigen Schwärmerkernen mit 12 bis 15 Chromosomen. Dieser Sekundärkerne sind es mindestens ebensoviele, wie jener Kernschleifen hat. Wenn es daher sicher wäre, daß durch Auswanderung und Teilung der einzelnen Schleifen die kleinen Kerne entstünden, so läge eine Parallele zu den Sammelchromosomen und dem Zerfall bei Ascaris zweifellos vor. Aber es steht nicht hinreichend fest, wieweit etwa chromidiale Zwischenzustände (s. **II 2**) hier interkurrieren — und ob in diesem Fall darin Individualitäten erhalten bleiben oder nicht —; und so können wir für jetzt nur die Tatsache der Schwankung registrieren.

δ) Den durchgreifendsten Beweis für das Vorkommen von essentieller Verschiedenheit zwischen den Chromosomen einer Aequatorialplatte hat Boveri geliefert, indem er zeigte, daß Zellkerne einer Seeigellarve nach einer Reihe von Teilungen erkranken und sterben, wenn ihnen von ihrer (reduzierten) Garnitur von 18 Chromosomen einige genommen sind.

Er benutzte dazu disperm befruchtete Eier. Die beiden Cytocentren der zwei Spermien liefern 4 Spindelpole, oder, wenn durch Schütteln eines an der Teilung verhindert wird, ihrer 3. Die Spalthälften der von den 2 männlichen und dem weiblichen Vorkern (vgl. **II 2 c** β) stammenden 3×18 Chromosomen, im ganzen also 108, werden nachweisbar völlig willkürlich zwischen den 3 oder 4 Polen verteilt, je nachdem die einzelnen gespaltenen Mutterchromosomen zufällig in diese oder jene Spindel geraten (z. B. Fig. 73a). Die an je einem Pol gebildeten Kerne haben

dann unter sich ganz verschiedene Chromosomenzahlen, wie man an entwickelten Larven noch konstatieren kann. Das Ei zerfällt nämlich in soviel Zellen simultan, wie Pole da waren; aus deren selbständiger Weiterteilung entstehen bestimmte Larvenbezirke; und nun findet man in

Fig. 73. Beispiele für Verteilung der vorhandenen 54×2 Chromosomen eines dispermen Echinideneies auf die 3 Pole eines Triasters. Die Zahlen zwischen den Polen stehen an Stelle der noch ungespaltenen Chromosomen, die außerhalb der Pole markieren die Zahl der Tochterschleifen für jeden Pol. In b wird sie gleich sein (je 36), da Ei- und die 2 Spermakerne hier isoliert zwischen je 2 Polen stehen. Nach Boveri.



jedem von diesen oft nur Kerne von anderer Oberflächengröße, also Chromosomenzahl (vgl. oben II 2d), wie in den andern (Fig. 59). — Solche Larven sind indessen Ausnahmeerscheinungen. Im allgemeinen wird im Keimblasenstadium durch Zerfall oder allmähliche Ausstoßung der Zellen die Entwickelung geendigt. Unter 1500 4poligen („Tetraster"-) Keimen ergaben nur 13 eine Pluteuslarve, darunter 2 einigermaßen normale, unter 720 „Dreiern" (Triaster) waren ihrer 80, mit immerhin 49 guten. Hier aber haben wir gerade den Kernpunkt: es muß ein variabler Faktor sein, der die Schädigung bewirkt, sonst ist der krasse Gegensatz zwischen gänzlichem Zerfall und fast normaler Entwickelung nicht zu erklären. Deshalb scheiden als Erklärungsgrund alle Faktoren aus, die sämtlichen Defektlarven gemeinsam sind, wie die Doppelbefruchtung als solche, die Mehrpoligkeit, die Vermengung zweier Spermaplasmen usw. Und auch alle solche sind auszuschließen, welche an Dreiern und Viereru die gleiche Varialibität zeigen, weil die augenscheinliche Ueberlegenheit der ersten über die letzten sonst nicht zu verstehen wäre. Revidiert man alles, so genügt nur die Chromosomenzahl diesen Ansprüchen.

Was aber an der abnormen Zahl ist hier wirksam? Die Abweichung von der normalen als solche nicht. Denn die denkbare Höchstzahl von 54, und alle möglichen abnormen Zwischenzahlen kommen bei den normal gewordenen Pluteuslarven vor. Die reduzierte Zahl (eines Vorkerns) 18 genügt zu ungestörter Entwickelung, jede Parthenogenese (Eientwickelung ohne Befruchtung) zeigt es. Kleinere Zahlen wie 18 könnten höchstens in 2 Vierteln eines Vierers vorliegen (bei 108 im ganzen); isoliert man aber die 4 Zellen, so zeigen sich oft alle als krank, während diejenigen normaler Vierzellenstadien isoliert sich stets alle richtig weiter entwickeln (vgl. den Artikel „Entwicklungsmechanik der Tiere"). Es bleibt bei sorgfältigster Ausschließung nur eine Eigenschaft der abnormen Zahlen übrig, welche die Ursache sein kann: Lückenhaftigkeit der haploiden Garnitur.

Diese muß auch in der Tat sehr häufig, ja das Gewöhnliche sein. Unser Schema (Fig. 74) führt es bei Annahme von 3 Kernen à 4 Chromosomen an ein Paar Beispielen vor — bei 18 wird die Mannigfaltigkeit, und die Wahrscheinlichkeit des Fehlens eines oder einiger, natürlich noch sehr erhöht; und nicht minder zeigt dies Schema, daß ebensowohl bei hoher Zahl der einem Kern zufallenden, wie bei niederer, Lücken da sein werden. Ihnen könnte also die Schädigung der Zellen zugeschrieben werden.

Es geht nun aber weiter das Beobachtete den Konsequenzen aus dieser Voraussetzung im einzelnen völlig parallel. Die nach Wahrscheinlichkeit berechnete Häufigkeit des Vorkommens von Lückenlosigkeit in allen 3 resp. 4 Kernen eines Ausgangsstadiums deckt sich schon leidlich mit der Prozentzahl der normal entwickelten Larven. Ohne weiteres ist klar, daß bei Verteilung des Bestands an 3 Pole Zuteilung einer ganzen Haploidgarnitur an jeden (untermischt mit anderen überzähligen Kernschleifen) viel häufiger sein muß als bei 4 Polen (Ueberlegenheit

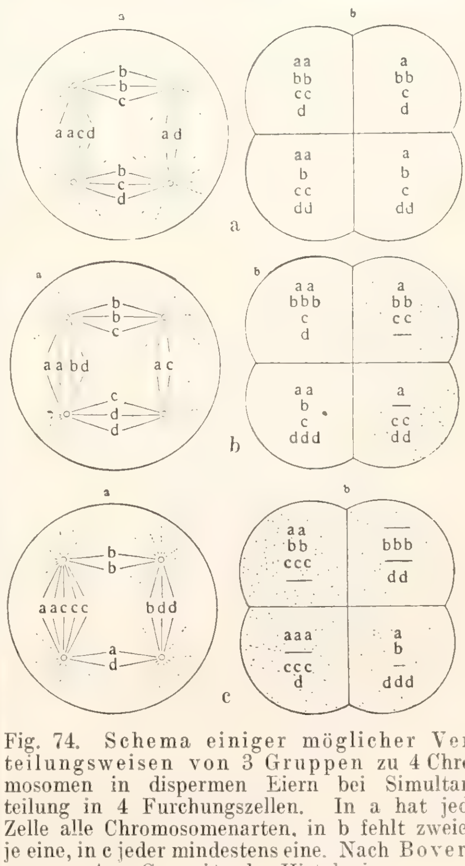


Fig. 74. Schema einiger möglicher Verteilungsweisen von 3 Gruppen zu 4 Chromosomen in dispermen Eiern bei Simultanteilung in 4 Furchungszellen. In a hat jede Zelle alle Chromosomenarten, in b fehlt zweien je eine, in c jeder mindestens eine. Nach Boveri. Aus Gurwitsch, Histologie.

der Dreier). Natürlich ist zu erwarten, daß oft nur 1 oder 2 Kerne Lücken aufweisen (vgl. Fig. 74 Reihe 2): in der Tat ist Zerfall nur eines oder zweier der Drittel resp. Viertel ein häufiges Vorkommnis. Und umgekehrt harmoniert die Kerngröße der wohl entwickelten Pluteuslarven besonders gut mit unserer Annahme, und verleiht ihr so die stärkste Stütze. Von 49 Dreierlarven besaßen 29 in allen Dritteln gleichgroße Kerne: also gleiche Zahlen, was nur geschehen kann, wenn die 3 Kerne isoliert, ohne vorhergehende Verschmelzung zwischen die Pole treten (Fig. 73b), oder auf ähnliche, volle Serien für jeden Pol garantierende Art. Und für die anderen war ebenso Lückenlosigkeit in ihren Kernen sehr wahrscheinlich zu machen, wie z. B. im Fall unserer Figur 59, deren genau im Verhältnis von 1:2:3 stehende Kernoberflächen Chromosomenzahlen von 18, 36 und 54 für die Drittel erkennen ließen, welche durch die gleichfalls beobachtete Verteilung der Figur 73c ihre Erklärung fanden.

Wir können also mit großer Sicherheit behaupten, daß diese Kerne nicht lebensfähig sind, wenn sie unter ihren Chromosomen nicht wenigstens eine volle Haploidgarnitur besitzen.

Es müssen demnach Qualitätsunterschiede zwischen deren einzelnen Chromosomen vorliegen, welche nicht gestatten, ein jedes daraus durch beliebige andere zu ersetzen. Ob freilich alle unter sich so verschieden sind, oder nur gruppenweise, das wissen wir noch nicht. Und leider auch nicht, wie weit es für andere Tiere gilt; bei Ascaris wenigstens haben sich Anzeichen ergeben, daß ihren 4 (oder 2) Sammelchromosomen solche Individualdifferenz fehlt (Boveri).

2g) Individualitätserhaltung. Wo Qualitätsunterschiede gesichert sind, bedürfen wir nicht geradezu der Annahme einer Erhaltung der Individuen im Ruhekern zur Erklärung des Wiedererscheinens der Chromosomen in gleicher Zahl und Form aus diesem — das sahen wir schon. Aber es gibt zwei Tatsachenreihen, deren eine für diese Theorie der Chromosomenkontinuität (oder „Chromosomenindividualität") gewichtige Gründe liefert, die andere sie für gewisse Kerne geradezu beweist.

α) Die erste finden wir in der Existenz und Erhaltung überzähliger Chromosomen. Wir greifen den bestanalysierten Fall heraus. Es ist wieder eine Wanzenart, Metapodius terminalis, bei der es neben Individuen mit der Normalzahl 22 (aberrant auch 21) in ihren Samenmutterzellen andere mit 23 bis 26 gibt. Diese „Ueberzähligen" ähneln in manchem den Idiochromosomen. Sie bleiben vor der ersten Reifeteilung ungepaart, univalent (Fig. 75a und d) und spalten in ihr; im Ruhekern sind sie als Chromatinnukleolen (c und f) dauernd kenntlich und hängen sich oft an die Idiochromosomen an. Auch in der 2. Reifeteilung bleiben sie an ihnen haften (Fig. 75g), werden aber völlig unregelmäßig an die beiden Tochterzellen verteilt, wodurch eben

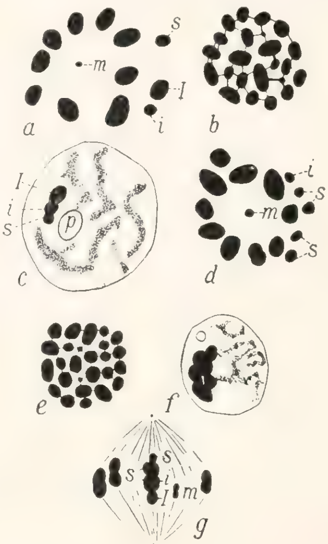
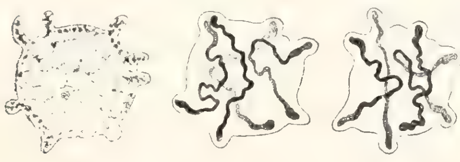


Fig. 75. Ueberzählige Chromosomen in der Samenentwickelung von Metapodius terminalis (Wanze). a, b, c Individuum mit 23 Chromosomen, darunter ein überzähliges (s); d bis g Individ. mit 26, also 4 s. b und e Aequatorialplatten mit voller Zahl, a und d dasselbe mit reduzierter Zahl (Spermatocyten I), c und f Ruhekern der Spermatocyte I, g zweite Reifeteilung. I und i Idiochromosomen, m Mikrochromosomen, s überzählige. Nach Wilson.

die Zahlendifferenz der Individuen in der nächsten Generation zustande kommt. Sie haben also wohl mit Geschlechtsbestimmung nichts zu schaffen. Was ihnen so großes Interesse verleiht, ist ihre völlige Konstanz nach Zahl und Größe beim Individuum (Wilson) in Verbindung mit der interindividuellen Schwankung. Es ist kaum denkbar, daß zwischen ihnen stoffliche Verschiedenheiten bestünden, ohne daß die einzelnen, bei Fehlen oder Vorhandensein, noch andere Unterschiede zwischen ihren Trägern auslösen sollten; wir müssen nach allem glauben, daß jedes eigenartige Glied des chemischen Aufbaues der Kerne im Metabolismus nicht ohne Einfluß bleiben wird. Sind aber die überzähligen Kernschleifen stofflich gleich, so bleibt zur Erklärung derselben Zahl von einer Generation der Zellen eines Individuums zur anderen nur die Annahme der Individualitätserhaltung in der Kernruhe. Wie sollte es sonst kommen, daß niemals, etwa bei einem Tier mit 25, statt dreier sich 2 etwas größere herausbildeten, wo in der

Natur der Species kein Hemmschuh gelegen sein kann, da andere Individuen doch mit nur 2 ausgerüstet sind?

β) Den zwingenderen Beweis verdanken wir wieder Boveri. Die eigenartigen Kerne der Ascarisfurchungszellen mit ihren Aussackungen dienen ihm dazu. Diese Fortsätze werden nicht nur von den verdickten Chromosomenenden gebildet (s. II 2f*γ*), sondern lassen diese in der Prophase wieder aus sich hervorgehen. Vergleicht man nun 2 Schwesterkerne in diesem Stadium, so findet man die Chromosomengruppierung völlig oder wesentlich gleich in beiden (Fig. 76b und c). Eine erbliche Fixierung der



a b c

Fig. 76. Furchungskerne von Ascaris meg. bival., polare Ansicht. a in Ruhe, b und c zwei Schwesterkerne in der folgenden Prophase. Nach Boveri.

Anordnung liegt nicht etwa vor. Denn betrachten wir Schwesterkerne in späterem Teilungsstadium, so ist das Bild in beiden oft nicht mehr dasselbe. Beim Einrücken in die Aequatorialplatte gelangen die Kernschleifen wohl in eine beliebige, vom Zufall bestimmte Lagerung, halten diese aber dann in der Tochterplatte fest und erscheinen in ihr wieder nach der Kernruhe. Diese Anordnungstypen sind nun nicht so einfach bestimmt oder ihrer so wenige, daß ein häufiges Vorkommen zufälligen Zusammentreffens angenommen werden dürfte. Vielmehr sind es sogar bei univalens schon 7 Lagerungsmöglichkeiten, die aber bedeutend dadurch vermehrt werden, daß die Schleifenenden je nach wechselseitiger Entfernung gruppenweise zusammen oder allein je eine Aussackung bilden. So kann ein Univalenskern zwischen 1 und 4 Fortsätzen schwanken, und eine stattliche Anzahl von Kombinationen stehen zur Verfügung (Beispiele in Fig. 77). Wenn wir daher hören, daß Schwesterkerne sich ausnahmslos hier entsprechen, so sind wir zur Annahme der Erhaltung irgendeiner Verbindung zwischen den zusammengehörigen Schleifenenden geradezu gezwungen. Fraglich bleibt nur, worin sie im Ruhekern besteht.

Es sind ja freilich zunächst nur diese wenig typischen Kerne, für die unser Beweis gilt. Doch stehen sie nicht etwa ganz allein; sondern Fortsätze, die den Schleifenenden entstammen, wenn auch kürzere, weniger auffallende, sind bei Furchungskernen, gerade von Würmern besonders (s. z. B. Fig. 79c) nichts Seltenes. Die Wiederkehr der Telo-

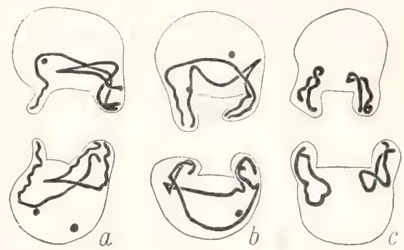


Fig. 77. Kerne des Zweizellenstadiums von Ascaris meg. bival., Seitenansicht. a, b, c je ein Paar aus zwei Schwesterzellen. Nach Boveri.

phasenanordnung der Chromosomen aber in der früheren Prophase, d. h. das Konvergieren ihrer Enden oder der Umbiegungsstelle der U-Schleifen nach dem Pol, kann, allerdings nur im Groben, bei sehr vielen Kernen konstatiert werden, und hat schon frühe zu der Anschauung einer wirklichen Erhaltung als Fäden im Ruhekern geführt (Strukturtheorie, Rabl).

2h) Chromosomen und Kernstruktur (zugleich: Kern-Telophase). Die Art der Chromosomenerhaltung im Ruhekern muß natürlich ein Licht auf dessen Struktur und Zusammensetzung werfen. Man sollte erwarten, die Umbildungsgeschichte in der Telophase werde darin Aufklärung geben. Aber die Vorgänge sind nicht recht eindeutig. Was man stets beobachtet, ist etwa dies: die Kernschleifen schwellen und scheinen dabei zu einem höckerigen, weißglänzenden Klumpen zu verschmelzen (Fig. 78). Doch Konservie-

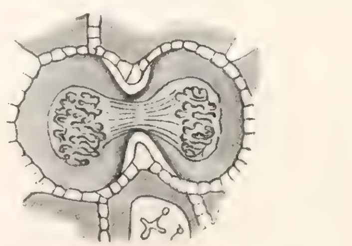


Fig. 78. Lebende Zelle aus der Schwanzepidermis der Salamanderlarve in Telophase. Nach Flemming.

rung zeigt sie darin zunächst noch isoliert. Sie sind aber alveolisiert oder mit Sprossen besetzt, und von einer durchsichtigeren Masse umgeben. Ein heller Hof um sie

mit einer Membran darum, oder aber diese letzte allein, sie eng umschließend, entsteht jetzt — manchmal auch schon, ehe an den Chromosomen viel Aenderung erfolgt. Aus den Sprossen oder Alveolenwänden scheinen allmählich die Gerüstfäden hervorzugehen.

Die Bilder sind aber sehr wechselnd. Zum Teil deshalb wohl existieren eine ganze Reihe von Anschauungen über die Telophasevorgänge und das Verhältnis der Chromosomen zum Kern, die sich schroff gegenüberstehen. Es mag indessen sein, daß dieses Verhältnis wirklich wechselvoll ist, und daß alle die Theorien ihr Teil Wahrheit enthalten. Wir wollen deshalb hier die wichtigsten zu Wort kommen lassen, wobei wir zugleich die zugrunde liegenden Beobachtungstatsachen kennen lernen werden.

I. *α*) Es gibt einige Forscher, die einfach eine Auflösung der Chromosomen in einer Kernsaftvakuole, die sich um sie bilden soll, annehmen (Tellyesniczky, Della Valle), wobei Reste als die Netzknoten des Ruhekerns stehen bleiben könnten. Die vitale Existenz eines Gerüstes leugnen sie. Die Schwellung in der Telophase bedeutet ihnen den Anfang, — das Abklingen der Färbbarkeit, das stets erfolgt, den Fortgang des Lösungsprozesses. In Prophase bilden sich die Chromosomen neu, nachdem sich die Netzknoten, wo vorhanden, gelöst haben, was sich in den Konservierungsbildern als Verstreichung auf dem Gerüst (s. o. II2a) resp. Verästelung ausspricht. Es gibt ähnlich wie Kernschleifen geformte Eiweißkristalle, und Spaltung ist bei solchen bekannt geworden: danach sind die Chromosomen zu deuten. Es spricht in diesem Sinne, daß sie, bei Entstehung am längsten, sich bis zur Spaltung verkürzen; und die Spalthälften nochmals, um wieder dasselbe Verhältnis Länge : Quermesser zu erreichen. Auch erscheinen zuerst die peripher gelegenen Enden von ihnen, als Anzeichen für ihr Entstehen durch Einleitung eines Entmischungsvorganges seitens des eindringenden Cytoplasma nach Schwund der Membran.

Dieser Auffassung als Ganzes stehen unsere bisher geschilderten Erfahrungen über Chromosomengesetzlichkeiten entgegen; eine Individualitätserhaltung verträgt sich nicht mit ihr. Auch viele Telophasenbilder widerstreben, da sie Strukturänderungen, nicht schlechtweg Lösungsvorgänge an den Schleifen zeigen. Deren Entstehung ist von Oeffnung resp. Lösung der Kernmembran nicht abhängig, erfolgt bis zur Fertigstellung oft vorher; bei manchen Mitosen bleibt die Membran bis zum Ende erhalten. Die kennzeichnendste Eigenschaft der Kristalle, die Doppelbrechung, fehlt den Chromosomen (Engelmann, Retzius, Errera). Gewiß werden die physikalisch-chemischen Gesetzlichkeiten nicht ausgeschaltet sein und z. B. die Verkürzung mag durch Oberflächenverhältnisse bedingt sein. Aber es ist kaum richtig, die Chromosomen für einfache Stoffansammlungen zu halten.

β) Nicht wesentlich anders ist eine verbreitete Ansicht zu beurteilen, die Chromosomensubstanz ginge in der Telophase auf den oder die Nukleolen über, die zugleich entstehen, und umgekehrt in der Prophase, deren Kernschleifen den Nukleolen („Chromoplasten") oft anhängen. Das Chromatin strömt dabei ab und zu wie eine imprägnierende Flüssigkeit; oder nach anderer Lesart nur auf den Nukleolus ab, während in der Prophase die Chromosomen sich in ihm ausbilden. — Diese Vorstellungsweise ist durch die Beobachtung von Eiern und großen Spermatogonien entstanden, und kann zunächst nur für sie gelten. In der Tat werden Nukleolen oft chromatinähnlich — bleiben es aber nicht immer bis zur nächsten Prophase. Die Aehnlichkeit ist dazu meist trügerisch, vielfach liegt sicher kein eigentliches Chromatin vor (s. weiteres bei „Nukleolus" **II 3b**). Da gerade die fraglichen Einukleolen optisch zeitweise völlig homogen sind (Fig. 44c), Chromosomen darin (oder daneben) also nur durch Entmischung erscheinen könnten, ist der Unterschied von der erst betrachteten Ansicht in Wahrheit nicht groß.

γ) Beide Annahmen können mit der Individualitätstheorie in Einklang gebracht werden durch die Hypothese, eine achromatische Grundlage der Chromosomen bleibe isoliert bestehen, während deren Chromatin sich mit dem übrigen Kerninhalt vermischt. Sie kann vor allem auf die Lampenbürsten der Eier (s. **II 2a***γ*) verweisen, die ja nicht basichromatisch sind. Doch ist in allen anderen Kernen nichts Aehnliches zu sehen. Daher wird die „Achromatinerhaltungshypothese" jetzt meist in Verbindung mit einer der folgenden Anschauungen vorgetragen.

II. Besonders auf Beobachtungen an Spermatogonien beruht die Vorstellung, es lösten sich die Chromosomen in Körnchen auf, und diese bildeten jene in der Prophase durch Ansammlung neu. Bilder von „Chromatinzerstäubung" werden hier angeführt (s. auch **II 2a** und b und Fig. 58). Die Chromosomen wären also als „taktische Verbände" dieser Chromiolen anzusehen (Fick, Mewes). Und da Qualitätsunterschiede, wie wir sahen, unter den Kernschleifen vorliegen, wird man mit Notwendigkeit zur Annahme von unter sich verschiedenen Kategorien der Chromiolen gedrängt (J. Groß). Es werden aber dabei diese Körnchen zu selbständigen Lebewesen, die imstande sind, ihresgleichen zu erkennen und aufzusuchen. Der Theorie wäre daher

einzuwerfen, daß man niemals Bewegungen an ihnen im lebenden Kern gesehen hat, weder spontan noch auf Reiz, mit Ausnahme von Brownscher (passiver) Bewegung; noch auch Teilung oder andere Lebensphänomene. Die zerstreuten Körnchen möchten also vielleicht eher anders zu deuten sein.

III. Die Chromosomen vieler Furchungskerne schwellen in der Telophase zu Bläschen an (Idiomeren oder Karyomeren) (vgl. Fig. 101), die ihrerseits zum Kern dann verschmelzen. Manchmal nach Vollendung der Zellteilung erst; bei einer Milbe vielleicht in gewissen Zellarten gar nicht: Bestehenbleiben einzelner neben dem Kern in der Kernruhe haben wir bei Idiochromosomen kennen gelernt. Namentlich Würmer aus vielen Gruppen, dann Arthropoden, Echinodermen, Spongien zeigen „Karyomerie“. Verschmelzung von Teilkernen zum Makronucleus der Infusorien ist ebenfalls gewöhnlich und kann ähnliche Bilder liefern (Fauré-Frémiet). Diese sind im einzelnen recht verschieden. Stets tritt im Chromosom eine helle Substanz, „Kernsaft“, auf, und es bleibt nur eine chromatische Rinde daneben, oder außerdem ein paar chromatische Maschen im Innern, oder schließlich ein (stark färbbarer) Nukleolus. Besonders U-förmige Schleifen erwecken leicht die Vorstellung von Ausbreitung der chromatischen Substanz von den 2 Schenkeln des U aus an der Oberfläche einer dazwischengedrungenen farblosen Masse, die auch die Chromosomensubstanz selbst dann durchsetzt (Fig. 79a). Es liegt nun nahe, die Entstehung aus Karyomeren auf sämtliche Kerne zu übertragen: eine zeitliche Verschiebung nur der Umbildung anzunehmen, und allen eine versteckte Zusammensetzung aus Bläschen zu vindizieren (Vejdovski u. a.). Die Chromosomenerhaltung fände also buchstäblich statt; die Scheidewände blieben bestehen, entweder unsichtbar oder in einem Teil der Gerüstmaschen repräsentiert. Nur die flüssigen Eikerne wären anders, als eine Art Prophasestadium mit schwimmenden Chromosomen (Lampenbürsten) zu beurteilen. Versuche, die allein zwischen dieser und den folgenden Annahmen entscheiden könnten, liegen noch nicht vor. Doch widerstreben die halbflüssigen Chromogranulakerne und viele bei Protozoen einigermaßen der Verallgemeinerung.

Hier ist nun der Punkt, wo die eben genannte Achromatinerhaltungsidee (Haecker) geltend gemacht werden kann. Wenn chromatinarme Kerne es unwahrscheinlich erscheinen lassen, daß das Chromosomenchromatin in der Telophase nur disloziert würde, so darf diese Hypothese, die ihm geringere Wichtigkeit zuschreibt, mit Fug seine Auflösung in solchem Fall vermuten; und sie kann die Karyomerenbilder für Existenz einer achromatischen Masse im Chromosom in Anspruch nehmen, die nur durch Quellung sich zur Masse des Karyomers vermehren würde, sonst aber ungeändert bestehen bliebe.

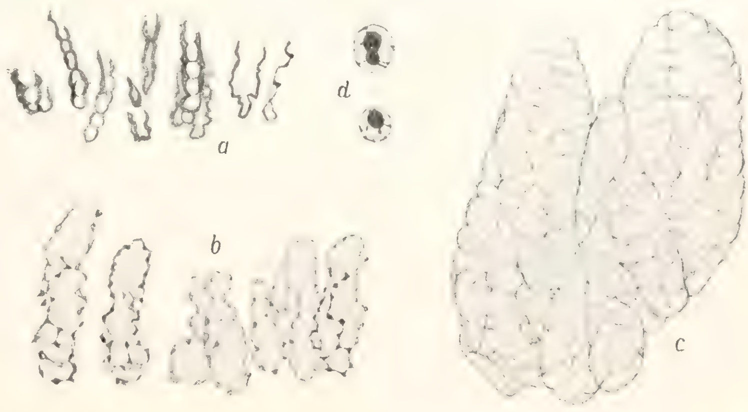


Fig. 79. Karyomeren aus Furchungszellen. a, b, c Stadien der Karyomeren- und Kernbildung bei Nereis limbata (Annelid), d Kar. v. Sycandra (Schwamm). a bis c nach Bonnevie, d nach Jörgensen.

IV. Am genauesten an die Telophase- und Prophasebilder der meisten Gewebskerne, vieler Vor- und embryonaler Kerne hält sich die Vorstellung, die Chromosomen träten durch Fortsätze, Seitensprossen miteinander in kontinuierliche Verbindung. Je nachdem es geschieht, ehe, oder nachdem eine Kernsaftvakuole gebildet ist, sind die Bilder verschieden. Im ersten Fall verschmelzen die Schleifen oberflächlich („tassement pòlaire“), werden zugleich vakuolisiert, oft durch eine Längsreihe kleiner Alveolen (voll „Kernsaft“), und ziehen, indem letzterer auch zwischen sie dringt und sie wieder auseinandertreibt, ihre Verklebungsstellen zu Fortsätzen aus (Grégoire, Kowalski u. a.). Beim anderen Modus verästeln sich die Chromosomen im Kernsaft wie Rhizopoden bis zur Berührung der Ausläufer (Boveri). In beiden Bildreihen findet man in der Prophase eine Art Umkehr der Bilder; und so mag man den Vergleich mit Rhizopoden zur Erklärung der Indi-

vidualitätserhaltung wohl fortsetzen: wie dort Tiere durch Pseudopodien zu Kolonien verschmelzen, die Bewahrung ihrer Individualität aber durch Loslösung zeigen können, so werden auch hier die Chromosomen mit dieser Fähigkeit von Lebewesen begabt gedacht. — Eine gewisse Schwierigkeit bietet dieser Annahme freilich das Fehlen des so schwer löslichen Gerüstlinins im Chromosom. Doch bedürfte sie in dieser Hinsicht nur eine Ergänzung — innere Umwandlung der Individuen in der Kernruhe wäre hinzuzufügen.

V. Wenn alle betrachteten Lesarten, soweit sie dem Chromatin die Individualitätserhaltung zuschreiben, unitarische genannt werden könnten, da die Chromosomen aus dieser Substanz danach allein bestehen sollen, so führen neuere Beobachtungen dazu, in ihnen zwei Substanzen zu unterscheiden (Bonnevie). Die schon erwähnten (s. **II 2b**) stark basichromatischen Spiralfäden, die in der Telophase — bei einigen Objekten nur, doch an durch Deutlichkeit ausgezeichneten aus den verschiedensten Gruppen — gefunden wurden (auch schon an Monosomen übrigens, z. B. Laubheuschrecken, Vesely), scheinen schließlich das gesamte Chromatin zu enthalten, während die dickere Achse, unfärbbar geworden, in der Kerngrundsubstanz aufgeht und dabei offenbar einen überwiegenden Anteil an deren Bildung besitzt (Fig. 80). Die Spirale, nicht das chromosomen erinnern danach noch an die Spiralentstehung. An ihnen aber schon tritt eine neue sehr zarte Spirale auf — man mag sie oft als Ausdruck einer Längsspaltung angesehen haben (Fig. 81); wahrscheinlich wird aus ihr



Fig. 81. Ein postsynaptisches Chromosom aus den Spermatocyten I von Decticus verruc. (Heuschrecke) in Längsspaltung. Moniliform, oder mit Spirale. Nach Vejdovsky.

später in der Telophase die stark chromatische ersterwähnte (Bonnevie, Vejdovski): die Anlage für das Chromosom der nächsten Teilung reicht in die Prophase zurück. Vielleicht indessen gilt eine andere Deutung. Nach K. C. Schneider (vgl. auch Fig. 48d) sollen zwei Spiralen die Telophaseschleife umwickeln; beide, in Ruhe getrennt und isoliert erhalten, umwänden einander wieder in der Prophase, um das Chromosom zu bilden (womit gleichzeitig eine neue Erklärungsmöglichkeit für die Parallelfädigkeit der Synapsis, s. **II 2f** α, gegeben wäre). Man sieht, die mikroskopische Analyse bietet hier große Schwierigkeiten; aber viel ist vom Verfolg dieser Tatsachen zu erwarten. Doch warnen Querschnittsbilder von Chromosomen in Telophase, wie in Figur 68a,

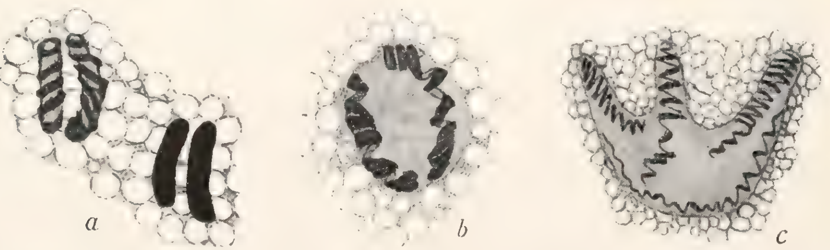


Fig. 80. Kernbildung bei Ascaris meg. bival. durch Umwandlung und Verschmelzung der Chromosomen. a ♂ und ♀ Vorkern in Entstehung, oder die Chromosomen dafür, in reduzierter Anzahl (linke weiterentwickelt), b ein Vorkern, späteres Stadium, c ein Furchungskern aus 4 Chromosomen verschmolzen. Nach Vejdovsky.

Achromatin also, bleibt hier als gesonderter Strukturteil durch die Kernruhe erhalten, manchmal nur streckenweise noch färbbar, durch Brücken mit den Nachbarn verbunden: eine Neubelebung der Strukturtheorie Rabls (s. o.) liegt vor, doch in tiefgreifender Umwandlung, da es statt der alten Chromosomen die Anlagen der folgenden Generation von Kernschleifen sind, fraglich ob neu entstanden oder durch Zusammenziehung des Chromatins nur deutlich geworden, die ungeändert die Kernruhe überstehen. Die Knickungen und Biegungen der Prophase- vor einer Verallgemeinerung dieser Befunde für alle Zellarten.

VI. Diesen sämtlichen Anschauungsweisen ist es nun gemeinsam, daß sie einer Substanz allen Wert beilegen, sei es dem Chromatin, das in Telophase sich löst, abwandert, zerstreut, alveolisiert, verzweigt oder zur Spirale zusammenzieht, sei es dem Achromatin. Beidem schreiben sie dingliche Realität und begriffliche Gegensätzlichkeit zu, obgleich es unsicher ist, ob nicht häufig gefärbte Einzelteile ungefärbten in jeder Hinsicht näher verwandt sein können

wie anderen gefärbten. Deshalb aber läßt sich m. E. eine Auffassung begründen, die mit chemischen Umwandlungen in weitem Maße rechnet, ohne daß diese stets sehr tiefgreifend sein müßten. Wenn in der Ruhekernbildung die meiste chromatische Substanz verschwindet, während chemische Analyse auf Erhaltung der Nukleoproteide, morphologische in gleichem Maße auf die der Chromosomen hinweist, so liegt der Gedanke nicht fern, daß das ,,Chromatin", richtiger: die Chromosomensubstanz, in unfärbbarer Modifikation selbst bestehen bleiben könnte (nicht ein hypothetisches im Chromosom noch steckendes heterogenes Achromatin). Andererseits steht es, im Fall mancher Spermien wenigstens, fest, daß Chromatin verschiedener Zellstadien sehr voneinander abweichende Substanzen darstellen kann. Da z. B. befruchtungsfähige Samenfäden des Lachses fast ganz aus nukleinsaurem Protamin zusammengesetzt sind, und an Stelle des letzten derselbe Kern kurz vorher nur Histon enthält, so muß dieses sich in das doch recht weit abweichende Protamin verwandelt haben, während morphologisch nur eine Zusammendrängung ,,des Chromatins" sichtbar wird. — Morphologische Detailgründe liegen z. B. in den unfärbbaren Lampenbürsten (s. **II 2 a**γ) vor, deren Schrumpfen bis zu einem so kleinen Bruchteil ihrer Masse zur Erzielung der färbbaren Chromosomen kaum ohne chemische Umwandlung zu verstehen ist (Wilson). Die ganze Anachromase gehört hierher; am unzweideutigsten das Erscheinen der Chromosomen erst in der Metaphase bei den Limaxamöben (vgl. Fig. 160), von Chromosomen also, die ja aus vorher achromatischer Substanz hier entstanden sein müssen. Umgekehrt zeigen manche Karyomeren eine ausgeprägte Verminderung des Chromatins, und erst nachträglich kommt oft ein Nukleolus und nach dem Verschmelzen ein chromatisches Gerüst zustande. Das Linin des Gerüsts aber ist ganz allgemein in Chromosomen nicht nachweisbar: Substanzen mit ganz anderen Eigenschaften müssen daraus entstanden sein.

In der Tat würde man auf Grund dieser Anschauungen sich vorzustellen haben, daß in der Telophase unter der Mitwirkung einer (ja deutlich) hinzutretenden Substanz aus ihr und den Chromosomen drei neue (oder vier: Nukleolus) gebildet würden, eine chromatische — das Chromatin des Ruhekerns — zwei achromatische: Linin und Grundsubstanz; besonders bei den Kernschleifen mit Spiralen würden solche Umsetzungen für das Auge deutlich, was die Scheidung von Chromatin und Grundsubstanz angeht; die Verwandlung von chromatischen Stoffen in Linin ist gleichfalls oft beschrieben worden (Wilson, Vejdovski). Morphologisch betrachtet würde also eine Organisationsänderung des Chromosoms erfolgen und so das täuschende Bild einer Verwischung seiner Individualität entstehen. Und, wenn diese Auffassung zuträfe, wäre als Gewinn eine Auflösung des Chromatinbegriffs in zwei Begriffe: ,,Chromosomensubstanz" und ,,Ruhechromatin" erzielt — die wesentliche Beteiligung der Nukleoproteide am Aufbau beider braucht damit nicht angetastet zu werden; und ebenso wenig die Möglichkeit einer feineren Organisation in jedem von ihnen.

3. Nukleolen oder Kernkörperchen. **3a)** Die morphologische Analyse des Nukleolus hat bisher nur Bilder aufgedeckt, wie sie bei Ausscheidung und Wiederlösung von Substanzen auftreten müssen. Anhaltspunkte für Annahme von Organisation wie beim Chromosom sind nicht gegeben. Dagegen mögen chemische Aenderungen der Stoffe vorkommen; und oft Gemische von chemischen Körpern vorliegen.

Der Wechsel von Zustandsbildern, der zur eben genannten Vorstellung führte, ist am genauesten, und lange ganz vorwiegend, an den großen ,,Keimflecken" der Eier und unabhängig davon bei Protozoen studiert worden. So schien es eine Zeitlang, als ob diese beiden Arten sich durch Natur und Mannigfaltigkeit von den Gewebenukleolen generell unterschieden. Doch sind die meisten Abweichungen von deren Normaltyp auch bei den Gewebszellen selbst, zum Teil schon in älterer Zeit (Gaule, Lukjanow) beschrieben worden; und man hat wohl eher wegen ihrer Kleinheit und Verstecktheit in den Gerüstknoten auf sie weniger geachtet und achten können und dadurch die Vorstellung von ihrer Einfachheit bekommen. Im ganzen ist es jetzt möglich, ein einheitliches Bild von allen zu entwerfen.

Die Nukleolen entstehen meist sogleich nach der Mitose, im eben geteilten Kern, schon in der Telophase oder bald darauf, inmitten der Kernschleifen, — manchmal als feinste Tröpfchen neben oder an diesen, oder sie werden gleich als ein bis mehr größere Tropfen sichtbar. Dann sind sie in der Regel alle oder zum Teil annähernd basichromatisch, besonders in Kernen der Protozoen (Binnenkörper, Karyosom), der Keimmutter- und Embryonalzellen. Sie können hier diesen Charakter auch beibehalten. Spätere Stadien zeigen sie jedoch öfter oxychromatisch; nur tingieren sie sich auch dann meist stark mit Safranin u. a. Häufig enthalten aber junge Kerne je eine von jeder der beiden Farbaffinitäten, Körperzellen (Lukjanow) und ebenso Keimzellen: es

mag also diese Differenz nur Dichtigkeitsunterschiede bedeuten — denn allmählich werden sicher alle fester und weniger löslich, wie es Eiweißkörpern nach der Abscheidung eigen ist. Wir erhalten das Bild einer physikalisch diesen ähnlichen Substanz, die sich je nach Form des Kerns in einem bis mehreren Brennpunkten sammelt (Rhumbler). Bei den (häufigen) ellipsoidischen Kernen mit geringer Achsendifferenz müssen es dann eben zwei sein; zugleich kann allerdings in socher Zweizahl eine Andeutung morphologischer Duplizität der Kerne gesehen werden, wie dann ja alle zur Deszendenz des aus zwei verschmolzenen Furchungskernes gehören (Gonomerie Haecker, vgl. den Artikel „Befruchtung"): morphologische und physiologische Ausdeutung schließen sich hier nicht aus. — Gewöhnlich verschmelzen isolierte aber dann allmählich miteinander; klar nachzuweisen besonders bei Karyomerenentstehung des Kernes, deren jedes einen eigenen Nukleolus mitbringen kann (Fig. 79d). Doch hängt es zunächst von der „Kernform" ab, ob Einheitlichkeit erreicht wird. Gelapptebilden und behalten oft in jedem Lappen einen Kernkörper, verzweigte oder sehr große oft hunderte (Spinndrüsen, vgl. Fig. 41a; Eier, Fig. 82; Makro-

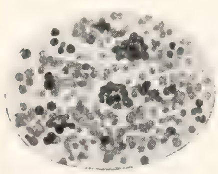


Fig. 82. Eikern mit vielen Nucleolen von Scolopendra spec. Nach Jörgensen.

nuklei, eiähnliche Protozoenkerne, z. B. Trichonymphiden). Von Distanz und Flüssigkeitsgrad muß ja dabei die Verschmelzung ebenfalls abhängig sein (Rhumbler). — Dieser Vorgang selbst ist oft beobachtet worden. Man hat dabei Ineinanderströmen mit Schlierenbildung gesehen (Sommer, Ascidienei). Den flüssigen Charakter beweisen auch die Randwinkel des an die Kernmembran sich anlegenden, und zwar erst flaschenförmig angehängten (Fig. 83 bei b), dann stets bald abgeplatteten Nukleolus, wie er oft getroffen und leicht experimentell hinverlagert wird (Albrecht). Der flüssige Zustand bei der Entstehung läßt seinerseits manche Typen leicht erklären: konzentrisch geschichtete oder wie Konglomeratgesteine in einer Schale aussehende, wo ein flüssiger einen festeren oder ein Häufchen kleiner berührt und natürlich umhüllt resp. durchtränkt hat. Durch Pressen und Zerreißen kann man sich an größeren Keimflecken nämlich überzeugen, daß später ein nicht mehr verschmelzungsfähiger Zustand erreicht wird, mit festerer Haut, die auch optisch sichtbar sein kann (Ei von Käfern) und einem plastisch weichen Inhalt, so flüssig noch, daß Zerreißungskanten oder das plattgedrückte Ganze abgerundet werden, ohne daß aber von Zusammenfließen oder Ausströmen die Rede sein könnte. Gestreckte Formen können daher bestehen und sind nicht selten, besonders bei Netzknotenkernen, deren Körperchen in den Knoten verborgen liegen; hier ist dauernd Mehrzahl (3 bis 8 etwa) übrigens die Regel. Die Substanz der reifen Nukleolen ist bei alledem meistenteils optisch völlig homogen im Leben; gefällt von feinstem Korn, auf dem Höhepunkt der Ausbildung.

Es ist wohl die wichtigste uns bekannte Gesetzlichkeit, daß ein solcher Höhepunkt eintritt, anscheinend oft lange vor neuer Teilung des Kerns, woraus sich das Gleichmaß der Nukleolen in vielen Geweben am besten erklärt. Das Wachstum der Nukleolarsubstanz hört dann auf (Zacharias u. a.). Sonst müßten auch neben einem halbfest gewordenen Hauptnukleolus stets kleine neuentstandene zu finden sein, und Besitz nur eines Nukleolus könnte nicht in ganzen Gewebsarten so Regel sein wie es der Fall ist.

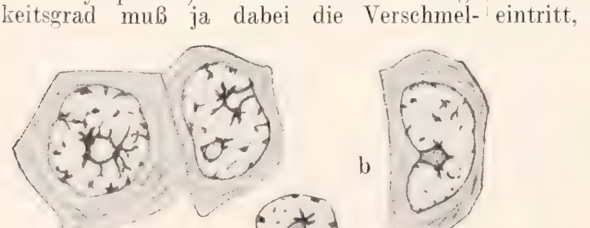


Fig. 83. Nucleolenaustritt in Leberzellen von Astacus fluv. (Flußkrebs). a bis c Querschnitte, d Längsschnitt der Zelle. In a rechts und b Randwinkelstellung eines Nucleolus. Nach Gurwitsch.

Weiter ist dann das Schicksal dieser Gebilde verschieden, je nach der Teilungsart des betreffenden Kernes. Werden dabei keine Chromosomen gebildet, tritt also sogenannte Amitose ein, so sehen wir bei Durchschnürung gewöhnlich

eine Verteilung der Nukleolen resp. der Nukleolarsubstanz. Ist nur einer da, fast stets dann im Zentrum gelegen, so wird er mit zur Hantelform ausgezogen (Fig. 151) und selbst durchschnürt. Liegt er etwas exzentrisch, so fallen seine Stücke verschieden groß aus. Auch bei Anwesenheit vieler kann einen oder den anderen Durchtrennung treffen. So ist es häufig in Gewebszellen und Protozoen zu beobachten. Bei den letzten kann als Komplikation die Lage des Cytocentrums (s. III 1 d) inmitten der Nukleolarmasse hinzutreten, nochmals ein deutliches Zeichen, daß diese als eine Zusammenballung ohne Eigenorganisation zu beurteilen ist, da das „Cytocentrum" nach deren Lösung auch isoliert bestehen und zeitweise nackt zutage liegen kann (Entamöben, Hartmann). — Nur in seltensten Fällen scheint ähnliche Teilung bei Mitosen vorzukommen. Gewöhnlich, fast immer, löst sich der Nukleolus in ihr spurlos auf. Seltener erst in ihren späten Stadien, so daß er neben oder in der Spindel stecken kann („Metanukleolus"); meist in Prophase. Aber dies geschieht kaum durch Eindringen des Zellsafts erst, wie man gedacht hat. Wenn wir die Schwerlöslichkeit des Kernkörpers bedenken (vgl. II 1 e), kann in der Zelle wohl nur Fermentwirkung in Frage kommen. Und diese lösende Substanz muß auch (oder allein) dem Kerne eigen sein, da die Lösungserscheinungen oft lange vor einer Mitose ihren Anfang nehmen.

Ihre Typen führt Figur 84 vor; Vakuolisierung, bis zum völligen Schaum, ist das Häufigste. Alle zeigen deutlich, daß in der homogenen Masse mehrere Substanzen stecken können (vgl. Fig. 44 b), ob chemisch oder nur physikalisch verschieden, bleibt freilich offen. Es können aber an der Vakuolenbildung ebensowohl Entmischungsvorgänge beteiligt sein (Albrecht), als Herauslösen von Körnchen größerer Löslichkeit: wir erfahren also dadurch nichts über die Verteilung der Komponenten im anscheinend homogenen Körperchen. Die stehenbleibenden Wände werden inzwischen meist wieder stark chromatisch, vielleicht als Zeichen beginnender Wiedererweichung. Andererseits setzt der Vorgang oft mit Bildung einzelner Vakuolen ein — N. mit 1 bis 2 davon sind deshalb häufig — in ihnen manchmal ein Korn von schwerer Lösbarkeit; die Oberflächenspannung des Ganzen schleudert solche Blasen gewöhnlich aus (oft beobachtet). So kann es zustande kommen, daß Körner und Tropfen von zwiefach differenter Färbbarkeit neben dem (wieder) basichromatischen Hauptnukleolus liegen, und sehr komplizierte Bilder entstehen (Fig. 85); auch weiter durch Zerfall des Ganzen. Man hat die einzelnen Erscheinungsformen als Karyosomen, Plasmosomen, Allosomen, Nukleosomen unterschieden: nur der erste Ausdruck, für basichromatische Nukleolen, wird häufig noch gebraucht.

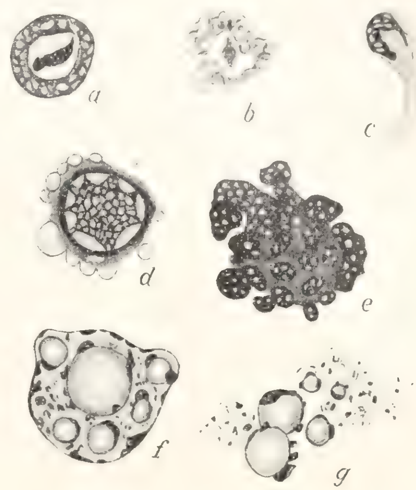


Fig. 84. Einucleolen mit Lösungserscheinungen. a bis c von Triton (Molch), d Stichonemertes (Plattwurm), e Cypris fuscata (Muschelkrebs), f und g Serpula (Ringelwurm). a bis c nach Lubosch, d nach Böhmig, e nach Schleip, f, g, nach Soulier.



Fig. 85. Eikern mit verschieden färbbaren, teilweise in Lösung befindlichen Nucleolen von Patella spec. (Schnecke). Nach Jörgensen.

Nicht überall strebt in dieser Art ein Nukleolus der Lösung direkt zu. Besonders in den Eiern mit vielen Keimflecken (und manchen Protozoen, z. B. Gregarinen) scheinen Lösung und Neubildung eine Zeitlang nebeneinander herzulaufen. Die sehr erweichten, doch nur langsam verschwindenden Massen bilden dann Knäuel, Tröpfchenhaufen, lange Fäden in Mengen, die den ganzen Raum durchsetzen können,

und oft mit Chromosomen verwechselt wurden (vgl. Fig. 43). Die Neuentstehung scheint auch hier in Nähe der Chromosomen lokalisiert. Man könnte in dem allem tiefgreifende Abweichungen sehen; aber die Existenz nächstverwandter Species mit nur einem Keimfleck, in allen den vielen hierher zählenden Gruppen, macht diese Auffassung unhaltbar.

3b) Die Chromatizität der jungen und mancher alten Nukleolen hat viele veranlaßt, das Chromatin der Chromosomen zum Teil von ihnen herzuleiten. Insbesondere wenn dieses in Färbbarkeit, mit Safranin z. B., mehr mit dem Nukleolus übereinstimmt wie mit dem Ruhechromatin. Doch liegt hierin kein Beweis. Denn fast alle Nukleolen, auch die sonst reinen oxychromatischen, bevorzugen das Safranin. Andererseits sind basichromatische Keimflecke oft stark glänzend, viel lichtbrechender wie Chromatin, überträfen demnach unter Voraussetzung gleichen Stoffs dieses bedeutend an Dichte und müßten also (unter derselben Voraussetzung) sich anders (stärker — schwächer), nicht gleich, tingieren. Und die Löslichkeiten (noch nicht sehr eingehend geprüft) sprechen einstweilen nicht zugunsten der Identität. Wohl lösen sich dunkle Nukleolen des öfteren in Salzsäure, auch Kalilauge, vor allem bei Embryonen mit ihrer raschen Teilungsfolge (Mühlmann); aber in anderen Stadien kann das Gegenteil eintreffen. Keimflecke verschwinden in vielen Eiern schon im Wasser, wie Chromatin (z. B. bei Libelle, Schaf, Teichmuschel, Flemming, La Val. St. George); doch sind gerade unter diesen genannten rein oxychromatische. Ein sehr einleuchtendes Beispiel gibt das Ei der Malermuschel (Unio). Es besitzt, wie viele Mollusken, Ascidien usw. (s. in Fig. 85) „Doppelnukleolen": ein „chromatischer" Teil (oder zwei) umgreift oder hängt an einem größeren runden, hier und da wohl ölartig glänzenden „Hauptnukleolus"; es ist manchmal schön zu verfolgen, wie die zuerst allein vorhandene „chromatische" Substanz durch achromatische ersetzt wird. Nun wird hier von Wasser der achromatische gelöst und, was mehr sagt, beide von Essigsäure in mittlerer (2 bis 5prozentiger: teilweise) und starker Konzentration (O. Hertwig), unserem alltäglichsten Chromatinfäller: ein sicheres Zeichen, daß es hier mehr Stoffe gibt, als „Chromatin" und „Nukleolarsubstanz". Keimflecke der Amphibien lösen sich wohl in Salzsäure u. dgl. (Carnoy), doch auch in Pepsinsalzsäure, wie es das Chromatin hier nicht tut (Zacharias). Und schließlich tingiert die einzige Farbe, die fast nur Chromatin angeht, Methylgrün, die Nukleolen niemals deutlich (resp. bläulich statt grün).

Aber auch, wenn Nukleolen, was noch nicht unmöglich ist, wirklich chromatinverwandte Substanzen zeitweise bergen sollten, so würde ein unverändertes Ueberwandern auf Chromosomen schwer zu verstehen sein. Denn oft sind dabei beiderlei Gebilde räumlich getrennt, so daß Lösung und Wiedererscheinen nur in Frage käme: da elektrische Vorgänge bei mangelndem Elektrolytcharakter der Umgebung wohl auszuschließen sind, könnten die nebeneinander in Lösung gehende und die ausfallende Substanz m. E. nicht wohl identisch sein. Und nur um solche, nicht Organe, handelt es sich ja hier. Also allenfalls Umsetzung, mit einer Komponente im basichromatischen Nukleolus. Wir tun daher besser, solche Substanzen als pseudochromatisch zu bezeichnen, im Gegensatz zu denen, welchen mit Sicherheit wesentlicher Anteil an der Chromosomenbildung zuzusprechen ist.

3c) Wir unterscheiden nun folgende 4 Klassen nukleolusartiger Bildungen im Kern:

1. Karyosphären, Klumpen aus dichtgedrängten oder verknäuelten Chromosomen, in Geschlechtszellen nur gefunden. Oft sind aber inhomogene Nukleolen (vgl. Fig. 44b) als solche beschrieben worden, — wo man denn die scheinbare „Karyosphäre" manchmal noch ungeändert neben der Chromosomengarnitur später finden kann.

2. Chromatinnukleolen, d. h. „Ruhe"-stadien von Heterochromosomen (s. **II 2f** β).

3. Eigentliche Nukleolen, auch Plasmosomen genannt, oxychromatisch oder achromatisch.

4. Pseudochromatische Nukleolen (Chromoplasten oder Karyosomen), mit den vorhergehenden durch Uebergänge verbunden; aber auch Substanzen umfassend, die heterogener Natur sein mögen — und nicht stets Nukleolengestalt tragen. Ein paar Beispiele müssen für dies letztgenannte wenig bearbeitete Gebiet hier genügen (vgl. auch **II 1** f δ):

α) Stark färbbare Strünke und Balken im Innern der Kerne von Wirbeltieren und Arthropoden (vgl. Fig. 152), nukleolenartig oder netzknotenähnlich angeordnet, doch im Leben von starkem, öligem Glanz in durchfallendem Licht, also kaum echtes Chromatin. Wahrscheinlich entsprechende Strukturen sind es, die Pappenheim z. B. bei weißen Blutkörpern Basiparachromatin genannt hat.

β) Wolkenartige stark tingierbare Bildungen, mehr oder minder den Kern füllend (Fig. 36b), bei Drüsen- und Protozoenkernen gesehen. Oft wohl nur Lösungsbilder von Nukleolen — doch nicht immer. Das bekannteste Beispiel eine anfangs achromatische Körnelung in Ovogonien von

Dytiscus; bei der differenziellen Teilung zwischen Ei- und Nährzellen dann als chromatischer Ring an einem Spindelpol; und in Ruhestadien der Keimzelle, in die diese Substanz so ungeteilt gelangt, erst als chromatischer Nukleolus zu finden, dann endlich in ein Fadenwerk aufgelöst (Giardina, Débaisieux; vgl. den Artikel „Befruchtung").

γ) Gekörnelte Flocken, im Kernraum zerstreut, bei Eiern und Protozoen (Fig. 86).

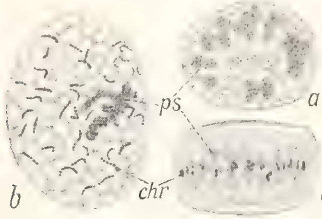


Fig. 86. Stadienfolge bestimmter Kernteilungen bei Actinosphaerium eichhorni (Heliozoe). a Kern im Uebergang aus Ruhe zur Prophase, b Prophasekern, c Metaphase von der Seite, nur Kern dargestellt. ps Pseudochromatische Substanzen, chr Chromosomen. Im Innern von a ein feines chromatisches Netz. Nach R. Hertwig.

Bei Actinossphaerium (Protozoon) können sie zwischen den Chromosomen liegend bis in die Teilungsfigur verfolgt werden (R. Hertwig). Ihre Reaktionen sind im allgemeinen nukleolusähnlich.

Das Letzte gilt für die meisten. Deshalb rechnen wir sie einstweilen zu den Nukleolarsubstanzen im Gegensatz zu chromatinartigen Stoffen. Doch nennen wir zwar „Nukleolus" die Formprägung als solche; „echte Nukleolen" aber nur die nicht scharf zu scheidenden Plasmosome und pseudochromatischen Kernkörper.

3d) Theoretisches. Ueber die Zusammensetzung der echten Nukleolen, und ihre Rolle im Kern sind viele Ansichten geäußert worden. Ihre Entstehung nahe an den Kernfäden hat sie als deren Abkömmling oder Spaltprodukt, die auch beobachtete nahe der Kernmembran als Einwanderer vom Zelleib her in Anspruch nehmen lassen. Ihre Bestimmung soll die eines Speichers für Stoffe zur Chromosomenbildung sein — nicht recht wahrscheinlich, weil sie deren Bildung überdauern können (Metanukleolus); oder eines Exkrets, eines Abfallprodukts, dessen sich der Kern bei der Mitose entledigt — nicht zu verallgemeinern, weil bei anderen Teilungsarten der Nukleolus ja durchschnürt wird und so ganze Generationen von Zellen hindurch erhalten bleibt. Es fehlt uns schon die Kenntnis darüber, ob diese Kernkörperchen die ganze Nukleolarsubstanz enthalten, oder sie (wie R. Hertwig meint) weiter im Kern verbreitet ist (vielleicht gar im Plasma: „Plastin"); die Tatsache, daß manche Kernarten geprägter Nukleolen stets entbehren (einzelne Furchungs- und Embryonalkerne, z. B. junge rote Blutkörper der Säuger), ließe sich so leichter in Einklang bringen mit der sonstigen Regelmäßigkeit des Vorhandenseins. Solange hierin, und über den Stoffmetabolismus des Kerns, unser Wissen so gering ist, werden wir kaum zum Verständnis des Nukleolus gelangen; denn nach seiner wechselnden Entstehungsgeschichte in Karyomeren z. B., und auch weil er bei Bestehenbleiben der Chromosomen zwischen den Reifeteilungen oft überhaupt nicht gebildet wird, und da er schließlich sein Wachstum vor dem Kern beendigt — ist soviel klar, daß eine kompliziertere, wohl indirekte Abhängigkeit vorliegt. Und sehr wahrscheinlich — bei den wechselnden Löslichkeiten — stecken zeitweise mehrere Substanzen in ihm, deren Eingreifen nicht einheitlich sein mag. Hinweise auf Gehalt an Lipoiden (Myelinfiguren, Albrecht) und Fermenten (Peroxydasen, Unna) liegen immerhin hierüber schon vor.

4. Membran und Grundsubstanz. Der konservierte Gewebskern hat eine in der Regel stark färbbare, beiderseits scharf begrenzte Membran. Größere Typen lassen aber häufig zwei Lagen unterscheiden, eine äußere einheitliche „achromatische", d. h. mit Chromatinfarben nicht tingierbare, und eine innere durchbrochene, die „chromatische". Diese ist in Kontinuität mit den Gerüstfäden im allgemeinen, und je nach deren Entwickelung mehr wie eine Membran mit vielen Poren in geringen Abständen, oder wie ein Belag aus unregelmäßigen Platten an den Ansatzpunkten der Gerüstbalken beschaffen. Deshalb, und weil von der Fläche betrachtet, manchmal ein Netzwerk gesehen werden kann, wird sie vielfach für einen wandständigen Teil des chromatischen Gerüsts gehalten. In der Tat fehlt sie in typischer Ausbildung stets, wo jenes nicht nachzuweisen ist (große Eier, manche Drüsen und Protozoen). Da aber in beiden Fällen andererseits die achromatische unsichtbar sein kann, wurde die Existenz einer eigentlichen geschlossenen Membran von vielen überhaupt geleugnet; nur die äußere Gerüstbegrenzung sollte sie vortäuschen, oder — dazutretend oder allein — ein Fällungsprodukt vorliegen.

Ueber diesen Punkt gewinnen wir zunächst Sicherheit durch Präparation frischer Eikerne z. B. von Käfern oder Mollusken in geeigneten Stadien. Nach Beseitigung des Kerninhalts mit Nadeln ohne Flüssigkeitszusatz behalten wir eine zähe optisch

homogene Membran, die mit scharfem Rand zerreißt und wenig dehnbar ist, zurück. Sie färbt sich vor allem mit Plasmafarben (und Eisenlack), hält indessen wie die meisten dichteren Gebilde, auch Kernfarben fest. Nach Konservierung solcher Kerne findet sich ihr von innen anliegend, und öfters auch außen darauf eine Verdichtung der benachbarten Substanzen, ein Wandbelag (vgl. Fig. 44a).

Ganz dasselbe zeigen viele Protozoenkerne (vgl. Fig. 41c). Einige Wurzelfüßer lassen sogar im Leben deutlich eine doppelt konturierte, unter Umständen glänzende, Kernwand erkennen, die beträchtlich fest sein kann. Sie erscheint homogen. Bei Gregarinen aber ist sie, in konserviertem Zustand, eine Art Flechtwerk (und dasselbe ist von sehr großen Eiern — Wirbeltiere — berichtet). Vielleicht jedoch gehört dies in Wahrheit einem äußeren Wandbelag zu, denn sicher kommt, bei Rhizopoden wenigstens, eine membranartige Verdichtung des Cytoplasmas an dieser Stelle vor, und auch bei Ei- und Drüsenkernen ist ähnliches beschrieben.

Wenn somit aber die vitale Präformation geschlossener achromatischer Membranen feststeht, so ist es ebenso sicher, daß jede solche anderen Orts fehlen kann. Wieder Eikerne (vgl. Fig. 45) und Protozoen, diesmal aus der Klasse der Flagellaten, geben die eindeutigsten Bilder. Lebend und konserviert findet man nur eine scharfe Grenze, ohne Spur häutiger Bildungen. Die Oberfläche solcher Kerne ist oft mit spitzen Buckeln besetzt, wohl amöboid beweglich. Der Kern erscheint als Tropfen im Cytoplasma.

Wo aber andererseits eine ungebrochene Grenzlinie zu sehen, kann sie nicht stets eine feste Haut bedeuten. Denn manche derartige Eikerne, isoliert aufeinander gelegt, können zum Verschmelzen gebracht werden (Albrecht). Die Vereinigung der beiden Kopulationskerne beim Befruchtungsvorgang vieler Tiere bestätigt die Normalität dieses Geschehnisses. Nach Reizung mit indifferenten, nicht lösenden Flüssigkeiten hat man dazu oft amöboide Oberflächenbewegung an Ei- und entsprechend „membranlosen" Furchungskernen beobachtet. Alles legt uns nahe, hier eher an eine flüssige (Quincke), mit Grundsubstanz und Cytoplasma natürlich nicht oder beschränkt mischbare „Kernhaut" zu denken.

Befunde von Veränderlichkeit am gleichen Objekt führen zu einem einheitlichen (vorläufigen) Verständnis. Die Verhältnisse der genannten Wurzelfüßer zeigen uns am sichersten den Weg. Wir finden ihre Kerne bei der Gameto-Chromidienbildung (s. II 2 und Fig. 87a, b) oft breit geöffnet, den Inhalt in Kontinuität mit dem Cytoplasma, meist nur auf einer Seite; die durchlochte Membran zeigt sich aber später

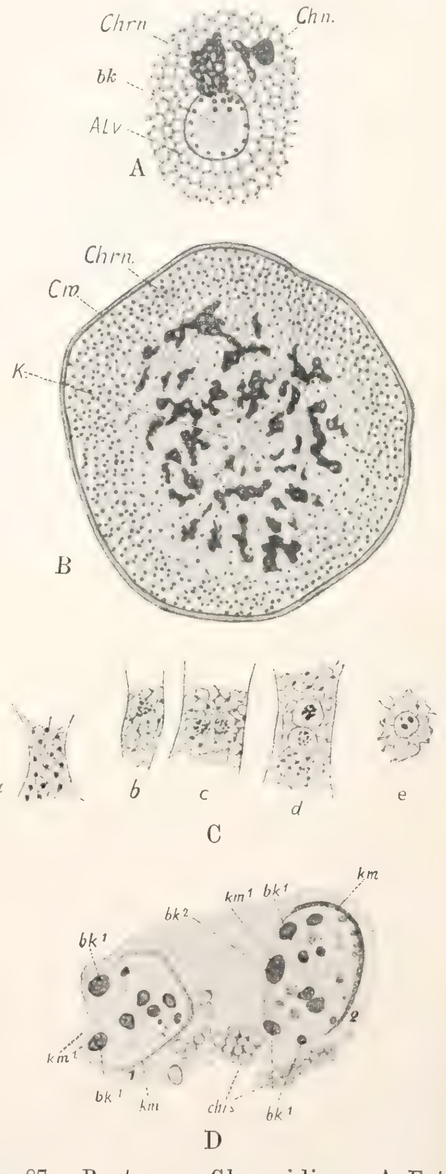


Fig. 87. Protozoen-Chromidien. A Entstehung am Kern, B Schnitt durch Cyste mit Leerkern und Chromidialnetzen bei Gametenbildung von Protomyxa aurantiaca; C Bildungsstadien von Gametenkernen aus Gameto-Chromidien bei Mastigella vitrea; D vegetative Chromidien (in Teilschnitt mit 2 Kernen), von Difflugia urceolata. K Leerkern, bk Caryosomen, bk_1 und $_2$ vielleicht in Ausstoßung, km Kernmenbran, km_1 anscheinend gelöst, chrs vegetative Chromidien, chrn Gametochromidien, Alv Cytoplasmawaben. A und B nach Schepotieff, C nach Goldschmidt, D nach Zülzer.

sehr häufig wieder ergänzt, nachdem alle chromatische Substanz den Kern verlassen hat. Solche Leerkerne, und andererseits auch Defekte in den Membranen, sind in pathologischen Gebilden (des Menschen) beide nicht selten. Und bei Eiern, sowie (Spinn-) Drüsenzellen besonders der Gliedertiere ist Schwund der Kernmembran an einem Pol oder Verdünnung an gleicher Stelle oft beschrieben, z. B. bei den gleichen Schwimmkäfern (Dytiscus, Korschelt), die später eine feste Kernhaut besitzen. Da liegt es nahe, dünnere Strecken als Reparaturen zu betrachten; und wie diese muß ja auch die ganze Membran nach jeder Kernteilung zustande kommen: ohne Zweifel durch allmähliche Erstarrung in die Oberfläche verlagerter Substanz, also nach dem Modus der Kolloidmembran (s. o. I1a). So wäre sie anfangs flüssig, bei längerem Bestehen immer fester, was übrigens gut mit der beobachteten geringeren Löslichkeit bei alten Kernen (Individuen) harmoniert. Die äußeren und inneren Wandbeläge aber wären sekundäre Verdichtungen auf ihr, amorph bei homogenem oder Alveolarsäume mit dickeren Wänden bei wabigem Bau, wie beides ja in solchem Fall entstehen muß; wie weit der innere, wo er ein chromatisches Geflecht darstellt, lebend präformiert oder Koagulationsfolge ist, bliebe offen.

Stofflich besteht die (achromatische) eigentliche Kernmembran wohl aus Proteinsubstanzen. Man hat freilich wie bei der Plasmahaut Lipoide vermutet, doch die Unlöslichkeit in Alkoholäther und die Permeabilität für Salze schließt dies aus. Auch hier finden wir aber Unterschiede in Durchlässigkeit, wie z. B. osmotische Schrumpfung am Ascidieneikern in hypertonischer Lösung von Kochsalz, während die meisten Kerne dieses sofort eindringen lassen. Den gewöhnlichen Lösungsmitteln setzt die Membran großen Widerstand entgegen.

Als Abkömmling der Grundsubstanz dieser hierin verwandt, läßt sie auch in anderer als chemischer Hinsicht Schlüsse auf diese zu. Wo scharfe Abgrenzung gegen sie im Leben vorliegt, muß man dieser Grundsubstanz flüssigen Charakter wohl zuschreiben — bei festerem wäre ein Uebergang, nach Art der Crusta (s. I 2e), zu erwarten. Wirklich sind die Eikerne mit dichter, faltenschlagender Haut von einer leichtbeweglichen Flüssigkeit erfüllt, die beim Anstechen und Ausdrücken des Kerns in Ringerlösung im Strahl entweicht und sich rasch, fast ohne Schlierenbildung, mit dem Salzwasser mischt. Und bei langsamer Fällung können die zuerst auftretenden Körnchen in solchem Kern Brownsche Bewegung zeigen.

Nicht so sicher ist die Parallele bis jetzt weiter zu verfolgen. Die gestreckten und verzweigten Kerne würden die beste Handhabe bieten, wenn eins von beiden, Charakter der Grundsubstanz oder der Membran, erst sicherstände, denn ihre Form kann nur durch festen Zustand von einem davon erhalten werden. Wenn nun aber Saponin in der Tat den (Vorticellen-) Kern in ein paar Tropfen zerrinnen läßt, so mag es mit der (fraglichen) Membran auch die Grundmasse eventuell erst gelöst haben. Immerhin ist Membranlosigkeit an gestreckten Aestchen von Drüsenkernen lebend gesehen worden, ein Zeugnis zunächst, daß Festigkeit des „Kernsaftes“ vorkommt. Und allgemeiner bewiesen scheint mir dies zu sein durch das Entstehen von Brownscher Bewegung an den lebend sichtbaren Chromogranula von Gewebskernen, nachdem ein Lösungsmittel der Grundmasse an den Kern herangetreten ist. Schon die gewöhnlich ruhige Lage frei suspendierter Körner in unbeeinflußten Kernen weist übrigens mindestens auf starke Viskosität bei den meisten hin. Lösung der Kernmembran mit Ammoniak, das auch die Grundsubstanz erweicht, läßt diese zwar amöboid zerfließen, manchmal in ein paar Stücke sich teilen (Fig. 88), nicht jedoch

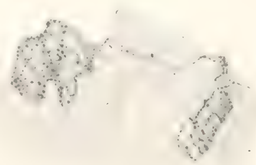


Fig. 88. Ein Speicheldrüsenkern von Limnaea stagn., nach längerer Behandlung mit Ammoniak 5% zerflossen; dann fixiert. Darum ein Ausschnitt des Cytoplasmas. Nach Präparaten von R. Gross. Original.

mit dem Plasma sich mischen, wie es doch dieselbe Substanz nach der prophasischen Kernschwellung und Kernlösung, d. h. aber Wasseraufnahme, in der Mitose tut. Abgeplattete Epithelkerne schließlich können von unregelmäßigen Löchern von lang ungeänderter Weite und Lage durchsetzt sein (sogenannte Lochkerne, Fig. 89) — kurz: eine Art Gallerte liegt offenbar in vielen Gewebskernen vor; für manche Protozoen hat schon vor langer Zeit Bütschli einen gallertigstarren Zustand festgestellt. Die Ruhekerne von verschiedenem Typus verhalten sich also darin sehr different. Aber, wie eben berührt: jede Mitose lehrt uns schon, daß auch hierin Wechsel herrschen kann.

5. **Beziehungen zwischen Kern und Cytoplasma.** 5a) Stoffwechselbeziehungen. *α*) Die Bedeutung des Kerns für das Zelleben hat man zuerst aus Beobachtung kernlos gemachter Zellstücke zu erschließen versucht. Es er-

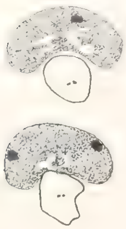


Fig. 89. Zwei Lochkerne aus der Descemetschen Haut der Katze. Lage und Größe der Sphäre markiert, in ihr Diplosom. Nach Ballowitz.

geben sich dabei schon allerlei Hinweise auf die besondere Art seiner Leistung; und es seien daher, aus beiden Gründen, diese Ergebnisse zur Einführung vorausgeschickt.

Zerschnürt man Protozoenleiber — Infusorien oder Amöben — so regeneriert sich jedes kernhaltige Fragment zu einem verkleinerten Ebenbild des ganzen, selbst wenn es nur dessen 5. bis 10. Teil, bei manchen sogar weniger als den 25. Teil, ausmachte; es zeigt sich dann ungeschwächt lebensfähig zumeist. Stücke ohne Kernanteil leben auch weiter, von günstigen Objekten bis 20 Tage (Amöba terricola). Sie bewegen sich normal, manche fangen Beute; und verdauen sie auch zuerst. Aber nach kurzem sind sie zu letzterem nicht mehr imstande, sondern stoßen sie unverdaut wieder aus, ja sie können sie teilweise sogar nur schlecht noch festhalten. Sie bilden wohl pulsierende Vakuolen, auch Wimpern neu (Stentor, Ishikawa), und vollenden etwa eine Membranellenschnur (Fig. 2me), von der sie ein Stück erhalten haben; legen jedoch nie eine neue an. Sie besitzen zwar keine Teilfähigkeit mehr — indessen an kernlosen Zellen Vielzelliger ist ja auch Durchschnürung beobachtet. Früher oder später gehen jedenfalls alle zugrunde, meist aber bald, nach Stunden schon. — Das Leben erlischt also nicht plötzlich, wie eine Maschine stillsteht, der man einen Hauptteil genommen hat — die Zelle ist kein verwandtes System. Alle wichtigsten Fähigkeiten sind noch da, aber andererseits alle, vielleicht mit Ausnahme der Beweglichkeit, primär geschädigt: der Kern ist nicht bloß ein Reservoir für Erbeinheiten oder dgl. (vgl. den Artikel „Vererbung"), er arbeitet mit dem Leib zusammen zur Erzielung der meisten Leistungen. Nie wird er neu gebildet, auch nicht bei Anwesenheit von Chromidien; selbst regulativer Ersatz für seine Funktion ist nicht möglich. Daß aber gerade Verdauung und Bautätigkeit zuerst die Schädigung erkennen lassen, spricht für seine auch stoffliche Beteiligung am Metabolismus, — ohne daß es seine einzige Wirkungsart zu sein braucht.

Auf das gleiche deuten bestimmte Verlagerungen des Kerns in Eizellen, die von Nachbarzellen ihre Nahrung erhalten, aus der Zellmitte weg in die unmittelbare Nähe jener, manchmal bis zur Berührung (Insekten, Actinien, Fig. 90); seltener, bei bauenden und

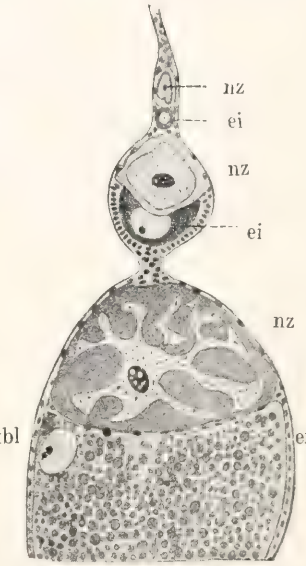


Fig. 90. Eiröhre von Forficula auricularia (Ohrwurm) im Längsschnitt. ei Oocyte (im Follikelepithel), kbl Keimbläschen, nz Nährzellen. Nach Korschelt. Aus Korschelt und Heider.

abscheidenden Zelleibern, an ihr Produkt heran. Beidemal zeigt der Kern, bei mangelnder Berührung, zackenartige Fortsätze, lebend sichtbar, nach der Stelle der Aufnahme oder Abgabe von Stoffen seitens der Zelle (Fig. 91). Da solche Deformationen auch durch oberflächenspannungsmindernde Flüssigkeiten künstlich zu erzielen sind, sobald diese einseitig hinzutreten, kann man auch die Verlagerung als passive Hinbewegung zum Ort anderer Spannung zwischen Kernoberfläche und Zellsubstanz deuten, vorausgesetzt, daß die Kernhaut bis zum flüssigen Zustand erweicht wäre. Aber Stoffwechselbeziehungen sind auch bei solcher Annahme noch deutlich, zunächst durch das Erscheinen von fettartigen Tropfen z. B. bei Dytiscuseiern im Kern (Korschelt, s. Fig. 91), was man zu anderer Zeit nie findet, und häufiger durch die Endigung einer (nicht seltenen) parallelstreifigen Diffusionsströmung, von

der Zellgrenze her, am Kern; oder aber, wenn Massen von Nährsubstanz sich klar vom Plasma abheben, bilden sie eine Straße



Fig. 91. Längsschnitt eines Teils der Eiröhre von Dytiscus marg. (Käfer). eif Eifach (Ei im Follikel), nf Nährfach (das untere nicht ausgeführt). Nach Korschelt. Aus Korschelt und Heider.

direkt zum Kern und umgeben ihn dazu in dünner Schicht (Fig. 92). So nimmt er Nahrung entweder auf, oder sie wird

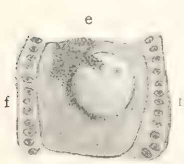


Fig. 92. Ein jüngeres Eifach von Dytiscus marg. e Straße von Nährsubstanz, vom vorhergehenden Nährfach zum Kern führend. f Follikelzellen. Nach Korschelt.

wenigstens an seiner Oberfläche chemisch verändert, und so neue herbeigezogen. Da sie in letzter Linie in diesen Stadien zur Vergrößerung des Eikörpers (resp. der Dotterbildung) dienen muß, so wird Beteiligung des Kerns am Chemismus des Zelleibs wahrscheinlich. — Ueber deren Art liegen zurzeit im wesentlichen zwei, nicht unvereinbare, Hypothesen vor: Abgabe von Baustoffen, oder aber Oxydationsfermenten, wird darin angenommen.

β) Einige wenige Fälle sind bekannt, worin der Zellkern als eine Art innerer Drüse direkt Sekrete (oder andere tote Stoffe) liefert. Man rechnet dahin besser nicht die Auflösung der Kerne in nekrobiotisch, d. h. mit völligem Zellzerfall, arbeitenden Drüsen, z. B. milch- und talgbereitenden, deren Sekret, aus den umgewandelten Zelleibern gebildet, natürlich auch die Kerne enthält, ohne daß etwas für eine Bedeutung der Kernsubstanz für die Funktion spräche. In erster Linie Spinndrüsen von Schmetterlingen, umgewandelte Speicheldrüsen also, zeigen in Wahrheit unser Phänomen; vielfach treten wohlabgegrenzte Behälter, große Vakuolen, im Kern und seinen Zweigen auf (Gilson), gefüllt mit Schollen, deren Identität mit den eigenartigen Nukleolenmassen man ziemlich sicher feststellen kann. Sie öffnen sich ins Cytoplasma (Fig. 93), und Züge von diesen Brocken führen von solchen Stellen zum Kanal der Drüse, in dem der Seidenfaden sich formt. Das Sekret, oder mindestens ein Ingredienz dazu, scheint daraus zu entstehen, also aus jenen „Nukleolen" — deren Natur von denen anderer Kernkörper freilich sehr abweicht (vgl. II 1f*δ*). Richtige Nukleolen aber werden nach Versuchen von Meirovski ausgestoßen

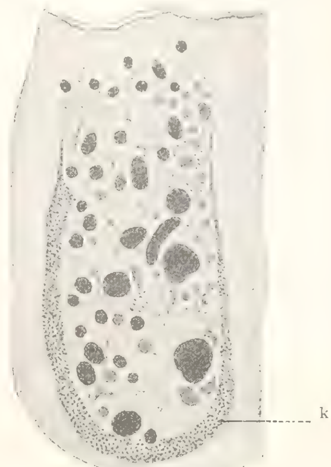


Fig. 93. Ausschnitt aus einer Spinndrüsenzelle der Raupe von Phalera bucephala. Kern (k) oben geöffnet, sein Inhalt nach dem Drüsenlumen hin ergossen. Nach Maziarski. Aus Gurwitsch, Histol.

und in das Pigment verwandelt in der Haut und im Auge bei Wirbeltieren, was allerdings sehr bestritten wird; denn hier begegnet die Deutung der Bilder großen Schwierigkeiten, besonders weil pigmentähnliche Verfärbung von degenerierenden Kernsubstanzen in und außerhalb des Kernes nicht ganz selten ist, in Tumoren, z. B. Sarkomen, — und auch bei sonst noch normalen Zellen von Metazoen und Protozoen, so daß die Scheidung zwischen physiologischem und pathologischem Geschehnis für den Experimentator nicht leicht ist. Nukleolenausstoßung als solche, häufig in Ei- und Drüsenzellen (vgl. Fig. 83), bei den ersten lebend zu sehen, hat dort nirgends deren nachweisbare Verwendung für Zellzwecke im Gefolge; vielmehr ist, bei Protozoen besonders (Schaudinn), Entfernung aus der Zelle ein paar Mal beobachtet. Doch ist ihre Beteiligung an Dotterbildung häufig gemutmaßt worden, vor allem in den nukleolenreichen Eiern.

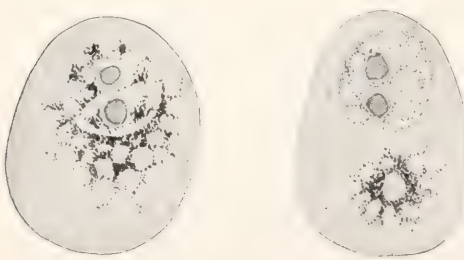
γ) Noch öfter wird dem Chromatin eine Rolle im Zelleib zugeschrieben, nicht direkt als Sekret, aber als Vorstufe davon (Prosekret) und als Bildungsstoff für mannigfache Zwecke. Man findet Drüsenkerne von Beginn der Funktion bis zur Erschöpfung oft sehr reich an basichromatischer Substanz, und Reizung zur Sekretion, etwa mit Pilokarpin bei Speicheldrüsen, vermehrt diese färbbaren Körnchen — die noch nicht in Funktion

stehende Zelle daneben hat oft nur ein zartes Gerüst. Auch Kernschwellung ist in der Sekretionsphase beobachtet. Begleitender Lagewechsel des Kerns zwischen Basis und Mitte der Zelle ist aber wohl eher rein passiv. Die Prosekrete im Plasma (s. I 2 c α) färben sich nun manchmal ebenso wie die Körnchen im Kern. Und Bilder wie Figur 94 veranlassen viele, sie



Fig. 94. Zwei Speicheldrüsenzellen eines Säugetiers. Sollen Chromatinaustritt aus dem Kern zur Imprägnation der Basalfilamente aufweisen. Nach Garnier. Aus Gurwitsch, Histologie.

genetisch vom Kern herzuleiten, direkt oder auf dem Umweg über Ergastoplasmen (s. I2cβ). — Die sonst chromatinarmen Eikerne zeigen, besonders bei kleineren Eiern, zeitweise Wolken basisch färbbarer Körner, verschieden verteilt, doch oft hauptsächlich in Membrannähe; zugleich findet man ebenso aussehende wie auf der Wanderung ins Plasma, in Zügen oder Pyramiden auf der Membran angeordnet (Fig. 95). Im Plasma dotterausbildender Eier



a b

Fig. 95. Mesenchymzellen aus der Larve von Strongylocentrotus liv. (Seeigel). a „Chromatinemission", b Anlage eines Kalkskelettstücks im Cytoplasma, umgeben von Chromidien. Nach Schaxel. Aus Gurwitsch, Histologie.

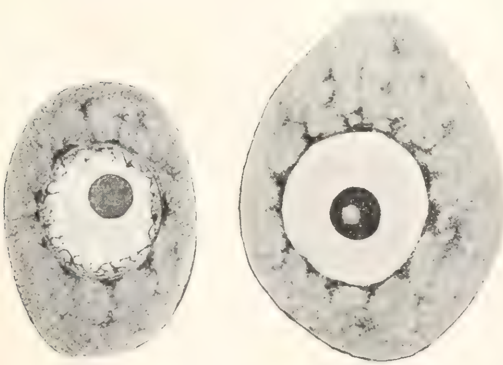
treten dann häufig dichte chromatische Massen, Dotterkerne (vgl. aber oben I2cγ) auf, zuerst als Kappen am Kern, umgreifen diesen allmählich von einer Seite her, lösen sich später in Brocken auf, und scheinen die, dann mehr gleichmäßig verteilten, chromatischen Granula späterer Stadien, die Dottervorstufen, aus sich hervorgehen zu lassen. — In Nervenzellen, Neuronen, hat man ein reziprokes Verhältnis zwischen der Menge der sogenannten Nissl- oder Tigroidsubstanz, färbbarer Körnchenschollen im Plasma, und des Kernchromatins festgestellt. Das sind die wesentlichen Grundlagen für die Meinung, es ließen sich zwei Arten Chromatin unterscheiden: Idiochromatin, zur Chromosomensubstanz gehörig und deren Kontinuität erhaltend, und Trophochromatin, das im Zelleib (und eventuell im Kern) regulierende und bildnerische Funktionen verrichtet. Die Duplizität des Kernes bei Wimperinfusorien (s. II1a), und ähnlich deutbare Vorkommnisse an anderen Protozoen, wie kernbildende, oder auch nicht kernbildende Chromidien (s. II 2) neben einem weiterbestehenden Kern, werden als Stützen dieser von einigen Forschern angenommenen Lehre verwandt (über die Vererbungstheorien, aus denen in letzter Linie diese Hypothese erwachsen ist, vgl. den Artikel „Vererbung").

Nun finden sich aber chromatinähnliche Körnchen — mehr von Chromiolen- als Chromogranulagröße — sehr vielfach und vielenorts in den Zelleibern. Sie umgeben die verschiedensten Zelleinschlüsse: die noch kleinen Sekret- resp. Dottervakuolen, pulsierende Vakuolen der Infusorien, entstehende intrazelluläre Kalk- oder Kieselgebilde (vgl. Fig. 95b), Nesselkapseln; liegen in den Zellsäumen unter frisch abgeschiedener Cuticula (s. I 2e) — in vielerlei Plasmaverdichtungen überhaupt. Alle hat man als mit der Bildung oder Funktion der betreffenden Zellprodukte betrautes Kernchromatin aufgefaßt, und ihnen den gemeinsamen Namen Chromidien (genauer Trophochromidien oder vegetative Chromidien) verliehen. Dicke Fäden von derselben Färbbarkeit, in erster Linie bei Ascaris gefunden, wurden ähnlich beurteilt; auch die Basalknöpfe und Wurzeln der Wimpern (vgl. III2) u. a. hierher gerechnet.

Es ist aber klar, daß die Vielgestaltigkeit der Produkte ohne weiteres sehr gegen die Identität der Bildner — wo es solche sind — spräche, man müßte denn diese für auswandernde Chromiolen, selbständige Lebewesen halten, wofür kein empirischer Grund vorliegt (s. auch II1b, II2b und h). Die Sekretvorstufen z. B. sehen sich natürlich alle ähnlich, müssen aber gleichwohl sehr verschiedene Substanzen sein; gleiche Tingierbarkeit hilft nicht darüber hinweg. Andere Chromidien lassen sich durch die Osmiummethode und die übrigen Färbemittel für Mitochondrien darstellen, was beim Kernchromatin niemals gelingt. Eine Menge von künstlichen Eiweißniederschlägen werden in vitro basisch tingiert unter Bedingungen, wie unsere Konservierungen sie schaffen, z. B. werden

nach Sprengung von Eiweiß-Lecithinverbindungen und Weglösung des Lipoids vielfach solche künstlichen chromatischen Granula liegen bleiben. Kurzum, ohne Zweifel sind es sehr heterogene Körnchen, die als Chromidien zusammengefaßt werden. Und ebenso bestimmt darf man sagen: es müssen unter den Mikrosomen des Plasmas auch mannigfache Arten sich finden, die den vielfältigen Möglichkeiten zu basischer Tingierbarkeit entsprechen (s. II1d) — aus der Tatsache der Färbung darf ein Schluß auf Kernabstammung nicht gezogen werden.

Die Auswanderungsbilder aber („Emission") sind vieldeutig. Sie zeigen nur, daß eine Abscheidung von Stoffen in der Nähe der Kernmembran erfolgt, oder in der Umgebung der Sphäre: also an Orten dichteren Gefüges. Solche müssen adsorptiv Stoffverdichtungen an ihrer Oberfläche fesseln und so Zentren für derartige chemische Umsetzungen werden; experimentell hat jüngst Warburg die große Bedeutung der Membranen (usw.) hierfür erwiesen. In Ei- wie Drüsenkernen finden wir im Einklang damit jene färbbare Substanz im Kern fast stets an der Membran am reichsten entwickelt, von da nach außen und innen ausstrahlend (Fig. 96). — Wenn aber Stoffe



a b

Fig. 96. Oocyten von Coelenteraten mit Chromidien an der Kernoberfläche, in a innen und außen (Aequorea discus, Meduse), in b fast nur außen (Agalma rubra, Siphonophore). Nach Schaxel.

auswandern (auch Einwanderung ist manchmal noch in Betracht zu ziehen), so wird es kaum Chromatin (Chromosomensubstanz) sein. Gerade Eikerne haben häufig Membranen, die Nukleoproteide bei ihrem immerhin kolloidalen Charakter — wenn auch mit relativ hoher Dispersität — nicht durchlassen würden. Wo Chromatinaustritt sicher ist, bei Protozoen und Vielzelligen hauptsächlich in erkrankten oder sonst zugrundegehenden Zellen, treten stets geöffnete Kerne in den Präparaten mit auf. Es wären also in jenen Substanzen pseudochromatische zu erblicken; und unabhängig von diesen Erwägungen muß man sie schon nach ihrer Lokalisation eher dahin rechnen. — Abgesehen indessen von der Chromatinfrage betonen diese Bilder doch die Existenz stofflicher Gemeinsamkeiten zwischen Kern und Plasma, und eine Sonderrolle vielleicht der Membran als dritten Faktors.

Unter den chromatischen Körnchen im Zelleib haben wir nach dem Gesagten zu scheiden zwischen solchen von fraglicher und sicherer Kernabstammung. Die ersten zerfielen in:

1. die „Trophochromidien" der Metazoen, vielleicht zum Teil pseudochromatische Kernabkömmlinge, sicher dagegen vielfach granulärer oder mitochondrialer Natur; auch Kunstprodukte darunter;

2. die vegetativen Chromidien der Protozoen, mehr Infiltrationen der Wabenwände als distinkte Körnchen, neben den intakten Kernen namentlich bei vielen Wurzelfüßern in Massen große Teile des Plasmas füllend (vgl. Fig. 87d), je nach Gattung aber sehr verschieden entwickelt, bis zum völligen Fehlen herab (Doflein), so daß dadurch, und durch ihr bei anderen ständiges Bestehen, eine scharfe Trennung von den kernbildenden, nur periodisch auftretenden Chromidien gegeben ist; sie enthalten zeitweise in ihren Maschen Reservestoffe (Glykogen) — ihr eigenes Entstehen bei jungen Tieren ist dunkel.

Sicher vom Kern, durch deren Auflösen oder Oeffnung, leiten sich her:

3. die kernbildenden oder Gametochromidien (Sporetien) vieler Protozoen (Sarkodina) (vgl. II 2 „Einleitung"), dichtgedrängte Mengen noch schlecht individualisierter Jungkerne, Etappen einer Art multipler Teilung;

4. die degenerativen Chromidien der Protozoen und Metazoen, im Plasma ausgestreutes Kernmaterial, in Geschwüren und anderem pathologischem Gewebszerfall häufig, ebenso in Depressionszuständen von Protozoen; doch auch im physiologischen Prozeß, z. B. bei Verhornungen, zu beobachten, überall, wo Karyorrhexis, Membranauflösung, eintritt. Bei vielkernigen Einzelligen wurde hier und da Abstoßung damit gefüllter Zellteile und Erholung danach konstatiert, meist sterben aber die Zellen ab. Das Chromatin selbst zeigt vielfach, am deutlichsten bei Actinosphärium nach Hungerwirkung (R. Hertwig), eine pigmentähnliche Metamorphose, und scheint für den Organismus wertlos. Doch mögen

manchmal die Körnchen von weißen Blutkörpern oder, in Keimdrüsen, von normalen Schwesterzellen der zerfallenden aufgenommen und so vielleicht als Nahrung nutzbar gemacht werden.

δ) Zum Teil dieselben Bilder werden auch im Sinne einer oxydativen Wirksamkeit des Kerns gedeutet. Nicht, als sollte die Atmung der Zelle ihm allein zufallen. Kernlose Protozoenstücke stellen im O_2-freien Medium ihre Bewegung mindestens ebenso rasch ein wie kernhaltige, und ersticken bald darauf (Verworn). Das Cytoplasma braucht O_2 und kann ihn normaliter allein gewinnen. Auch ist nicht zu behaupten, der Kern nähme die Hauptmenge des verfügbaren Sauerstoffs in Anspruch. Zwar vermehrt sich der Verbrauch bei der Furchung des (Seeigel-) Eies, wobei die Kerne ja sich vervielfachen, das Cytoplasma sich an Menge gleichbleibt, ganz beträchtlich; und schon die Befruchtung (mit Zuführung eines zweiten Kerns) verdoppelt den Betrag. Aber es besteht weiterhin keine Proportionalität; der O_2-Konsum des 8-Zellenstadiums verhält sich zu dem von 22 Zellen z. B. wie 4,2:6,8, und da in dieser Zeit die Größe der Einzelkerne fast dieselbe bleibt, muß augenscheinlich der Verbrauch des Kerns im Gegenteil gegen den des Zellleibs eher zurücktreten. Ueberhaupt ist es, für rote Blutkörper wenigstens, fast sicher, daß Vermehrung der Oberflächen, also der Summe der Zellmembranen, die Oxydationsgröße proportional steigert, so daß kein Grund vorliegt, an den Kerninhalt zu denken. Dem Kern ist also weder die Ausführung der energieliefernden Verbrennung anvertraut, noch reguliert er sie wahrscheinlich. Weil aber (nach Spitzer) Organextrakte dann, und nur dann, oxydierend wirken können (statt der gewöhnlichen reduzierenden Wirkung tierischer Substanzen), wenn sie Nukleoproteide enthalten, hat Loeb den Kern als Oxydationsorgan bezeichnet, für oxydativen Aufbau von Stoffen, nicht Abbau. Und da eben Extrakte schon solche Wirkung entfalten (Jacquet), kann nicht an komplizierte Zusammenhänge, vitale Tätigkeit, wie man zu sagen pflegt, gedacht werden, sondern nur an Erzeugung von geeigneten Stoffen, „Peroxyden" (die leicht O_2 abgeben) oder Enzymen aus der Gruppe der „Peroxydasen" (welche Oxydation nur katalytisch beeinflussen, vgl. den Artikel „Atmung"). In der Tat erfolgt die Synthese des blauen Indophenols aus seinen (experimentell eingeführten) Komponenten in der lebenden Zelle offenbar dicht an resp. außen auf dem Kern, von hier ausstrahlend, wie an der Färbung zu erkennen, und läßt Abgabe eines O_2-Ueberträgers, vielleicht einer Albumoseverbindung von Nukleinsäure (Croftan), von seiner Seite ans Cytoplasma vermuten.

Welche dieser Arten von Stoff in Frage käme, versuchte man durch Tränkung der Gewebe mit Rongalitweiß, dessen Methylenweiß erst nach Auswaschen des Rongalit mit Wasser der Oxydation zu Methylenblau zugänglich wird, zu erfahren (Unna); so läßt sich Täuschung durch äußeren O_2 ausschließen. Es fand sich aber, daß dann keine Bläuung entstand, erst nach Luftzutritt erschien sie, und zwar häufig nur im Kern, in manchen Zellarten ganz vorwiegend im Nukleolus — in anderen aber im ganzen Plasma; sie kann übrigens auch gänzlich ausbleiben. Es scheint danach die Fähigkeit der Kerne einerseits verschieden abgestuft; und andrerseits eine Peroxydase, kein Peroxyd gebildet zu werden. Doch ist der Einwand möglich, das Wasser möchte mit dem Rongalit auch das Methylenweiß vielenorts ausgewaschen haben, außer wo es adsorptiv fester gebunden wurde. — Eine andere Versuchsreihe, wonach ohne O_2 im Medium Kernteilungen weiterlaufen, während der Zelleib seine Bewegung (Strömung) einstellt (Demoor), läßt die Deutung zu, dem Kern müsse ein O-Depot, ein Peroxyd, zur Verfügung stehen. So schwebt in diesem vielumstrittenen Forschungsbereich alles noch sehr im Unsicheren.

ε) Man weiß noch wenig darüber, was das Plasma etwa dem Kern an Stoffen liefert. Es muß ja seine Ernährung vermitteln. Besonders die Eientwicklung, mit der Entstehung vieler Kerne aus einem, dessen Masse sie um das Hundertfache und mehr übertreffen, macht es uns klar. Ob aber die nötigen Synthesen schon im Plasma vorbereitet werden, ist nur für die Seeigel untersucht. Hier trifft es zu. Masing fand den Gehalt des ungefurchten und gefurchten Eies an Purinbasen, und ebenso Nukleinphosphor, gleich; und es ist nicht sehr wahrscheinlich, daß die ganze Menge für tausend Kerne im Eikern gewesen sei. Das Cytoplasma enthielte also dann, wenn nicht Nukleoproteide, doch deren Vorstufen, wohl an Stelle der diesen Eiern fehlenden, bei andern aber gewöhnlich in Menge vorhandenen Phosphoproteine (Vitelline) im Dotter. Ob diese Vorstufen vor Aufbau der N-proteide, oder als solches erst — etwa in der Telophase — in die Kerne eintreten, steht noch dahin.

5b) Größenbeziehungen. Wie die Kerngröße von der Chromosomenzahl (s. II 2d), so ist die Zellgröße von der des Kernes abhängig.

Beobachtung zeigt zunächst, daß der Quotient Kern: Plasma, die sogenannte Kernplasmarelation, für Zellen desselben Ge-

webes annähernd konstant ist, und ebenso bei Protozoenindividuen (derselben Art) von verschiedener Größe, — alles unter gleichen äußeren Bedingungen. Bei Vielzellern ist die Relation für jede Zellart, soweit untersucht, eine andere, und schon die ersten Furchungszellen der Entwickelung können, wenn verschieden groß, und soweit sie damit schon den Charakter von Organanlagen haben, etwas verschiedenen Quotient besitzen. Aber Zellen derselben Funktionsart scheinen auch bei sehr verschiedener Größe — z. B. die Ganglienzellen eines Ganglions (Dolley) — stets gleiche zu haben; und auch in Syncytien, wie quergestreiften Muskeln (vgl. den Artikel „Gewebe") sind größere Kerne von einem größeren Plasmaterritorium umgeben (Schiefferdecker). Was aber die Hauptsache ist, es gilt die gleiche Verhältniszahl für die einander entsprechenden Zellen aller Individuen einer Species.

Jedoch, bei Infusorien wenigstens, ist die Proportion nicht während der ganzen Ruhedauer zwischen zwei Teilungen konstant. Plasma und Kern wachsen nicht stets im entsprechenden Verhältnis, sondern das Plasma rascher. Speziell bei Frontonia ist genau festgestellt worden, daß der Kern nach der Teilung zunächst sogar etwas kleiner werden kann, und dann im Wachsen sehr zurückbleibt; z. B. wurde bald nach einer Teilung der Quotient $^1/_{64}$, kurz vor der nächsten dagegen $^1/_{100}$ gemessen. R. Hertwig hat das erstere Verhältnis als Kernplasmanorm, das letzte als Kernplasmaspannung bezeichnet — „Spannung" unter der Voraussetzung, diese Verschiebung der Relation löse die Teilung aus.

Die beste Illustration, und den Hauptgrund für diese einleuchtende — allerdings experimentell noch nicht hinreichend geprüfte — Hypothese, gibt das Ei ab. Sein dem dottergeschwellten Leib entsprechend großer Kern liefert ja (s. II2aγ) relativ kleine Chromosomen, und da die Befruchtung nur so viel hinzubringt, wie die Reifeteilungen davon noch weggenommen haben (vgl. II2fα), zeigt der entstehende Furchungskern ein starkes Mißverhältnis zu dem Zelleib. Wirklich beginnt sofort eine rasche Folge von Teilungen, während deren der einzelne Zellkern in jeder der kurzen Interkinesen (Ruhe zwischen den Teilungen) fast zur vorigen Größe heranwächst, das Plasma aber eben dadurch in vielen Fällen (wo Ernährung fehlt) eher vermindert wird. Und dieser Teilungsmodus hält an, bis eine bestimmte Relation erreicht ist — von da ab kann die Kerngröße in den Teilungen abnehmen (Seeigel), oder die „Furchung" steht still.

Hier ist nun die beste Gelegenheit zur Prüfung des gesetzlichen Charakters unserer empirischen Feststellung von der Existenz konstanter Relation gegeben. Künstlich veränderte Chromosomenzahl (s. II2c und d) führen ja zu geänderten Kerngrößen; und so müßten sich Larven mit abnormer Zellgröße demnach erzielen lassen. Das tritt auch wirklich ein. Hat der Ausgangskern halbe Größe, so erfolgt ein Teilschritt mehr, die Zellen werden entsprechend kleiner und sind schließlich in doppelter Anzahl vorhanden. So bestätigt ein Versuch den Zwang für die Zelle, einer bestimmten Relation zuzustreben (in Aehnlichkeit mit chemischem Gleichgewicht) — und zugleich, daß Teilung dadurch in Gang gesetzt werden kann. Die (früher geschilderten) Variationen dieses Experiments haben überall diese Gesetzlichkeit bekräftigt. Deren große Bedeutung für die Beendigung morphogenetischer Prozesse kann hier nicht erörtert werden. Nur andeuten wollen wir, daß viele Tiere sogar für alle Organe fixierte Zellenzahl haben; daß bei anderen aber, wo hierin Freiheit herrscht, dafür die Zellgröße für viele Zellarten gebunden ist, so daß große Individuen nicht größere, sondern mehr Zellen besitzen.

Wenn wir hiermit die Zellteilung als Regulationsmittel für die Relation kennen gelernt haben, so scheint die Zelle auch andere Wege zu haben. — Die Konstanz ist nämlich von allerhand Schädigungen bedroht. Und zwar scheinen bei Protozoen alle, Hunger, Ueberfütterung, Kälte, abnorm starke Wärme, Gifte, z. B. auch die Autointoxikation durch die eigenen Exkrete bei Kolonien in nicht gewechseltem Wasser, — die Relation Kern/Plasma zu vergrößern (pathologische Relationsschwankung), teils durch Wachstum des Kerns (Fig. 97), teils durch stärkeren Schwund des Plasmas (Hunger). Bei Metazoen (Wirbeltieren) erzielen Bakterien- und andere Gifte u. a. den ersteren Effekt. Meist zeigen dabei die Kerne unregelmäßigere Konturen und Hyperchromasie; Zerfall oder Absterben durch Chromatolyse (nur Oberfläche stark färbbar) oder Pyknose (diffuse Dunkelfärbung) ist dann gewöhnlich.



Fig. 97. Macronuclei von Discophrya elongata (Suctorie). a Macronucleus und Micronucleus isoliert, normal; b ganzes Tier, Macronucleus (verästelt) hypertropisch, infolge von Uebererernährung. Vergrößerung dieselbe in a und b. Nach Collin.

Bei Protozoen hat man aber auch (Infusorien, Actinosphärien) eine Selbstrettung der Zelle durch Zerstörung der überschüssigen Kernteile beobachtet. Wie weit diese primäre Regulationsfähigkeit verbreitet ist, steht noch dahin.

Eine physiologische Schwankung der Relation ohne Schädigung findet, soweit bekannt, in Abhängigkeit von der Wärme statt, wiederum wie es bei einem chemischen Gleichgewicht zu erwarten wäre. (Vielleicht ist auch der Hydroxylionengehalt des Wassers ähnlich wirksam.) Innerhalb der für die Tiere oder Zellen normalen Temperaturgrenzen verkleinert jede Zunahme der Wärme die Relation, — und umgekehrt. Es mischen sich aber dabei zwei Wirkungsweisen, und beider Sphäre ist noch nicht gut abzugrenzen. Einerseits ist direkte Wirkung bei Wimperinfusorien verfolgt worden: bei Temperatursteigerungen um 5° wurde die Relation in der Zeit zwischen zwei Teilungen meßbar verkleinert. Auf der anderen Seite wird meistens, hier und bei Seeigellarven, auch die absolute Größe beider Teile, von Kern und Leib, geändert, dazu die Chromosomengröße. Z. B. verhielten sich in einem Fall bei hoher, mittlerer und niederer Temperatur die Zellgrößen zueinander wie 1:1,5:2,5, die zugehörigen Kerne wie 1:2,25:3,33; es wachsen also die Kerne nur stärker wie das Plasma in Kälte! Eine Deutung liegt nahe: Wärme beschleunigt die Teilung, das steht fest; wird dadurch das Wachstum der Chromosomensubstanz früher unterbrochen, so müssen kleinere Chromosomen, — Kerne, — und somit Zellen, resultieren. Vielleicht würde es so seine Erklärung finden, daß auf Embryonalzellen vom Pferdespulwurm starke Temperaturänderung sich wirkungslos hinsichtlich der Relation erweist: bei diesen an Säugetierwärme adaptierten Geschöpfen wird in der Versuchstemperatur von 20° jeder Prozeß, auch die Vermehrung der Chromosomensubstanz, stillstehen, — nicht nur die Zellteilungen. Wenn aber, wie in dem vorher geschilderten normaleren Fall, bei Wärmeschwankung die Teilungsgeschwindigkeit in die Bestimmung der Wachstumsgröße eingreift, mag damit häufig erst sekundär auch die Relation alteriert werden; so daß es verfrüht wäre, die direkte Wärmewirkung bei Infusorien zu verallgemeinern.

III. Cytocentrum und Sphäre.

Zuerst und am genauesten bei der mitotischen Zellteilung konnte ein meist sehr kleines Körperchen beobachtet werden, das sie eröffnet und zu vollziehen scheint. In Nähe des Kerns gelegen, teilt es sich und nimmt ihn zwischen seine Teilstücke. Diese umgeben sich mit einer Strahlung und werden nach Lösung der Kernmembran oder früher schon durch ein Strahlenbündel, die sogenannte Centralspindel verbunden, an deren Fasern entlang die Chromosomenhälften zu den Polen gleiten, um ihnen benachbart die Tochterkerne zu bilden (vgl. II 2f). Diese im Zentrum der „Polstrahlung“ (Polsonne) liegenden, wohlabgegrenzten Körperchen werden als dynamische Zentren der Zellen, Centralkörperchen oder Cytocentren, vielfach auch Centrosomen bezeichnet. Man hielt sie zunächst für Teilungsorganellen schlechtweg, vielleicht ad hoc jedesmal entstehend — von Keim- und Furchungszellen abgesehen. Doch ein ähnliches, häufig verdoppeltes Gebilde, ein Diplosom, freilich minimal, zeigte sich in fast allen ruhenden Gewebszellen, sobald in dem Eisenhämatoxylin ein Färbemittel gefunden war, dessen schwarzer Farbton auch solche an der Sichtbarkeitsgrenze stehende Pünktchen aus der ungefärbten Umgebung erkennbar heraushob. Vielfach gelang der Nachweis seiner Centrosomenrolle bei den Teilungen. So erscheint uns das Cytocentrum nun als permanentes Organ. Auch sind Beziehungen zu fädigen Plasmadifferenzierungen nachgewiesen, so daß wohl an Funktionen außerhalb der Teilungen gedacht werden kann. Allerdings nicht überall konnte ein „Cytocentrum“ entdeckt werden, — wie es danach zu erwarten wäre. Aber in manchen solchen Fällen fand sich ein entsprechendes Körperchen mit gleicher Beziehung zur Kernteilung im Kern: Nukleocentren können Cytocentren im engeren Sinne gegenübergestellt werden. Und wo bei Tieren beides nicht sichtbar zu machen ist, wäre an das Launische unserer Tinktionen (vgl. II 1d) zu denken — immerhin bleibt ein Ubiquitätsproblem bestehen und bedarf der Erörterung.

Struktureigentümlichkeiten unserer Körperchen konnten nur an ihren größten Vertretern bemerkt und studiert werden, an den Centrosomen vieler Eier und Furchungszellen, einiger Samenzellen und weniger Protozoen; und zwar fast nur während des Teilungsvorganges. Sie zeigen einen engen genetischen Zusammenhang zwischen Centren und den Teilungsstrukturen des umgebenden Cytoplasmas. Deren Morphologie lernen wir zugleich kennen, wenn wir nun, wie es zum Verständnis der kleineren Typen geschehen muß, mit den Eicentrosomen unsere Betrachtung beginnen.

1. Spezielle Morphologie. 1a) Die Centrosomen der Eier und größerer Furchungs- sowie Samenmutterzellen zeigen in einem Stadium auf dem Höhepunkt ihrer Entfaltung gleich nach Fertigstellung der

Spindel oder der Metaphasenfigur (vgl. II 2) überall wesentlich das gleiche Bild. Ein scharf abgesetztes Körperchen, dichter als das umgebende Cytoplasma, das Centrosom, birgt inmitten seiner Grundmasse, Centroplasma geheißen, ein sehr kleines, im konservierten Zustande stärker lichtbrechendes Korn, das Centriol oder Zentralkorn. Umgeben sind beide von einer in Strahlen nach außen auslaufenden Substanzansammlung, Attraktionssphäre oder Centrosphäre („Sphäre"), deren Masse aber von dieser radiären Polstrahlung in der Regel völlig durchzogen ist, so daß die letztere bis zum Centrosoma heranreicht (Fig. 98). Die Sphäre läßt meist eine innere hellere Markschicht oder -zone, in der die Strahlen wie nackt erscheinen, und eine körnelige, dunklere und breitere Rindenschicht erkennen, die aber auch allein die Sphäre repräsentieren kann. Niemals ist diese nach außen

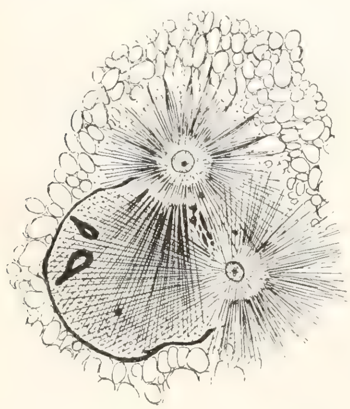


Fig. 98. Die beiden Centrosomen mit Centriol, umgeben von Sphäre und Strahlung. Kern links daneben, geöffnet, Chromosomen vom Schnitt meist nicht getroffen. Reifeteilung des Eies von Thysanozoon brocchi (Strudelwurm). Nach van der Stricht. Aus Haecker.

scharf abgegrenzt; und um deswillen sowie ihrer Genese wegen wird sie als Teil des Cytoplasmas betrachtet, mag aber in gewissem Sinne, nach geänderter Färbbarkeit und Körnchenreichtum, ein Umwandlungsprodukt davon darstellen, dem man den Sondernamen Archoplasma beilegen kann. Die Strahlen daran, vielfach rasch wechselnd in ihrer Ausdehnung, auch leicht durch Einwirkung von Kälte oder Narkotica zu beseitigen (vgl. IV 1 b α), bestehen wohl sogar lediglich, und oft ganz deutlich, aus den in Reihen gebrachten Plasmawaben resp. den Alveolenwänden zwischen solchen Reihen (Fig. 136). Obgleich mit Sphäre und Strahlung zeitweise eng verknüpft und äußerlich eine Einheit bildend, ist daher das Centrosoma als ein ihnen gegenüber selbständiges, weil dauernderes Gebilde zu betrachten.

Diese Centrosomen nun sind fast stets durch ihre ganze Substanz hindurch optisch homogen. Nur unter den sehr großen, wie sie namentlich bei den Echinodermen, Platt- und Ringelwürmern sowie den Spulwürmern vorkommen, finden sich einige (Thalassema, Rhynchelmis, Echinus, vgl. Fig. 101; doch auch Amphioxus) mit Schaumstruktur im konservierten Zustand. Lebend sind beide Arten meist unsichtbar, wohl wegen zu schwacher Lichtbrechungsdifferenz gegenüber der Sphäre, oder der Undurchsichtigkeit des körnchenreichen Zelleibs. Doch sind sie bei Ascaris und dem Plattwurm Mesostoma deutlich gesehen worden. Konserviert heben sich manche durch starkes Brechungsvermögen als glänzende Kugeln scharf ab in wässerigem Medium, nach der üblichen Durchtränkung des Präparats mit Harzen bedarf es aber meist der Färbung, um sie zu erkennen. Dieser gegenüber verhalten sie sich sehr wechselnd, je nach der Behandlung, der Species, ja sogar individuell. Wenige nehmen Kernfarben wie Hämatoxylin an, viele im Gegenteil Plasmafarben (Säurefuchsin z. B.), die meisten sind nur mit Eisenhämatoxylin, wenigstens in der Regel, zu tingieren. Doch halten sie dieses sehr verschieden fest beim Ausziehungsprozeß und geben es innerhalb derselben Species schwer oder so leicht ab, daß sie praktisch bei ganzen Stämmen ungefärbt, als heller Hof um das Centriol erscheinen können (Boveri), — was für die Beurteilung der Diplosomen nicht ohne Interesse ist (s. u.).

Die Centriolen sind lebend, und gewöhnlich auch konserviert, nicht zu erblicken, ehe Schwarzfärbung zu Hilfe kam — oder ein ähnliches Lackverfahren (auch Magnesiumpikrokarmin usw.). Es ist das in ihrer geringen Größe begründet: aber ein Uebelstand, der ihren Nachweis und den Vergleich differenter Stadien sehr erschwert, weil die Notwendigkeit, für sie die gleiche Methode wie für das Centrosom benutzen zu müssen, sie geradezu verhüllt statt entdeckt, wenn das letzte den Farbstoff nicht sehr wesentlich früher wie das eingeschlossene Korn und in allen seinen Teilen abgibt. Doch läßt sich ihr stetes Vorhandensein jetzt einigermaßen bestimmt behaupten; allerdings nicht bei allen Stadien in der Einzahl: oft verdoppelt (Fig. 99).

Es hängt dies mit der Zweiteilung des Centrosoms zusammen, die nun allmählich eintritt. Denn gewöhnlich nur kurze Zeit bleibt der soeben geschilderte Zustand bestehen, wenngleich er in die relativ langdauernde Metaphase der Kernteilung fällt. Schon

während dieser beginnt meist ein dreifacher Prozeß, der mit vollendeter Zweiteilung des Centriols, Entstehung zweier Centrosome — sei es durch Teilung, sei es durch Neukonstitution — und Verkleinerung der vorhandenen Centrosomensubstanz, so daß die Töchter zusammen nicht der Masse der Mutter gleichkommen, seinen Abschluß erreicht. Diese Vorgänge, in die man das einheitliche Geschehen begrifflich zerlegen kann, kombinieren sich darin in wechselnder Folge, so daß sehr voneinander abweichende Bilder und Anschauungen erklärlich werden.



Fig. 99. Erste Furchungsspindel von Ascar. meg., Centriol im Centrosom verdoppelt. Nach Boveri. Aus Gurwitsch, Histol.

Gewöhnlich geht das Centriol voraus, manchmal schon vor der Metaphase; und häufig folgt die Centrosomenteilung erst viel später der seinigen. Es nimmt die Form einer Hantel mit dünnem, allmählich verlängertem Stiel an, der dann verschwindet. Diese Art der Teilung geht durch bei allen zu ihm zu rechnenden Gebilden, selbst unter Nucleocentren.

Weiterhin verkleinert sich im einfachsten Fall (I. Modus) das Centrosom, vielfach proportional zu seiner ursprünglichen Größe — bei kleineren (Fig. 100) kann der Rückgang höchst unbedeutend sein; beträchtlich ist er indessen bei diesem Modus niemals. Das Ende wird durch hantelige Zerschnürung des Centrosomas erreicht, etwa mit den letzten Phasen der Mitose zusammenfallend. Zugleich entstehen neue Strahlen, dicentrisch angeordnet, d. h. radiär auf die neuen Centren orientiert, von innen nach außen heranwachsend, während die monocentrische alte Strahlung in der gleichen Richtung langsam erlischt. — Nicht ganz selten aber plattet sich vor seiner Zerteilung das Centrosom in der Richtung der Spindelachse zu einer ovalen Scheibe ab (Fig. 101), die sogar stabförmig schmal werden kann. Vergleich von Figur 101 b und c zeigt, daß hier gleichzeitige Abstoßung eines guten Teils der Centrosomensubstanz diskutabel ist, die damit in den Bereich der Sphäre gelangen würde. Dies tritt nun sicher ein bei den 3 anderen Haupttypen des Geschehens. Indem der erste davon (II. Modus) die beiden Centriolen an die Enden des schon

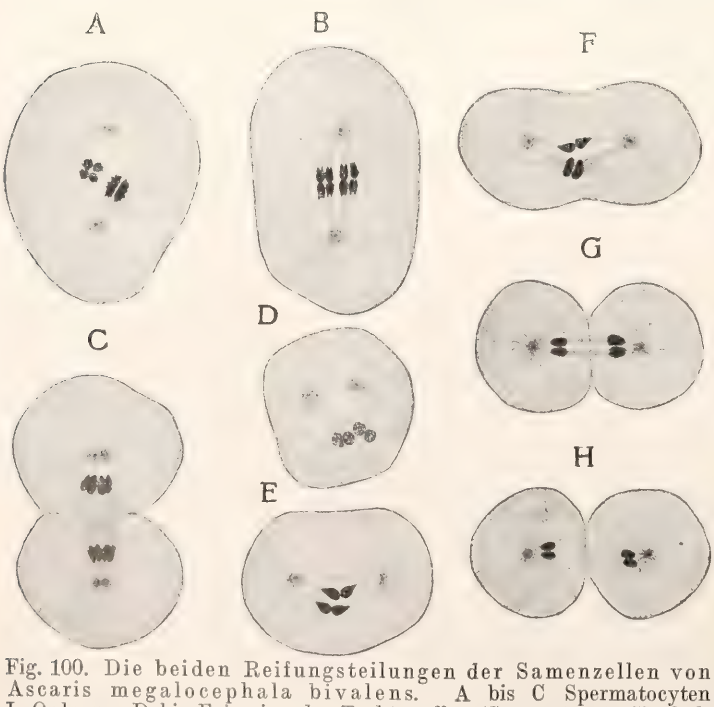


Fig. 100. Die beiden Reifungsteilungen der Samenzellen von Ascaris megalocephala bivalens. A bis C Spermatocyten I. Ordnung, D bis F je eine der Tochterzellen (Spermatocyte II. Ordnung), G und H deren Teilung (zweite Reifungsteilung) zu Spermatiden (jungen Spermien). Nach Brauer. Aus Korschelt und Heider.

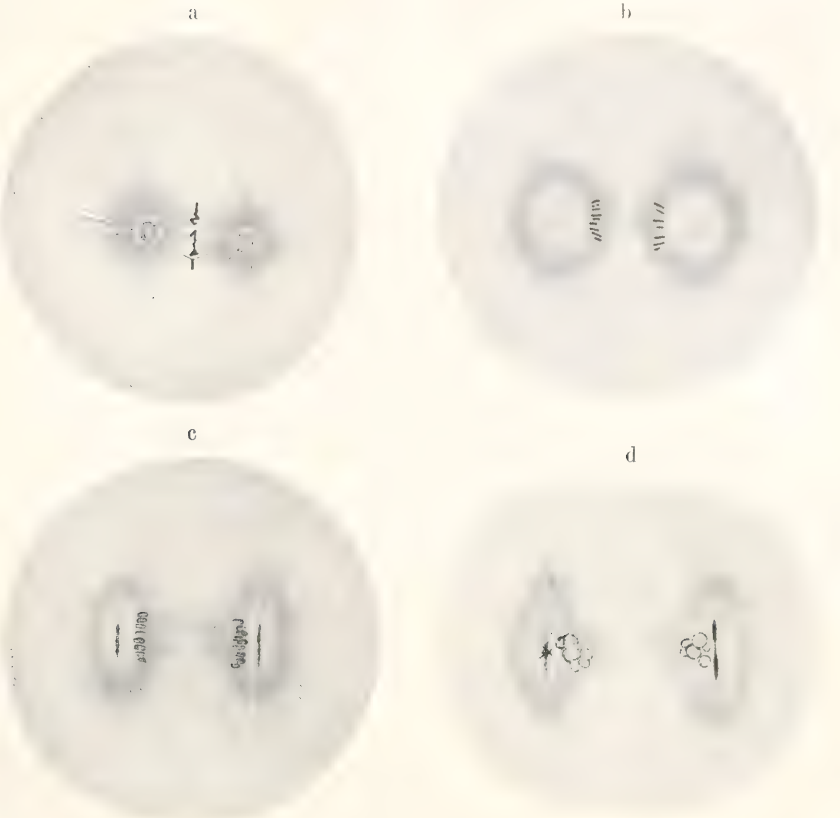


Fig. 101. Erste Furchungsteilung von Echinus microtuberculatus (Seeigel). a Metaphase, Centrosom körnelig (darum helle Markschicht der Sphäre). b Anaphase, Centrosom vergrößert. c späte Anaphase, Centrosom verkleinert zur Scheibe (dunkel), Chromosomen in Umbildung zu Karyomeren. d etwas späteres Stadium, rechts Beginn der Centrosomenteilung. Centriolen nirgends sichtbar. Nach Boveri. Aus O. Hertwig.



Fig. 102. Teilung des Centrosoms im Ei von Diaulula (Schnecke). In c Tochterstrahlungen um die neuen Centrosomen vor Verschwinden der alten Strahlen. Nach Mc. Farland. Aus Gurwitsch, Zelle.

zur plumpen Spindel gestreckten Centrosoms treten läßt, verwandelt sich dessen dazwischenbleibender Hauptteil rasch in eine sie verbindende Parallelfaserung: die Centralspindel; in unscheinbarerer Form tritt sie auch bei der ersten Art der Centrosomenteilung auf — sie wird uns noch beschäftigen. Sie verschwindet später aber spurlos, spätestens nach Ablauf der sich anschließenden Kernteilung, und ihr Areal geht damit in Cytoplasma über: ihre Substanz wird deshalb von Anfang her nicht mehr zum Centroplasma gerechnet. Nur kleine Bezirke des alten Centrosoms bleiben um die Centriolen erhalten, umgeben sich mit je einer Sphäre und Strahlung und stellen die verjüngten Tochtercentren dar (Fig. 102). — Häufiger aber (III. Modus) entsteht neue dicentrische

Strahlung zugleich mit der Centralspindel um die kaum getrennten, noch nicht endständigen Centriolen, und reicht so nahe an diese heran, daß sie fraglos in der Substanz des Centrosoms gelegen ist und sich anfangs sogar auf sie beschränkt. Dessen Oberflächenbegrenzung scheint nun oft in eine Lage dichterer (dunklerer) Körnchen aufgelöst (Fig. 103), die bei Verlängerung der Strahlen in diese eingelagert sind, und längere Zeit die Oberfläche des alten Centrosoms markieren können — bei anderen Objekten wieder sehen wir ein dichtes Stratum von Körnchen an dieser Stelle liegen. Die alte Strahlung pflegt noch zwischen den Fasern der beiden neuen zunächst bestehen zu bleiben. Auch hier kann man nach dem Gesagten also die nun sich vergrößernden und weiter auseinander weichenden Tochtercentrosomen für Substanzreste des alten halten. — Der letzte, seltene Modus (IV.) unterscheidet sich tiefgreifend durch einen Beginn der inneren Umwandlung des Centrosoms vor der Centriolenteilung, mittels einer starken Alveolisation und Hand in Hand gehendem Riesenwachstum, das während der späteren Mitosephasen anhält (Fig. 104). Eine kleine monocentrische Strahlung wird darin sichtbar und dann erst Centriolteilung mit winziger Centralspindel und dicentrischer Strahlung (Fig. 105). Lange Zeit macht diese Halt an dem Mikrosomenstratum auf der alten Centrosomenoberfläche, und die ineinandergeschachtelten Radiärfiguren können dadurch noch scharf getrennt sein, wenn um die Centriolen schon sehr stattliche Centralkörperchen herangewachsen sind (Fig. 106).

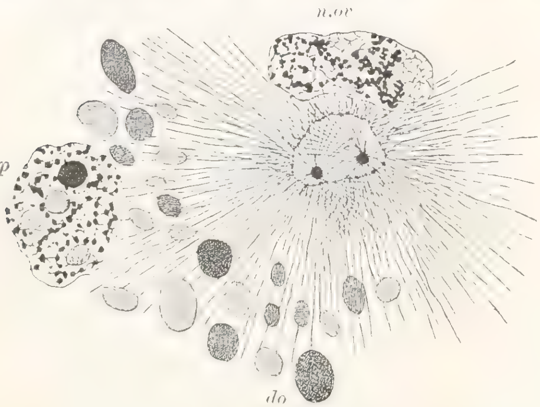


Fig. 103. Frühe Prophase der zweiten Reifungsteilung des Eies von Thysanozoon brocchi. (Kleiner Teil eines Schnittes). n.ov der Eikern, n.sp der ruhende Spermakern, do Dotterschollen. Zwei Tochtercentrosomen mit neuer Strahlung in dem Areal des Muttercentrosoms. Nach Schockaert. Aus Heidenhain.

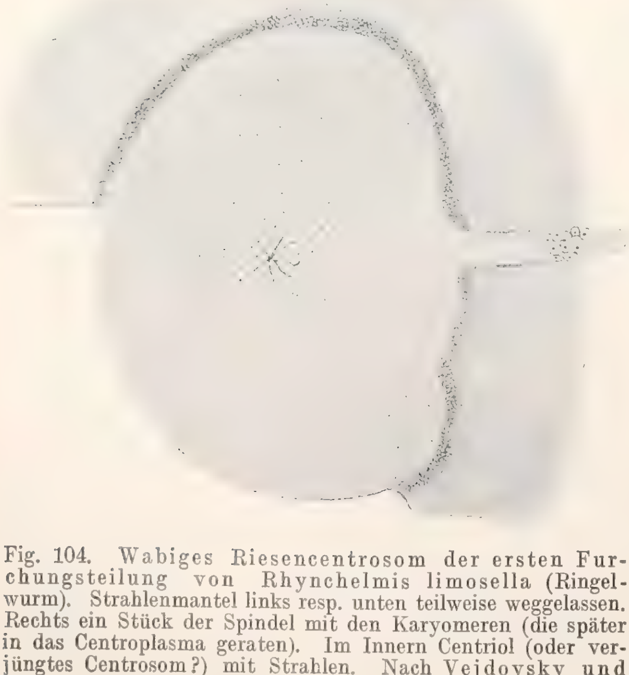


Fig. 104. Wabiges Riesencentrosom der ersten Furchungsteilung von Rhynchelmis limosella (Ringelwurm). Strahlenmantel links resp. unten teilweise weggelassen. Rechts ein Stück der Spindel mit den Karyomeren (die später in das Centroplasma geraten). Im Innern Centriol (oder verjüngtes Centrosom?) mit Strahlen. Nach Vejdovsky und Mrázek. Aus Gurwitsch.

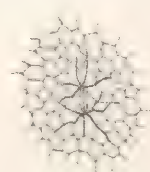


Fig. 105. Ausschnitt aus der Mitte des Riesencentrosoms im folgenden Stadium: Teilung und Centralspindelbildung seitens des Centriols oder des Jung-Centrosomas. Nach Vejdovsky und Mrázek.

Ob dies aus erhaltenen Teilen des alten Centrosoms geschieht (Boveri), ist hier und bei dem vorhergehenden Modus bestreitbar und wird von den meisten geleugnet. Zwei andere denkbare Möglichkeiten haben beide Verteidiger. Es können die neuen Centrosomen 1. durch

Zusammenballen neu zuströmender Substanz um die Centriolen zustande kommen, oder 2. aus diesen direkt heranwachsen. Man hat diese Auffassungen dann auch auf die zuerst geschilderten Typen übertragen, bei der zweiten darauf fußend, daß Centriolen nicht überall ganz sicher nachgewiesen werden können, wie erwähnt. Und nach der letzten Auffassung muß ja das Centriol endogen im Centrosom bei jeder Mitose neu entstehen, es ist nicht immer vorhanden, ist einfach ein Jugendstadium des Centrosoms (Conklin, Bonnevie); nach der anderen wäre es aber umgekehrt das einzig permanente Gebilde, das sich von Zeit zu Zeit ein Centrosom schafft durch anziehende oder verdichtende Wirkung (Vejdovski, Mewes, Heidenhain u. a.). Beiden Anschauungen steht entgegen, daß auch bei den letztgeschilderten Teilungsarten die Centriolen fast stets von einem scharf abgegrenzten kleinen Hof umgeben sind, der, auch wenn unfärbbar, nach dem oben Gesagten sehr wohl ein Centrosom sein kann (vgl. Fig. 105). Würde



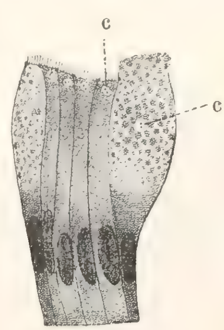
Fig. 106. Die beiden daraus erwachsenen Prophasecentrosomen der folgenden Teilung; das Areal des Riesencentrosoms noch zu erkennen, von den Tochterstrahlungen okkupiert. (Rechts davon Zellgrenze). Nach Vejdovsky und Mrázek. Aus Gurwitsch, Zelle.

dies dagegen durch Zuströmen gebildet, so wäre eine unscharfe Grenze nach außen zu erwarten, wie bei der Sphäre; wäre es aus dem Centriol erwachsen, müßten Bilder häufiger sein, wo eins von beiden sicher fehlt. Immerhin ist ein definitives Urteil noch unmöglich, besonders wegen der geschilderten Unfähigkeit der Eisenfärbung, beide Gebilde gleichzeitig mit Sicherheit darzustellen. Einstweilen behält, ehe das Gegenteil etwa beweisbar würde, Boveris Analogieschluß aus dem Klareren (vgl. I. Modus) auf das Unklare wissenschaftlich am meisten Berechtigung. Freilich ist auch nicht zu vergessen, daß alles Wissen hierin aus Konserviertem stammt. Von der Permanenz nach Experimenten am Lebenden beurteilt, haben wir noch zu reden.

Allgemein entstehen also hier die Cytocentren für die folgende Mitose schon während der vorhergehenden. Ihre Verbindungslinie steht dann senkrecht auf der mitotischen Spindel; sie rücken bald auseinander an die Pole der Tochterkerne und teilen diese meist in geänderter Richtung (Fig. 100). Doch sei hier schon bemerkt, daß nur bei diesen Zellarten, wo die Reife- resp. die Furchungsteilungen unmittelbar aufeinander folgen, die Centrenteilung so früh fertig wird: sonst überall führt sie gewöhnlich nur zur Streckung oder allenfalls inneren Verdoppelung des Cytocentrums, ohne äußere Trennung in Tochtercentren, und in solchem Zustand überdauert das Gebilde die Ruhezeit zwischen den Zellteilungen.

1b) Die Diplosomen der Gewebezellen bestehen meist einfach aus 2 schwarz färbbaren Punkten, frei im Cytoplasma, nicht allzu selten aber umschlossen von einem hellen, und in so ungebrochener Kurve umrandeten Höfchen, daß vielleicht kein Schrumpfungsprodukt vorliegt (Fig. 107).

Fig. 107. Epithelzellen aus dem Dickdarm des Menschen; außen je eine Becherzelle mit Sekretballen im Sekretbehälter, c Diplosomen. Nach K. W. Zimmermann. Aus Heidenhain.



In granulareichen Zellen sind sie zwischen den Körnchen, wenn diese sich mitfärben, manchmal nicht zu finden, und z. B. in Ganglienzellen nur bei wenigen Vertretern (Spinalganglien [Frosch], Lenhossék) einigermaßen sicher nachgewiesen; in wenig granulierten Zellen fehlen sie wohl nirgends, woraus denn ein Schluß auch auf die anderen erlaubt sein mag. Ihre Lage wechselt meist mit der Zellgestalt. In Epithelien (vgl. den Artikel „Gewebe") sind sie der sezernierenden resp. resorbierenden Oberfläche meist sehr nahe gerückt, hier und da bis zur Berührung, und ihre Verbindungslinie steht der

Zellachse gewöhnlich parallel. Doch gibt es hier in beidem Ausnahmen, darunter Fälle atypischen Wechsels bei Nachbarzellen des gleichen Gewebes. Zusammenhang mit Funktionszuständen ist dafür nicht zu zeigen (Zimmermann), und vielleicht bei der Anbringung überhaupt mehr an passive Verschiebung als an Bedeutsameres zu denken. So verlöre die bei Sekretbecherzellen vorwaltende Lagerung mitten im Sekret, das vor der Ausstoßung steht, einerseits das Ueberraschende, legt aber doch die Frage vor, was Mitausstoßung des Diplosoms wohl verhindert. — Rundliche und verzweigte Zelltypen zeigen diese Körperchen gewöhnlich in Kernnähe (vgl. Fig. 39), ja in einer Delle der Kernmembran, und nicht selten, vor allem bei amöboiden Formen, also leichtbeweglichen Cytoplasmas, liegt es im Mittelpunkt der Zelle, den Kern daraus verdrängend. Eine Art Sphäre umhüllt es dann meist als heller oder dunklerer Hof mit unbestimmter Umgrenzung; manchmal aber, in erster Linie in platten Epithelzellen glasheller, dünner Häutchen ist sie scharf umschrieben, und wird nur radiärstrahligen Baus wegen als Sphäre bezeichnet (Fig. 108). Der Kern

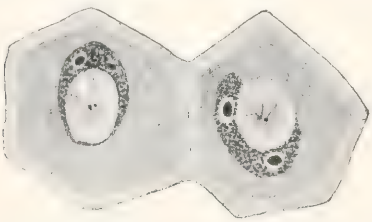


Fig. 108. Zwei platte Zellen vom Kloakenepithel einer Salpe, von der Fläche gesehen. Sichelkern, die Sphäre, mit Diplosom darin, umgreifend. Nach Ballowitz. Aus Gurwitsch, Zelle.

kann in Halbmond- oder Ringform sie umgreifen; und mehrere Kerne, wie sie in weißen Blutkörpern und Pigmentzellen z. B. häufig vorhanden sind, umringen sie stets. Die ebengenannten beiden Zellarten aber sind schließlich noch mit einer weitgreifenden Strahlung ausgerüstet, in den letzten als Reihenordnung der Pigmentkörner, in den Blutkörpern aber als anscheinend fädige Bildungen („organische Radien" Heidenhains) ausgeprägt (Fig. 109), während das Cytocentrum selbst hier an Größe und Ausbildungsart denen der Eier nahekommt (vgl. Fig. 37 in II 1b), auch nicht immer Verdoppelung erkennen läßt.

In diesem letzten Punkt schließen sich die Centren der Spermamutterzellen und mancher Protozoen an; manche gleichen aber auch in Größe und Bau den Eicentrosomen. Und andererseits kommt einigen der ersten, besonders bei Käfern und Wirbeltieren, eine gestreckte Form, mit Wachstum und dann Abnahme während der Kernteilung zu, so daß sie damit ebenfalls an Eiercentrenstadien erinnern.

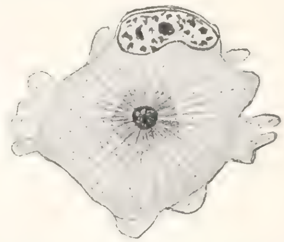


Fig. 109. Leukocyt von Lumbricus (Regenwurm), mit Cytocentrum (schwarz), Sphäre und Strahlung. Kern an der Peripherie, in Ruhe. Nach Joseph. Aus Gurwitsch, Histologie.

Stabform ist auch in Geweben nicht selten. Doch sind es fast stets Stäbe mit verdickten Enden und in der Einzahl vorhanden, also eine Art Diplosom auf früherem Teilungsstadium, eine „Centrodesmose". Meist sind sie klein, wie Diplosomen; die Pigmentzellen der Fische mit wahren Riesen (Fig. 110) geben das bekannteste Gegen-

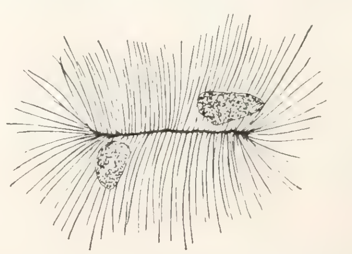


Fig. 110. Stabförmiges Centrosom (oder Sphäre?) sowie 2 Kerne aus der Pigmentzelle eines Knochenfisches. Schema. Nach K. W. Zimmermann. Aus Gurwitsch, Zelle.

beispiel ab. Indessen können es auch ihrer 2 sein, wonach also das Einzelkorn eines Diplosoms hier Stabform besäße, z. B. in der Tränendrüse und dem Nierenbeckenepithel des Menschen (Zimmermann). In den erwähnten Samenmutterzellen findet man nun größere solche Gebilde und kann an ihnen Querteilung verfolgen; sogar perlschnurförmige kommen (bei Dytiscus, Tschassownikoff) vor. Manchmal erfolgt vor den Reifeteilungen (vgl. II 2f α) eine doppelte Teilung an ihnen rasch nacheinander, und die 2 Paare, je einen Haken bildend, gelangen so an die Pole der ersten Teilung (Fig. 111), jeder die beiden Centren der 2. Teilung schon darstellend. Und hier begegnen wir schließlich einem sicheren Fall von Knospung am Cytocentrum, wie sie sonst wegen

Vorkommens von 3 Körnern im Diplosom resp. der Centrodesmose vermutet wird,

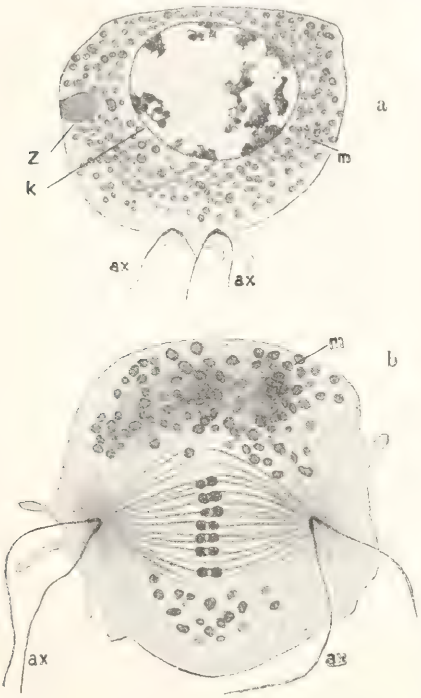


Fig. 111. Spermatocyte I. Ordnung von Phalera bucephala (Schmetterling), a in Ruhe, b in Teilung. ax Achsenfaden der zukünftigen Schwanzgeißel, je auf einem Stäbchen des Diplosoms sitzend, k Kern, m Mitochondrien, z Zwischenkörper (Spindelrest der letzten Teilung) Nach Mewes. Aus Korschelt und Heider.

ohne dort beweisbar zu sein. Figur 112 zeigt uns in a den Beginn, in b den Fortgang; die Knospe wird schließlich der Mutter gleich und scheint merkwürdigerweise mit ihr zusammen ein Paar der Centralkörperchen für die 2. Reifeteilung abzugeben.

1c) Multiple Cytocentren können verschiedene Bedeutung haben.

Einerseits sind sie gewöhnlich bei mehrkernigen Zellen. Jede mitotische Kernteilung verdoppelt ihre Zahl, und in der Tat hat man ihre Menge der Kernzahl in Strenge parallel gefunden, ihr gleich (Descemetsche Membran, Mensch), oder das Doppelte davon (interstitielle Hodenzellen, Mensch, Fig. 113). In Ruhestadien liegen sie alle zusammen in derselben Sphäre, so das Fehlen jeglicher Individualität an dieser und ihre eigene Inaktivität in dieser Zeit aufs beste illustrierend. Auch die schon erwähnten 3-teiligen Cytocentren gehören hierher, insofern sie voraneilende Teilung einer der Diplosomkörperchen wohl repräsentieren. In weißen Blutkörperchen können sie bis zu einem Drittel der Fälle vorkommen, in Nerven- und Nierenzellen z. B. sind sie wenigstens nicht selten.



Fig. 112. Stadien der Knospung eines Tochtercytocentrums an jedem der Diplosomstäbe in den Spermatocyten I. Ordnung von Myxine glut. (Cyclostome). In b vom Kern nur der obere Rand gezeichnet. Nach A. und K. E. Schreiner. Aus Heidenhain.

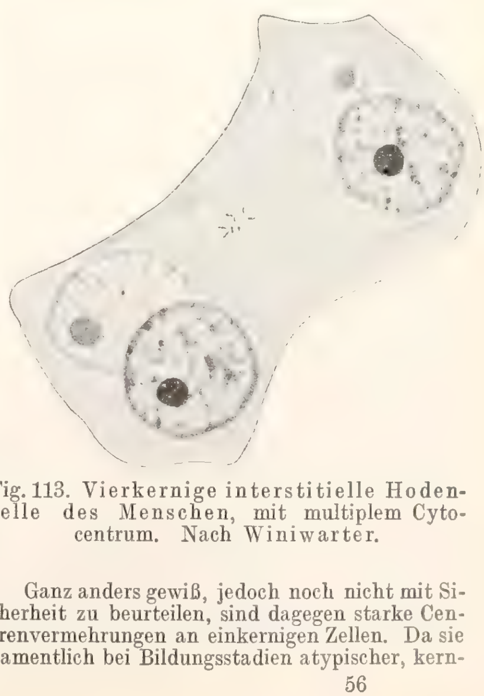


Fig. 113. Vierkernige interstitielle Hodenzelle des Menschen, mit multiplem Cytocentrum. Nach Winiwarter.

Ganz anders gewiß, jedoch noch nicht mit Sicherheit zu beurteilen, sind dagegen starke Centrenvermehrungen an einkernigen Zellen. Da sie namentlich bei Bildungsstadien atypischer, kern-

loser („apyrener“, Biene) oder chromatinarmer („oligopyrener“, Prosobranchier) Spermien, andererseits in Zuständen der weißen Blutkörperchen, die auf baldigen Zerfall hindeuten, gefunden werden, so ist ihnen vielleicht ein pathologischer Charakter zuzuschreiben. Es sind einfache, schwarz färbbare Körnchen; bei den genannten Geschlechtszellen in manchmal begrenzter, ja fester Zahl, mit einer Neigung, im Ruhestadium sich der Zelloberfläche einzufügen (Fig. 114), während

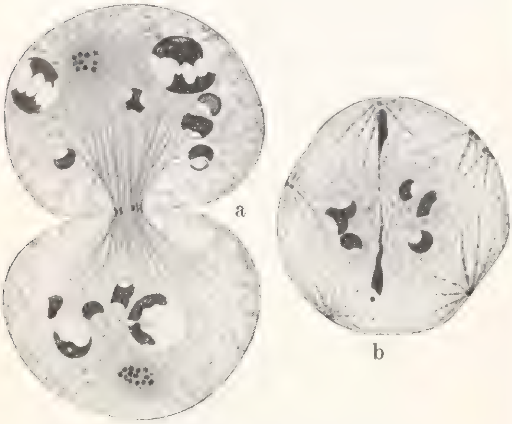


Fig. 114. Multiple Cytocentren in den Bildungszellen der wurmförmigen (oligopyrenen) Spermien von Paludina vivipara (Schnecke). a Telophase der ersten Reifungsteilung: zerstreute Karyomeren, Cytocentren dichtgedrängt in Polstellung; b Prophasebeginn in der Tochterzelle (Spermatocyte II): Cytocentren an der Zellperipherie verteilt, Auftreten der Strahlungen. Nach Mewes. Aus Korschelt und Heider.

der Teilungen unter Umständen an den Polen gesammelt („Nebencentriolen“, Mewes); bei den Riesenleukocyten (vgl. Fig. 32 **II** I a) bis zu großen Mengen vorhanden, im Innern der Zellen zu einem bis mehreren Haufen gesammelt, manchmal auch, wohl durch Strömung des Plasmas, zerstreut — ob Fähigkeit zu mitotischer Teilung hier noch vorliegt, ist unsicher. Vielleicht sind alle diese Körnchen nur Produkte eines Centrosomenzerfalls (Boveri).

1d) Nucleocentren (Protozoen). Wo Cytocentren bei Protozoen während der Kernruhe sichtbar zu machen sind, wie bei Flagellaten und einem Teil der Heliozoen, stehen sie zu Geißeln oder anderen fädigen Bildungen in Beziehung (s. darüber den folgenden Abschnitt).

Seltene und unsichere Ausnahmen nur sind bekannt; am bemerkenswertesten der „Nebenkörper“ von Paramoeba, der das komplizierteste aller Cytocentren genannt werden müßte — wenn ihm Cytocentrencharakter nämlich zukommt. Zwei helle Halbkugeln mit je einem centriolartigen Körperchen, verbunden durch ein scheibenförmiges bei manchen Fixierungen chromatisch färbbares Mittelstück, setzen ihn zusammen; eine Aehnlichkeit mit mitotischen Bildern bei Amöbenkernen liegt vor, und man könnte ihn so zu beurteilen versucht sein, da er sich selbständig neben dem wahren Kern des Tieres teilt, also nicht Centrenrolle bei ihm spielt. Aber in Teilungen bestimmter Generationen soll er sich als Centrosom verhalten (Schaudinn). Und das chromatische Mittelstück wird in manchen guten Kernfixiermitteln gelöst (v. Janicki, Fig. 115a), so daß wohl mehr eine äußere Aehnlichkeit als wirkliche Kernnatur obwaltet.

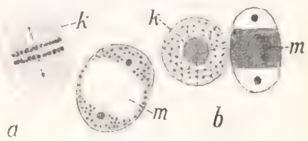


Fig. 115. Kern und Nebenkörper von Paramoeba. a von Paramoeba chaetognathi, mit Kern (k) in Teilung (Centrodesmose), b von Paramoeba eilhardi, Kern in Ruhe. Mittelstück (m) des Nebenkörpers in a durch Fixierung mit Pikrinessigsäure unfärbbar mit Kernfarben geworden. a nach v. Janicki, b nach Schaudinn.

Andere Protozoengruppen zeigen zwar vielfach Centralkörperchen an den Spindelpolen der Mitose, und es gibt nur wenige, bei denen sie nicht mindestens in einzelnen (meist Geschlechts-)Generationen erscheinen. Doch bei manchen, vor allen Dingen sämtlichen Ciliaten (Infusorien), sind sie während der Interkinese nicht zu finden. Und bei anderen, vielen Flagellaten und Sarkodinen, liegen sie in dieser Zeit, oder dauernd, im Kern.

Zwei Haupttypen sind im letzten Fall zu scheiden. Eine Heliozoe ohne Cytocentrum, Actinosphaerium, stößt beispielsweise vor den Reifeteilungen ein Körperchen an einem Kernpol aus diesem aus, das zur Centrosomenform mit Centriolen heranwächst, sich in Verkleinerungsphase teilt und in den 2 Reifungsteilungen als Centralkörperchen fungiert. Dann verschwindet es wieder. Könnte man hier an Rücktreten in den Kern denken, so ist dies auszuschließen im Fall der verwandten Acanthocystis. Hier ist ein Cytocentrum vorhanden (vgl. Fig. 122); doch Knospung mit nichtmitotischer Kernteilung läßt centrenlose kleinere Tochterzellen entstehen, und hier tritt das spätere Dauercytocentrum aus dem Kern hervor, und zwar wahrscheinlich aus dem Innern des Nucleolus (Karyosom. Fig. 116). Da dieser Vorgang sich häufig wiederholt, muß Neuerzeugung seitens des Kerns angenommen werden — oder aber vielleicht die Existenz eines Körperchens im Karyosom, das durch Teilung neue Cytocentren liefert. Das ist hier nicht zu entscheiden.

Sicher aber ist das letzte der Fall in unserem zweiten Haupttypus. Ihn charakteri-

siert ein solches intranucleares Körperchen, jedoch mehr noch, daß dessen Teile den Kern niemals verlassen. Seit langem weiß man, die Kernteilung vieler Flagellaten, Sporozoen, Amöben wird durch die Hantel-

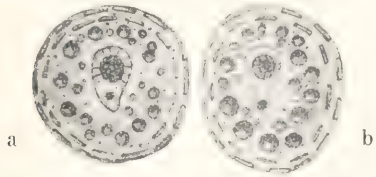


Fig. 116. Auftreten eines Centralkörperchens mit Strahlung im Kern einer Knospe von Acanthocystis aculeata (a), und Auswanderung ins Cytoplasma (b). Nach Schaudinn. Aus Doflein.

streckung des Karyosoms eröffnet, das den Kern dann in zwei Hälften zu „zerstemmen“ scheint (vgl. Fig. 167); man hat es als Nucleolocentrosoma deshalb bezeichnet. Bei stärkerer Extraktion des Eisenhämatoxylins, und hier auch durch andere Kernfarben manchmal, wie Carmin und Methylenazur (Giemsalösung), kommt in ihm, das die Farbe früher abgibt, ein gefärbtes Korn zum Vorschein, dessen Teilung ihm vorauseilt und dabei die charakteristische dünngriffige Hantel der Centriolenteilung liefert — Centrodesmose (Fig. 117) wird sie oft genannt. Sie kann unter Umständen noch bestehen, wenn die Tochterkaryosomen schon isoliert sind und die Kerne fast getrennt, repräsentiert also Centralspindel und Mitosespindel in einer Person — ob freilich auch funktionell, kann kaum behauptet werden.



Fig. 117. Kernteilung (Promitose) mit Centrodesmose im Karyosom, a von Amoeba froschi, Anfangsstadium, b und c von Amoeba mucicola, Metaphase (schematisch, Aequatorialplatte als Einheit dargestellt). Erst nach starkem Ausziehen der Farbe (a und b) wird die Centrodesmose sichtbar (Gegensatz: c). nu zerschnürtes Karyosom. a nach Nägler, b und c nach Chatton.

Das letztgenannte Bild zeigt uns noch, daß nicht etwa ein färberisches Kunstprodukt stets vorläge. Der zuletzt übrige Farbrest nach starkem Ausziehen der Farbe müßte ja zwar schon an sich innerhalb der Karyosomenhantel ein der Centrodesmose entsprechendes Bild geben, aber nicht mehr, wenn der ganze Hantelgriff so dünn wie die Desmose geworden. Andererseits aber liegt auch das Centralkörperchen nicht stets im Karyosom, sondern manchmal daneben, so daß dann keine Täuschung möglich ist. Allerdings, wo im gleichen Kern beides zusammen auftritt, ist Vorsicht im Urteil am Platz.

Solche intranucleare Centren außerhalb des Karyosoms sind bisher nur bei wenigen Flagellaten, Amöben und Sporozoen (Coccidien) entdeckt. Doch die Winzigkeit der Objekte erschwert sehr solche Forschungen. Der sogenannte „Randkörper“ mancher Trypanosomen gibt das sicherste Beispiel. Figur 118 zeigt sein Vorangehen in der Teilung; und deren Beginn am Karyosom erst, wenn die Hälften des Randkörpers die Pole eingenommen haben. So wird auch im Nucleolocentrosom dem Centralkörperchen darin die aktive Rolle zufallen, eher als der gewiß passiv durchschnürten Karyosomenmasse.

Bei beiden Haupttypen kann der Kern zugleich Chromosomen bilden, und insoweit die Teilung mitotischen Charakter haben (Fig. 115a und 118f). Meistens aber geschieht dies nicht; und es ließe sich allgemein wegen fehlender Strahlungen, und weil die Kernmembran dabei oft ungelöst bleibt,

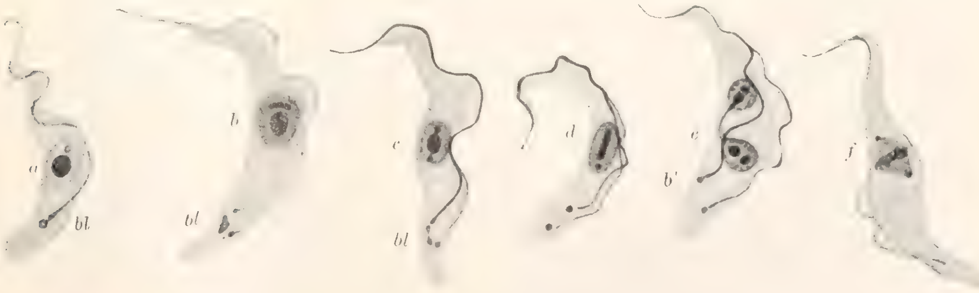


Fig. 118. Die ersten Teilungsstadien von Trypanosoma brucei. a bis e gewöhnlicher, f abweichender Typus der Kernteilung. (Der „Randkörper“ im Kern bei a viel heller wie in b bis e, in d der obere nicht vom gestreckten Caryosom zwischen beiden abgesetzt). Bei bl der Blepharoplast: in b und c in Teilung, d und e bereits verdoppelt. Nach Kühn und v. Schuckmann.

die Homologie dieser Nucleocentren mit dem Cytocentrum bezweifeln. Doch ist das ganze Verhalten diesen zu ähnlich, vor allem die meist eintretende charakteristische Polstellung, um diesem Zweifel recht zu geben; und alle diese Erscheinungen sind dazu durch kontinuierliche Uebergänge verbunden.

Auch mit den Verhältnissen der vielzelligen Tiere: denn beide Haupttypen der Nucleocentren sind hier vertreten. Das Ei von Gordius z. B. enthält ein Korn in Randkörperstellung, vielleicht sogar aus dem Karyosom stammend (Vejdovski) und bildet eine rein intranucleare Mitosenspindel aus (Fig. 119). Dagegen haben die Spermabildungszellen von Ascaris megalocephala univalens (s. **II 2c**) ein richtiges Centrosom mit Centriol im Kern (Brauer), und es verläßt ihn erst vor der Aequatorialplattenbildung, selbst,



Fig. 119.

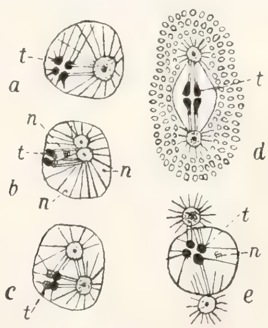


Fig. 120.

Fig. 119. Intranucleäre Centralspindel bei der ersten Reifungsteilung des Eies von Gordius tolosanus (Fadenwurm). Nur die nächste Umgebung des Kerns ist mit dargestellt. Nach Vejdovsky.

Fig. 120. Erste Reifungsteilung der Spermatocyten von Ascaris megalocephala univalens. a bis d gewöhnlicher, e abweichender Typus. In b Teilung des Nucleocentrums, in d Auswanderung aus dem Kern. t Tetrade. n Nucleolen. Nach Brauer.

nach Centriolenverdoppelung (Mayer), schon geteilt, um nun nach dem Typus des Eicentrosoms die Teilung zu Ende zu führen (Fig. 120); doch scheint individuelle Variabilität vorzukommen, — um so glaublicher, als die andere Varietät bivalens mit normalem extranuklearem Cytocentrum ausgerüstet ist (vgl. Fig. 100). Es zeigt dies aufs zwingendste, daß um der Lagerung willen kein Gegensatz zu konstruieren ist und phylogenetische Uebergänge möglich sind. Und weil es tiefstehende und altertümliche Metazoentypen sind, die neben vielen Protozoen Nucleocentren haben, ist die Meinung nicht von der Hand zu weisen, daß ursprünglich die Centren zum Kernapparat gehörten (Bütschli), sei es als Bestandteile des Kerns — dauernd vorhanden, oder von ihm erzeugbar („Centronucleus“ hat Boveri Kerne mit solcher Fähigkeit genannt) — sei es als eine besondere Art von zweiten Kernen, die zum Cytocentrum sich allmählich verwandelten — auf einen Hauptgrund für die letzte Ansicht kommen wir gleich noch zu sprechen.

2. Beziehungen zu Geißeln und Wimpern. 2a) Die Geißeln der „mastigophoren“ Protozoen (Flagellaten) und Metazoen sitzen stets auf einem Basalkorn (von den Botanikern Blepharoplast genannt), unmittelbar unter der Zelloberfläche meist gelegen, selten auf dem Kern, vielfach mit diesem aber durch einen Faden (Zygoplast) verbunden, in anderen Fällen dagegen mit einem oder mehreren ins Cytoplasma hängenden Geißelwurzeln oder Rhizoplasten versehen (Fig. 167). Bei Flagellaten spaltet sich in der Zellteilung das Basalkorn zuerst; nach ihm, von unten an, die Geißel (vgl. Fig. 118) — oder aber eine davon, manchmal auch beide wachsen neu auf den Basalkörnern hervor. Deshalb werden diese für Geißelbildner gehalten, obwohl nur der Achsenfaden der Geißel (s. oben **I 2 d**) ihnen wahrscheinlich aufsitzt, und wir auch von ihm nicht wissen, wie weit er ihrem Material oder ihrer Bildungstätigkeit entstammt.

Bei anderen Flagellaten, und allen untersuchten Vielzellern, übernimmt nun außerdem bei der Teilung das Basalkorn die Aufgabe der Centralkörperchen, indem es geteilt, gewöhnlich nach Abwerfen der Geißel, selbst an den Kern heranrückt — oder dieser sich ihm nähert (Fig. 121 b). Noch an den Polen liegend rüsten sie sich dann mit neuen Geißeln aus (Fig. 121 d). Sie stellen also



Fig. 121. Teilung einer Kragengeißelzelle von Clathrina coriacea (Spongie); das Basalkorn als Cytocentrum tätig. d Neubildung der Geißeln in Anaphase. Nach Robertson und Minchin.

Cytocentren dar, und sind ein Bindeglied zwischen diesen und den anderen Basalkörnern. Andererseits behalten manche bei Flagellaten die stabförmige Centrodesmose bis zum Ende der Kernteilung bei, wie es eben von Nucleocentren für die gleiche Gruppe beschrieben wurde, und gehören dadurch in die genannte Reihe kontinuierlicher Uebergänge zwischen diesen und Centrosomen.

Auch den letzten viel näher stehende Gebilde dienen zur Insertion von Achsenfäden plasmatischer Körperanhänge, und zwar bei allen mit Cytocentren ausgestatteten Heliozoen. Deren sogenannte Axopodien, unverzweigte Pseudopodien (s. oben I 2 d) mit sichtbarer Axialverhärtung, sind mit dieser auf dem zentralgelegenen stark lichtbrechenden Centrosoma befestigt (Fig. 122); vor der Teilung aber schwinden sie, und es verhält sich jenes völlig wie die Centralkörperchen höherer Tiere. Auch die radiäre Ausstrahlung der Axialfilamente findet übrigens eine Analogie in den Radien der weißen Blutkörper (s. oben III 1 b).

2 b) Viel kompliziertere Basalapparate finden wir bei anderen Flagellaten und den Spermien fast aller Tiere. *a*) Mehrgeißelige Flagellaten besitzen häufig neben Basalkörnern noch ähnlich, doch schwächer färbbare Stäbe, Axostyle, nach Lichtbrechung und Entstehung wohl aus anderer Substanz bestehend, an denen die Basalkörner befestigt sind, einzeln oder für ganze Geißelgruppen verschmolzen. Anhänge können noch dazu kommen (Fig. 123, „Parabasalkörper“). Bei der Teilung wird alles rückgebildet, ein Basalkorn (oder Basalkornpaar) fungiert als Zentralkörperchen, und aus der lang ausgezogenen und verdickten Centrodesmose — oder wohl besser hier „Kernspindel“ — werden durch Querteilung, wenigstens bei einer Trichomonas sicher, die Axostyle der Tochterzellen (Fig. 124). Anders zu beurteilen wären danach ähnlich zu den Basalkörnern gelagerte, manchmal auch langgestreckte, meist indessen rundliche Körperchen bei Trypanosomen und Verwandten, Blepharoplast (im engeren Sinne) genannt, — von englischen Forschern meist Kinetonukleus, um auszudrücken, daß Kerncharakter und der eines Bewegungszentrums gemeinsam ihm zukämen. Beides ist viel umstritten. Die gewonnenen mikroskopischen Bilder weichen sehr voneinander ab, woraus vielleicht auf große Empfindlichkeit

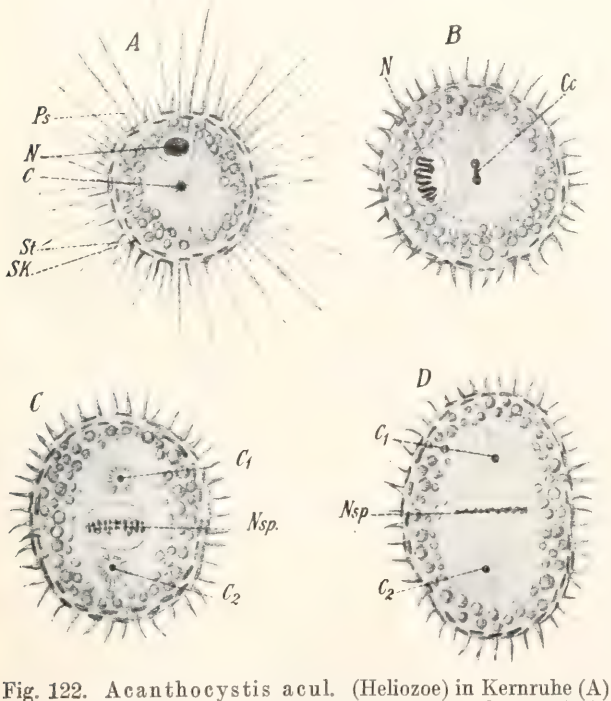


Fig. 122. Acanthocystis acul. (Heliozoe) in Kernruhe (A) und Teilungsstadien (D Metaphase). C Centralkorn, Cc in Teilung, C_1 und C_2 Tochterzentren, N Kern, Nsp Aequatorialplatte, Ps Pseudopodien, St Stacheln, Sk tangentiale Skelettelemente. Nach Schaudinn. Aus Doflein.



Fig. 123. Hexamithus intestinalis (Flagellat.) mit 4 vorderen und 2 hinteren Basalkörnern, einem Paar von Achsenstäben und wurstförmigen Parabasalkörpern. Nach Dobell. Aus Doflein.

gegen Reagentien geschlossen werden darf. Sicher ist nur, daß für gewöhnlich Kern, Blepharoplast und Basalkorn (mit Geißel) sich unabhängig voneinander teilen. Doch kann das letzte fehlen, und der Ble-

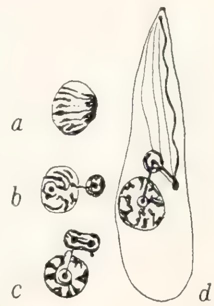


Fig. 124. Trichomastixform von Trichomonas batrachorum (Flagellat.), a in Ruhe (ax Axostyl), b und c in Teilung. Basalkorn liefert Centrodesmose und schließlich das Axostyl (c). Nach Dobell. Aus Doflein.

pharoplast die Geißel tragen: das einzige Argument für Cytocentrennatur. Als zweiter Kern wird er betrachtet, weil neben seinen gewöhnlichen Hanteldurchschnürungen (Fig. 118) hier und da mitosenähnliche Spindeln als Teilungsfiguren gefunden worden sind (Rosenbusch u. a.): aber auch Nukleolen ergeben zuweilen bei Teilungen solche Scheinbilder — der Nachweis des Gehalts an wirklichem Chromatin steht aus. Zwar färbt er sich mit Kernfarben, aber dies ist ihm mit vielen Gebilden des Cytoplasmas, hier z. B. mit der Geißel und Periblastfasern gemeinsam. Wenn er freilich in bestimmten Generationen aus heteropoler Teilung des Kerns hervorginge (Schaudinn, Fig. 125), wäre die Frage gelöst; aber derselbe Forscher läßt auch Basalkorn und Geißel durch neue Mitosen entstehen, was in sich sehr unwahrscheinlich ist nach allen analogen Erfahrungen — und sichere Bestätigung hat sich nicht finden lassen. Es ist also weder gewiß, daß der Blepharoplast ein Kern, noch daß er ein Cytocentrum ist: so kann er nur schlecht als Beweisgrund dienen für Umwandlung des einen in das andere im phyletischen Sinn.

β) Die Geißelträger vielzelliger Tiere stellen wie die Cytocentren ihrer Gewebszellen fast stets Diplosomen dar. Bei den Spermien ist das nur in der Genese erkennbar. Die bereits beschriebenen Doppelstäbchen einiger Insekten und Wirbeltiere (s. III 1 b S. 480) sind z. T. schon in der

Fig. 125. Die Entstehung des Blepharoplast und Geißelapparats durch heteropole Kernteilung bei Hämoproteus noctuae (Trypanosom). a Kernteilung, b Blepharoplast als kleinerer Kern neben dem alten; c seine Teilung soll das Basalkorn liefern; dieses dann in neuer Centrodesmosenbildung (d) den Randfaden der undulierenden Membran (= Achsenfaden der Geißel). In d Umriß des Zelleibs zugefügt. Nach Schaudinn.



Spermamutterzelle mit Geißelchen besetzt und machen so die Teilungen durch (Fig. 111); diese Fädchen wachsen später zum Achsenfaden der Schwanzgeißel heran. Alle anderen Typen treiben ihn erst nach den Reifeteilungen in der sogenannten Spermatide, die sich ins Spermium direkt verwandelt. Vorher schon teilt sich das Cytocentrum zu einer Art Diplosom; während das „distale" (äußere) Korn dauernd in die Geißel eingeht — manchmal nach einer zweiten Teilung, deren äußeres Teilprodukt einen Ring zur Verstärkung der Cytoplasmahülle um den Achsenfaden bilden kann — fügt sich das innere, „proximale", dem Hinterende des zum Kopf gestreckten Kernes ein, indem es sich selbst oft verlängert (Fig. 126 c), immer aber mit Mitochondrien zusammen einen besonderen Teil, das Mittelstück, bilden hilft, aus dem nach der Befruchtung ein normales Cytocentrum wieder hervorgeht. Für Genaueres über den im einzelnen sehr wechselvollen Prozeß sei auf den Artikel „Sperma" verwiesen. Es wird übrigens auch die Sphäre zur Organellenbildung verwandt; oder richtiger: eine sphärenartige, doch scharf umschriebene Hülle des Diplosoms, Idiozom genannt, löst sich von diesem ab, gelangt bei Spermien, die ein Spitzenstück besitzen (bei anderen löst es sich) an den vordern Kernpol und bildet in sich, wohl aus Körnern in einer oder mehreren Vakuolen, die Innenverhärtung, das Akrosom, des Perforatoriums oder Spitzenstücks aus. Bei dem spermienartig geformten männlichen Befruchtungspartner eines Protozoons z. B., einer Gregarine, kann ein Verbindungs-

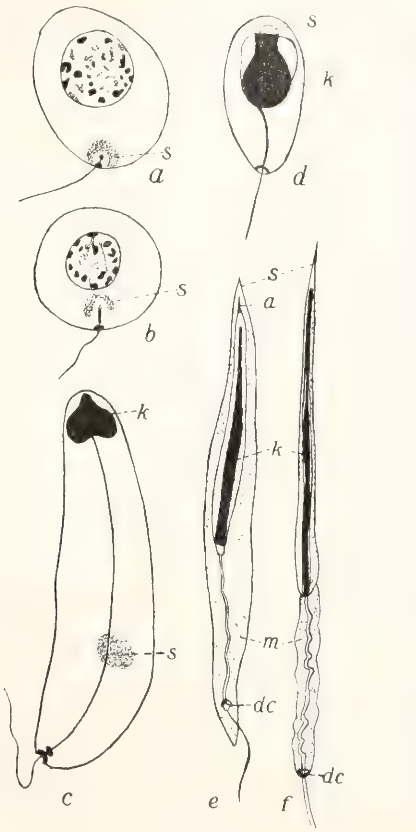


Fig. 126. Umgestaltung von Cytocentrum und Sphäre bei der Entwicklung der Spermatozoen aus der Spermatide. a bis c bei Helix pomatia (Weinbergschnecke), d bis f bei Selachiern (Haifischen). k Kern, s Sphäre und Spitzenstück, a Akrosom, m Mittelstück, dc distales Centralkörperchen. a bis c nach v. Korff, d nach Suzuki, e nach Moore, f nach Hermann, kombiniert aus Korschelt und Heider.

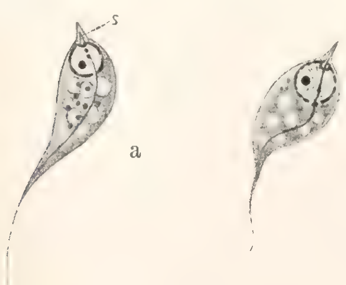
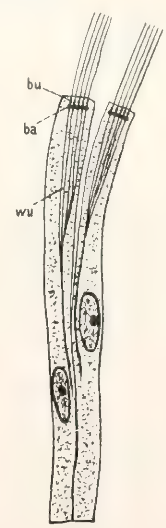


Fig. 127. Letzte Entwicklungsstadien der Mikrogameten von Stylorhynchus longic. (Gregarine). s Spitzenstück mit Akrosom, in b Verbindungsfaden vom proximalen Centralkörper hierher entstanden. Nach Léger.

faden vom Diplosom zum Akrosom hinziehen (Fig. 127); nicht selten erstreckt sich bei den Metazoen vom Mittelstück aus ein Achsenstab weit in den Kopf mehr oder minder nahe wenigstens zum Akrosom: sonst marschieren diese genetisch so eng zueinander gehörenden Gebilde hier gewöhnlich getrennt! So dienen aber in den verschiedensten Tierklassen dieselben Zellteile zum Aufbau der ähnlich funktionierenden Zellorgane, so verschieden diese aussehen mögen: ein Zeugnis für die Lebensrealität dieser meist nur am Konservierten erforschbaren Bildungen, — besonders da auch bei der Entwicklung ganz abweichender schwanzloser Spermiengestalten dies morphophysiologische Prinzip im allgemeinen gewahrt bleibt.

2c) Die Diplosomen der Epithelzellen tragen nicht ganz selten, besonders bei Wirbeltieren, eine äußerst zarte, frei über die Zellfläche vorragende, sogenannte Zentralgeißel auf dem einen Korn; häufig dann an dem inneren eine ebenso schmächtige Geißelwurzel oder Innenfaden im Plasma (seltener hier ein ganzes Faserbündel). Da solche wimperlosen Zellen öfter isoliert in Abständen inmitten wimpernder Zellflächen liegen, werden die Geißelchen als eine Art Sinnesorgan betrachtet. Man findet sie aber manchmal verdoppelt oder zu mehreren, auch noch unvollständig gespaltene: so könnten sie als Uebergänge zu Wimpern (Cilien, s. I 2 d) erscheinen.

Fig. 128. Zwei Darmwimperzellen von Anodonta (Muschel). wu Wimperwurzeln, ba Basalkörperchen, bu Bulbus der Wimpern. Schematisiert nach K. C. Schneider.



In der Tat sind deren „Basalknöpfe“ als Centrosomenabkömmlinge beurteilt worden (Henneguy, Lenhossék, Benda). Jede Cilie besitzt einen, dicht oder tiefer unter der Zelloberfläche („Zellsaum“); oder auch zwei übereinander, besonders bei Plattwürmern und Mollusken — der untere

scheint dann dem einzigen wesensgleich. Alle sind stark basichromatisch. Manche große Formen von Cilien besitzen auch Wimperwurzeln, die zu einem „Wurzelkonus“ zusammenlaufen und als Bündel in Kernnähe enden können (Fig. 128). Auch aus Cilien verschmolzene Plättchen oder Griffel lassen den Basalapparat in Reihen oder Feldchen noch erkennen, und die gleichfalls verschmelzenden Wurzelfäden können bei serial angeordneten sogenannten Membranellen (Fig. 2 me) der Infusorien auf einem alle verbindenden Faden aufstehen (Fig. 129).

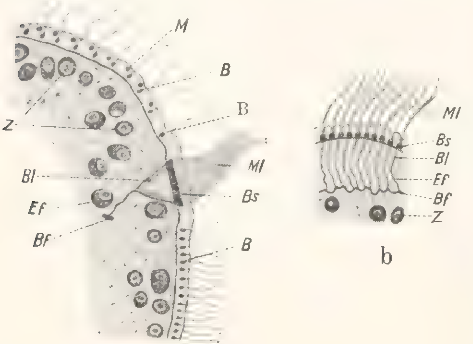


Fig. 129. Querschnitt (a) und Längsschnitt (b) durch eine Membranellenreihe von Stentor niger (Infusor). Ml Membranelle, Bs Basalsaum(-körperreihe), Bl Basallamelle, Ef Endfaden (Bl+Ef = Wurzel), Bf Basalfibrille, z Zoochlorellen, M Myoneme, B Basalkörperchen. Nach Maier.

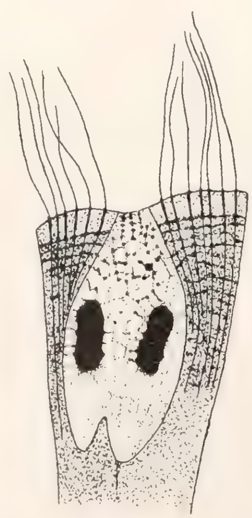


Fig. 130. Zellteilungsstadium einer Darmwimperzelle von Anodonta mut. Unter Reihenanordnung von Plasmawaben sollen aus den Mikrosomen die Basalkörperchen und durch Verschmelzung die Wurzeln entstehen. Nach Gutheil.

Diese ganzen, komplizierten Fasersysteme bilden sich als Verhärtungen in Wänden von Waben, die in Reihen sich anordnen bei der Wimpergenese (Fig. 130). Unsicher ist nur die Herkunft der Basalknöpfe. Die weitgehende Aehnlichkeit mit dem ganzen Geißelapparat ist ja obiger Annahme sehr günstig. Dazu fand man nach der Zellteilung nahe über dem Kern einen Stäbchen- oder Körnchenhaufen, wie mehrfache Teilung des Cytocentrums ihn ergeben müßte, und weiterhin Bilder, als ob diese Körner in die Zelloberfläche einrückten (Fig. 131). Allerdings

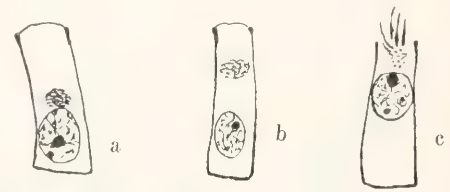


Fig. 131. Entwicklung von Cilien auf den Zellen der Vasa efferentia des Menschen (vom Neugeborenen). Modifizierte Weigertsche Gliafärbnng. a soll Vermehrung des Cytocentrums, c Einrücken in die Oberfläche unter Wimpererzeugung anzeigen. Nach Ikeda.

gleichen sie mehr Chondriosomen resp. Centrophormien (I 2 c); und andererseits haben alle Wimperzellen ein Diplosom, dicht unter der Basalknopflage meist — doch könnte ja nur eins seiner Körner sich zu Basalknöpfen vermehrt, das andere sich wieder verdoppelt haben (etwa wie im Spermium beide selbständig agieren). Das wahrscheinlichste ist zurzeit im ganzen die Entstehung der Basalknöpfe unabhängig vom Cytocentrum in situ — wir werden sehen, daß noch cytocentrenähnlichere Körperchen ohne Anlehnung an bestehende sich bilden können. Die funktionelle Gleichheit mag ähnliche Gestaltungen gefordert haben („Konvergenz“). Ob freilich die „Funktion“ über die eines verfestigten Trägers hinausgeht, wissen wir nicht. Versuche über Lostrennung der Geißeln und Cilien vom Basalapparat haben bald Erlöschen der Beweglichkeit ergeben, bald nicht — schließlich läßt auch keins von beiden einen begründeten Schluß auf dessen Leistung zu. Doch alles geschilderte zusammen hat dazu geführt, den Cytocentren die Bezeichnung kinetisches Centrum vielfach beizulegen.

3. Beziehungen der Sphären zu Zellorganellen. Diese sind eben bei Betrachtung des Idiozoms, speziell die sehr gewöhnliche dichte Umlagerung durch Mitochondrien oder den Golgiapparat (Binnennetz) — in diesem Fall auch Centrophormien genannt — bei „Cytoplasma“ (I 2 c γ) schon berührt worden. In Eiern wurden solche Hüllen aus Mitochondrien oder Dottervorstufen mit der Sphäre zusammen oft als „Dotterkern“ beschrieben. Aber es sind in diesem sehr unbestimmten Begriff auch Umgestaltungen der Sphäre und des Cytocentrums

selbst enthalten, deren erste dabei einen konzentrisch geschichteten Bau angenommen hat (viele Spinnen usw.). Hierüber, und über Dotterkerne im allgemeinen, findet man im Artikel „Ei und Eibildung" Genaueres.

4. Die Permanenzfrage. Sie scheint für die höheren Tiere, durch Beobachtung eines Cytocentrums in allen Zellstadien, und häufige Verfolgung von Teilung in Ruhe und umgekehrt, in positivem Sinne gelöst. Nur an einer Stelle reißt die genetische Kette: das Eicytocentrum (Ovocentrum) geht nach den Reifeteilungen zugrunde; schon in ihnen kann es am jeweiligen „Richtungskörperpol" (siehe den Artikel „Befruchtung") undeutlich sein, und gelegentlich vorkommende Teilungen solcher Richtungskörper können ohne Cytocentrum verlaufen. Eine Anpassung an Befruchtung liegt vor, denn diese bringt ja ein Spermocentrum ins Ei — Verschmelzung von Centren scheint kein mögliches Auskunftsmittel (obwohl sie bei Protozoen vor kurzem noch behauptet wurde). Der herrschenden Anschauung gemäß bleibt das Ovocentrum bei Parthenogenese denn auch wirklich intakt. Die Cytocentren aus befruchtetem Ei stammender Tiere aber sind danach sämtlich Abkömmlinge des von der männlichen Zelle herrührenden Centralkörperchens.

Dieser ganze Vorgang unterstreicht recht sehr den selbständigen, anscheinend unregenerierbaren Charakter, die Kontinuität des Metazoencytocentrums. Doch in Kontrast dazu steht seine Unnachweisbarkeit in den Furchungszellen namentlich einer Reihe von Gliedertieren, wie Copepoden (Krebse), Ameisen, Blattläuse. Große Sphären und Zellen ließen hier eigentlich ein großes Centrum erwarten, das auch abgesehen von Färbbarkeit sichtbar sein müßte. Aehnliches kommt weiter bei Protozoen vor. Sehr vielen von diesen fehlt es sogar wohl ganz sicher und tritt nur bei bestimmten Teilschritten auf, wie berichtet.

Nun würde man geneigt sein, den Protozoen, als an der Basis des Stammes stehend und im Hinblick auf die ihnen gleichfalls verwandten und der Centren meist entbehrenden Pflanzen (vgl. den Artikel „Zelle, botanisch") besondere unvergleichbare Verhältnisse zuzuerkennen, und für die Metazoenausnahmen eine gleichwohl bestehende, uns nur unsichtbare Permanenz zu vermuten — wenn nicht von den Erscheinungen der künstlichen Parthenogenese her ein anderes Licht auf dieses Problem fiele. In mit Wegfall der Befruchtung durch Chemikalien zur Entwickelung angeregten Seeigeleiern tritt gleichzeitig und rasch eine Menge von Strahlungsfiguren, Cytaster, auf — nicht nach und nach, so daß sie als durch allmähliche Teilung des Ovocentrums entstanden gedacht werden könnten. Ein anders aussehendes, dem Kern aufsitzendes Körperchen entwickelt sich später zum Furchungscentrosom, läßt alle Zellcentren des Tieres aus sich hervorgehen: ob es das neubelebte Ovocentrum darstellt, oder einen der Cytaster, der in Kernnähe nur stärker aktiviert wird, oder ob es endlich aus dem Kern stammt, bleibt unsicher. Die Cytaster ihrerseits gehen schließlich ja zugrunde; aber zunächst bildet sich in jedem ein Körperchen aus, das sich mit Centralspindelfigur teilt (Fig. 132), und deren manche dann bei den bald beginnenden Furchungsteilungen je ein (kernloses) Stück Cytoplasma um sich heraustrennen, so eine Reihe der wesentlichsten Cytocentreneigenschaften aufweisend.

Wenn solche Gebilde auf äußeren Reiz hin vom Zelleib also geschaffen werden können, so müssen wir umgekehrt auch die geschilderten Ausnahmen zunächst als bestehend anerkennen. Dennoch wäre es unrichtig, die durch Beobachtung hinreichend gesicherte normale Permanenz im Körper der meisten Metazoen in Frage ziehen zu wollen. Aber der Charakter unserer Gebilde ändert sich. Statt selbständiger und gleichberechtigter Hauptteile der Zelle, die wie Leib und Kern nur durch Fortpflanzung aus ihresgleichen entstehen können, erblicken wir in ihnen nun Organe nur, regenerationsfähig wie alle Zellorgane. Und zwar scheint an sich der Kern wie das Plasma dazu imstande zu sein (s. **III**, 1 d): wir haben daher bei deren großer stofflicher Verschiedenheit immerhin kein Recht, jene für bloße Substanzverdich-

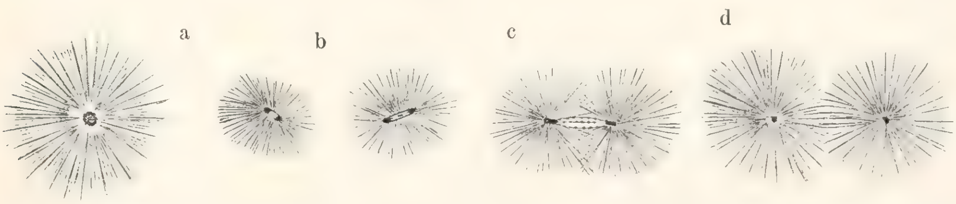


Fig. 132. Stark ausgebildeter Cytaster von Toxopneustes (a), und Teilungsstadien von Cytasteren. Nach Wilson. Aus Heidenhain.

tungen zu halten — auch die Einschränkung der Entstehungsmöglichkeit, bald nur im Kern, bald außen, und die allmähliche phyletische Verschiebung dieses Regenerationsortes spricht dagegen. Wir dürfen eben nicht vergessen, daß außer den einfachsten physikalischen gewiß noch kompliziertere Gesetzlichkeiten in der Zelle walten.

5. Morphologische Vergleichung. Permanenz der Cytocentren bedeutet noch nicht diejenige ihrer Teile. Wie wir sahen, verwandelt sich die äußere Schicht vieler Furchungscentrosomen bei deren Teilung in Sphärensubstanz, und es ist strittig, ob von dem Centrosom mehr als das Centriol übrig bleibt. So kann man sich die Frage vorlegen, ob die von ihnen stammenden Diplosome der Gewebezellen (usw.) den verdoppelten Centriolen allein oder Doppelcentrosomen mit Centriolen darin entsprechen.

Für beides lassen sich Gründe finden. Wenn wir die Centrosomen vor ihrer Vergrößerungsphase häufig gleichmäßig dunkel färbbar sehen, und das Centriol erst kenntlich heraustritt, sobald mit dem Wachstum das erste schaumig und schwächer farbzurückhaltend geworden ist, so werden wir geneigt sein, nach Analogie anzunehmen, daß auch die viel kleineren Körner der Diplosomen je ein Centriol verbärgen. Glaubt man an die Kontinuität des Centrosoms der Ei- und Furchungszellen von einer Metamorphose zur andern (s. oben **III 1 a**), so wird seine Persistenz auch im Diplosom wahrscheinlich. Die Stäbchenformen der Spermamutterzellen sprechen sehr dafür. Denn sie zeigen Vergrößerung und folgende Teilungsverkleinerung, was Centriolen ganz abgeht, erinnern auch in der Form an die ovalen Scheiben mancher Eicentrosomen (s. oben). Sie bestehen nur in einigen Zellgenerationen, ja nur in einer (Zoogonus), und man hat ihre direkte Umwandlung in ein rundes kleineres Körperchen für die folgende Teilung, dem also auch Centrosomencharakter zukäme, verfolgen können (Goldschmidt). Schon bei Protozoen lassen große Cytocentren, sicher bei Actinosphaerium (R. Hertwig), Centrosom und Inhaltskorn unterscheiden. Und allgemein ist eine gewisse Größenabhängigkeit auch der kleinen Cytocentren von der Zelle und der Kernspindel, was bei Eicentrosomen nur an diesen selbst, nicht deutlich am Centriol hervortritt.

Die Gegenansicht stützt sich vor allem auf die an einem sehr großen Spermamutterzellencentrosom, dem von Myriopoden, erweisliche Tatsache seines Zerfalls vor der Umbildung zum Spermium und Erhaltung nur des Centriols, das also zum Spermocentrum und Stammvater aller Diplosome des Tieres würde. Doch haben solche Schlüsse bei derartig ihre Größe und Färbbarkeit wechselnden Gebilden etwas Mißliches; und insbesondere könnten die fraglichen Centrosomen, deren Verhalten in der Teilung ganz abnorm ist (Mewes), unter Umständen als Idiozome von schärferer Abgrenzung (oder dergl.) angesprochen werden, besonders da das Akrosom darin entstehen soll (Blackman). Man könnte andererseits bei Gewebsdiplosomen den scharfumschriebenen hellen Hof (s. oben) für ein Centrosom halten, wonach eigentlich beide Parteien recht behielten. In der Prophase von Teilungen, z. B. von Darmkryptenzellen des Menschen, hat man häufig ein einfaches Korn an Stelle des Ruhediplosoms getroffen (Zimmermann) — das wäre im gleichen Sinne leicht zu deuten: das tingierbar gewordene Centrosom verdeckte jetzt die Centriolen darin.

Kurz: Sicher lösbar ist die Frage noch nicht für unsere Mittel. Doch muß der Annahme, nach der beide Einheiten in allen Zellarten wenigstens vorkommen können, namentlich um der Verhältnisse der Stabcentrosomen willen die größere Wahrscheinlichkeit zugebilligt werden.

IV. Zellteilung.

Zellteilung beginnt mit Kernteilung. Diese kann sogar lange vorher geschehen; in der Regel aber greifen beide noch unmittelbar ineinander. Die Kernteilung erfolgt nach einer ganzen Anzahl unter sich stark verschiedener Modi; und jeder einzelne davon zeigt im fixierten Zustand eine Folge von, bei einigen sehr kompliziert strukturierten, Stadien. Die Zellteilung (Cytodiärese) dagegen verläuft überall unter dem Bild einfacher Zerschnürung, — nach Annehmung einer Hantelform, oder indem eine Ringfurche, oft von einer Seite her beginnend, allmählich durchschneidet, oder endlich durch Erscheinen einer Trennungsscheidewand bei ungeänderter Zellform (selten). Daher hat sich, bei der bisher vorwiegenden morphologischen Bearbeitungsweise, eine ganze Wissenschaft von der Kernteilung — und nur von dieser — herausgebildet; und nach ihr allein teilen wir in Haupttypen ein.

Zwei nur sind bei Vielzelligen verbreitet: die Mitose oder Karyokinese („indirekte Zellteilung"), die gewöhnliche Teilungsart, durch Faden-(Mitom-)bildungen in Kern und Plasma charakterisiert — gegenüber der Amitose (der „direkten Zellteilung"), ohne beides — der einfachsten Form, da auch der Kern schlechtweg durchschnürt wird. Dazwischen reihen sich mehr minder scharf geschieden einige fast nur bei Protozoen — daneben — vertretene Typen. Sie sind viel weniger eingehend bis jetzt analysiert

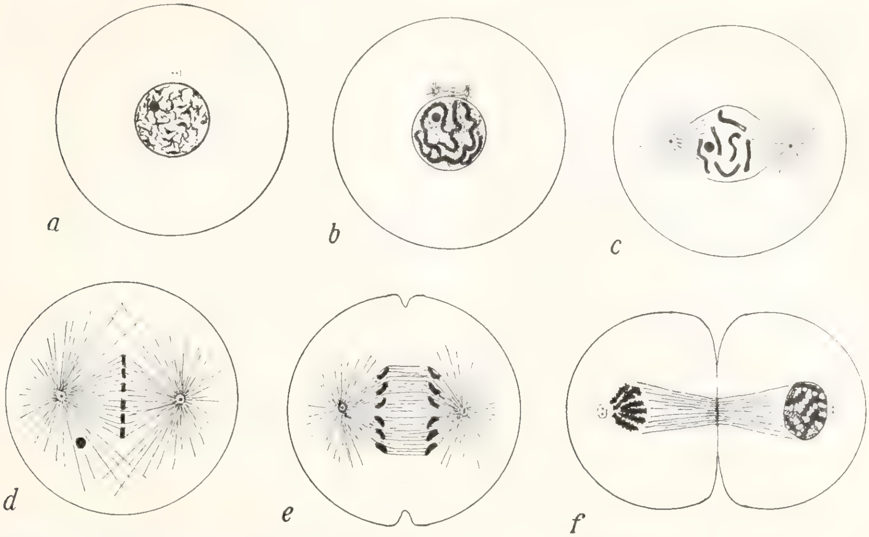
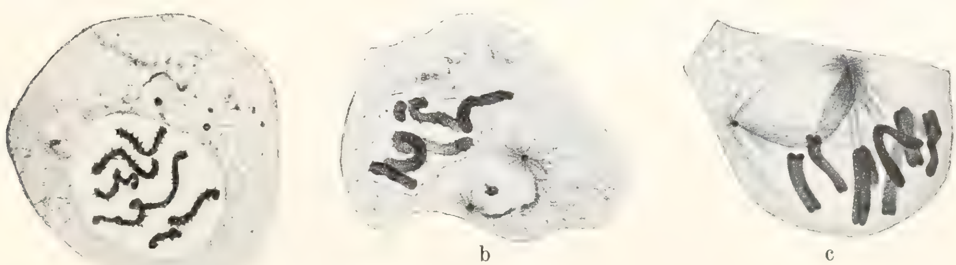


Fig. 133. Schema der mitotischen Zellteilung. a bis c Prophase, d Metaphase, e Anaphase (rechts Centriolenteilung), f Telophase (rechts Kern schon gebildet). Teilweise mit Anlehnung an Wilson.



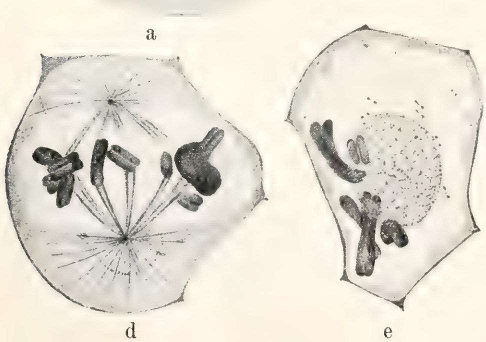


Fig. 134. Entwicklung der Spindel für eine Spermatogonienteilung von Salamandra mac. a Auseinanderweichen der Tochterzentren, Strahlungsbeginn, b dünne nach dem Kern hin winklig ausgebogene Centralspindel, Schwund der Kernmembran, c Zugfasern und Centralspindel klar unterschieden, Centrosom verkleinert (atypisch), d Metaphase, zwei Zugfasern pro Chromosom. e schräger Querschnitt durch die Spindel, links Aequatorialplatte getroffen, rechts die Zugfasern (z. T. künstlich verlagert); Spindelfasern wie auf Wabenwänden. Nach Drüner.

wie die Mitose, und erst der Vergleich mit dieser und der Amitose erlaubt die (vorläufige) Deutung ihrer Einzelgeschehnisse. So müssen wir mit der kompliziertesten, weil bestbekannten, die Betrachtung eröffnen.

1. Mitose. 1 a) Morphologische Analyse. Die für das Verständnis des Kerns so wichtige Geschichte der chromatischen Umbildungen („chromatische Figur"), und des auch anderen Zwecken dienenden Cytocentrums, mußten wir schon früher erörtern (**II 2** und **III**) — hier soll die Stadienfolge der nur für die Teilung entstehenden sogenannten „achromatischen Figur" vor allem betrachtet werden, die zu Kern- und Plasmateilung (Karyo- und Cytokinesis) gleichmäßig in Beziehung zu stehen scheint.

So mannigfaltig sich uns das Bild der Kern- und Plasmastrukturen gezeigt hat, so einheitlich tritt uns die Mitose entgegen. Zwar variieren die Einzelgeschehnisse in

jedem ihrer Schritte beträchtlich, bis zu empfindlicher Erschwerung ihrer mechanistischen Aufklärung — doch nicht so weit, daß nicht ein fast allgemeingültiges morphologisches Schema entworfen werden könnte. Wir vermögen daher allgemeine und spezielle Darstellung hier unschwer zu vereinen.

Spätestens wenn im Beginn der Prophase (Fig. 133) der Kern zur Spirembildung schreitet und beträchtlich zu schwellen beginnt, teilt sich das meist schon mehr oder minder in der Verdoppelung vorgeschrittene Cytocentrum, und indem die beiden Töchter an zwei gegenüberliegende Kernpole rücken, entsteht um jedes eine Strahlung. Es geschieht in sehr verschiedenem Tempo; manchmal sofort in größter Ausdehnung, so daß die oft vorher bestehende monocentrische Strahlung sich mit zu teilen scheint (s. aber III 1 a), manchmal auch so langsam, daß die wandernden Tochtercentren nur wie mit kurzen Sprossen besetzt sind (Fig. 134). In der Regel wird der Höhepunkt in „Kernpolstellung" erreicht. Die „dicentrischen" Strahlen durchsetzen dann fast die ganze Zelle, kreuzen sich oft im Aequator, enden aber spätestens in oder an der Oberflächenschicht der Zelle. In anderen Objekten kann die Länge der Radien dagegen sehr unbedeutend sein, auf die nächste Umgebung der Centren beschränkt — besonders wenn diese dem Kern dicht aufsitzen oder aus ihm hervorgehen (III 1 d). Da indessen im allgemeinen dies lediglich kleineren Zellen zukommt, mag es sein, daß die äußeren Abschnitte nur nicht sichtbar sind. Denn die Strahlen sind am Centrum am dicksten; und stets schwer zu sehen — am Lebenden meist nicht (nur die radiäre Anordnung der Körnchen zwischen ihnen), am Konservierten oft nur vor der Aufhellung oder in Färbung mit Plasmafarben. Nur bei ihrer Entstehung sind häufig gerade die peripheren, außerhalb der Sphäre liegenden (s. III 1 a) Abschnitte eine Zeitlang deutlicher, weil mit Körnchen (Mikrosomen), unregelmäßig oder so, daß diese konzentrische Kreise bilden, besetzt (Fig. 136) — später verschwinden die Mikrosomen und die zarten Strahlen scheinen glatt. Ob es wirklich Fibrillen sind und nicht vielmehr in Reihen angeordnete Wabenwände, ist noch fraglich. Das letzte ist wahrscheinlich, denn man kann an gewissen Objekten entsprechende Bilder direkt beobachten (s. u.). Allerdings lassen sich noch in den Wabenwänden liegende kontinuierliche Radien unter Umständen herausfärben, und am Konservierten kann es so aussehen, als ob sie durch Verschmelzung von Mikrosomen entstünden. Jedoch sind sie im Gegensatz zu diesen stets leicht löslich (physiologisch); und die Körnchen liegen andrerseits oft in zu großen Abständen dafür, oder im Bereich der Sphäre zum großen Teil gar zwischen ihnen, zu den Massen der Rindenschicht zusammengedrängt (s. III 1 a).

Zugleich mit der Polstrahlung entsteht die Centralspindel. Vielfach erscheint sie, wie wir sahen, schon bei der Centrosomenteilung zwischen diesen als glatte Parallelfaserung, deren Wachsen dann mit dem Auseinanderweichen jener gleichen Schritt hält, oder ihm auch wohl voraneilt, so daß die Spindel zeitweilig geknickt ist. Oft verschmächtigt sich diese dabei in ihrer Mitte oder schwindet auch ganz. Dann kann eine neue sekundäre Spindel, vielleicht hier und da durch Vereinigung von Polstrahlenbündeln, entstehen (vgl. Fig. 134a und b), noch bei der Wanderung — meist wohl erst nach Erreichung der Kernpolstellung. Liegen die Centren dann der Kernmembran auf, so wird erst durch deren Oeffnung an den Polen die Spindelbildung ermöglicht, und es ist die Kerngrundsubstanz oder auch das Linin, aus denen sich die Strahlen zusammensetzen. Bleibt aber ein Abstand zwischen Kernmembran und Cytocentren, so unterscheiden sich manchmal zunächst die extra- und intranukleären Faserabschnitte, indem die letzten mit Mikrosomen durchsetzt sind (Fig. 135),

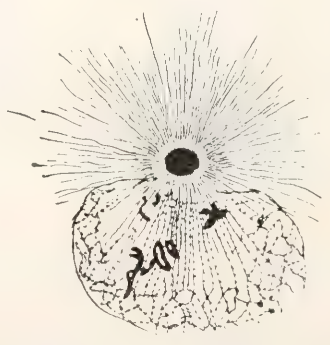


Fig. 135. Verlängerung der Strahlen in den einseitig geöffneten Kern hinein; im Kern sind sie noch mit Mikrosomen besetzt. Das zweite (untere) Centrosom ist vom Schnitt nicht getroffen. Erste Reifungsteilung des Eies von Thysanozoon brocchi (Strudelwurm). Nach Schockaert. Aus Gurwitsch, Zelle.

die anderen glatt, so daß ein Zusammenschmelzen aus cytoplasmatischen und Lininanteilen oft angenommen worden ist. Aber die Körnchen bedeuten wie bei Polstrahlen wohl nur geringeres Alter der Radien, die ja vom Centrum fortschreitend sich herausbilden; und gerade die Entstehung der Centralspindel bald aus Substanz des Muttercentrosoms (s. III 1 a), bald aus Cytoplasma, bald — ganz oder teilweise — aus dem Kern, beweist aufs klarste, daß nicht

eine bestimmte Substanz, sondern eine bestimmte Umformung oder ein Einfluß für die Strahlenbildung wichtig ist. Andeutungen einer Wabenumordnung als Entstehungsmodus finden sich in der Tat auch hier (vgl. Fig. 134e): in Querschnitten können die Pünktchen wie auf Alveolenwänden verteilt sein; und die Enden der werdenden (und später der sich lösenden) Strahlen gehen, übrigens ebenso bei Polstrahlen (Fig. 136), in das plasmatische Retikulum über, das ja Wabenwänden wohl



Fig. 136. Beziehungen der Polstrahlen zum cytoplasmatischen Wabenwerk. Ausschnitt aus dem (konservierten) Ei von Polychoerus (Strudelwurm) in der ersten Furchungsteilung. Unten Centrosom und Sphäre (s, zeichnerisch nur angedeutet), oben Eioberfläche. Nach Gardiner. Aus Gurwitsch, Zelle.

entspricht. Andererseits besteht in Färbbarkeit und stärkerer Lichtbrechung gegenüber den Polstrahlen ein Unterschied — doch wissen wir nicht, ob er die eigentlichen Kernspindelfasern mitbetrifft oder nur die „Zugfasern".

Wahrscheinlich in allen Spindeln kann man nämlich 2 verschiedene Arten von Fasern ausgeprägt vorfinden. Wenn, wie nicht selten, die Centren nicht ganz den Kern zwischen sich fassen, sondern die fertige Zentralspindel noch neben ihm steht, wird der Gegensatz evident. Der Kern öffnet sich dann seitlich, gegen die Pole hin. Außer den eigentlichen, von Pol zu Pol gehenden, Spindelfasern sieht man nun Strahlen, je von einem Centrum nur ausgehend, zu den Chromosomenhälften ziehen; und auch später nach Bildung der Aequatorialplatte noch die Hälften mit den Polen verbinden. Diese Strahlen sind dann zwar in die Spindelfigur eingegangen, markieren sich aber darin durch Lage und Gestalt. Man nennt sie Zug- oder Mantelfasern. — Während sie nun in manchen Fällen bandförmig, aus 2 Parallelfasern (Fig. 134e) aufgebaut oder wie ein verklebtes Faserbüschel gestaltet, leicht kenntlich sind, heben sich solche Zugfasern an vielen anderen Objekten so wenig hervor, daß ihre Existenz von manchen Autoren geleugnet wurde. Doch zeigen besondere Vorkommnisse (Fig. 137) sie auch dann

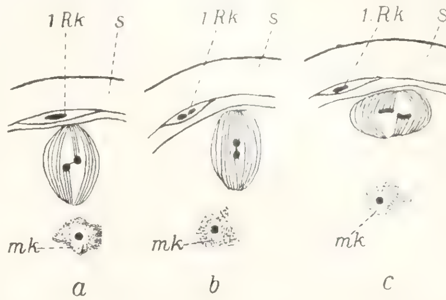


Fig. 137. Zugfasern in der 2. Reifungsteilung von Ascaris meg. univalens. a die Dyade wird durch sie um 90° gedreht, b vollendete Drehung, c die Polwanderung der Dyadenhälften macht die Zugfasern wieder deutlich. 1. Rk erster „Richtungskörper", mk Spermium im Ei, s Eischale. Ausschnitt aus dem Ei, Details weggelassen. Nach Boveri.

nicht selten klar. Und genaueste Beobachtung hat die Chromosomen auch sonst stets mit Fasern besetzt gefunden, welche die beiden Hälften eines jeden je mit einem anderen Pol verbinden, also zusammen 2 Halbspindeln in der Spindel darstellen müssen.

Lage und Zahl ist sehr verschieden und steht in engem Zusammenhang mit der Lagerung der Chromosomen zu der Spindel. Diese kann die Achse einnehmen, umringt von Zugfasern und den Chromosomen in strahliger Anordnung — besonders bei seitlicher Kernöffnung. Oder beide Faserarten sind vermischt, und die Chromosomen bilden eine geschlossene Platte, freilich auch dann manchmal in Sternfigur, jedoch von der Spindelachse ausstrahlend (z. B. Samenmutterzellen des Flußkrebses) — äußerst selten berühren sie sich dabei, meist sind sie, wie einer Abstoßung gehorchend, gleichmäßig auf der Fläche verteilt (vgl. Fig. 60), so daß kaum den Zugfasern allein die Anordnung zugeschrieben werden darf. Oder schließlich, als Ausnahme: die Spindelfasern umgeben die Zugfasern (z. B. Rhynchelmis, Ophryotrocha), wobei eine diffuse Ausdehnung der Spindelstrahlung fast durch die ganze Zelle vorkommen kann, mit Oberflächenständigkeit der Centren (Lithobius, Spermabildung).

Die Zahl und Anheftungsart an den Kernschleifen ihrerseits bestimmt die Form

der „dicentrischen Wanderung“ — und manchmal der Chromosomen selbst. Sind die Tochterchromosomen in ganzer Länge mit Fasern besetzt, deren es bei ersten Furchungsteilungen von Ascaris z. B. 22 bis 24 pro Kernschleife sein können, so bleiben die sich trennenden Hälften bis zur Anaphase parallel liegen und die Tochterplatten (Diaster) sind fast wie Kopien der Aequatorialplatte. Ebenso häufig kommen — als anderes Extrem — nur 1 oder 2 Fasern auf ein Chromosom, und je nach Ansatz an dessen Ende oder in seiner Mitte geht das erste voran zum Pol oder findet Einknickung im Winkel statt: es ist, als zögen die Fasern die Chromosomen zum Pol.

Die Form der Spindel als ganzes wechselt nun allmählich, in Abhängigkeit von der Polwanderung. Im Metaphasestadium ist sie meist bauchig (vgl. Fig. 111), von größerem Durchmesser wie bei Entstehung; und dieser hat sein Maximum in der Aequatorialplatte. Deren Radius bleibt aber an den Tochterplatten ungeändert. So zeigt die Spindel dann in Anaphase zwischen den Platten überall gleiche Breite, und ihre Fasern laufen hier jetzt parallel. Man nennt sie soweit Verbindungsfasern. Wenn es richtig ist, daß die eigentliche Centralspindel bei starker Entwickelung der Zugfasern fehlen kann (vgl. Fig. 99), so wären die Verbindungsfasern aber als Neubildungen zu betrachten. Wir werden in der Tat sehen (Protozoen), daß Spindelfaserung oft erst in Anaphasen deutlich hervortritt, und nur an dieser Stelle. Doch kann an der Identität mit der Centralspindel in anderen Fällen kein Zweifel sein. Es ist aber bemerkenswert, daß demnach deren Form von der Verschiebung der Tochterplatten beeinflußt wird. — Uebrigens hat nicht selten die ganze Spindel von Anfang eine ähnliche, eine Art Tonnenform (vgl. Fig. 138) — bei Teilungen ohne nachweisbare Centrosomen (Eireifung, Protozoen) aber nur; davon später. — Gleichzeitig mit der Chromosomenwanderung verlängert sich andrerseits häufig die ganze Spindelfigur, indem die Pole sich weiter voneinander entfernen.

Die Tochterplatten treten sehr verschieden nahe an die Pole. Bei größerem Abstand kann man dann die Zugfasern noch auffinden, verkürzt und verdickt. Oft indessen sind sie verschwunden, denn es bilden sich die Neukerne dicht an den Sphären. Ja, manchmal gelangen bei Karyomerenentwickelung (s. II 2 h III) diese bis in die Substanz der abgestoßenen Außenschicht des alten Cytocentrums, die im übrigen zu den Tochtersphären wird. — Die neuen Kerne sind nicht selten auf der Polseite konkav eingebogen und berühren mit dieser Fläche die Sphäre — wo sie in Kernruhe erhalten bleibt (s. oben III 1 b), ist diese Krümmung und Lagebeziehung dann eine dauernde. Weitaus häufiger aber zerstreut sich nach der Zellteilung die Sphärensubstanz.

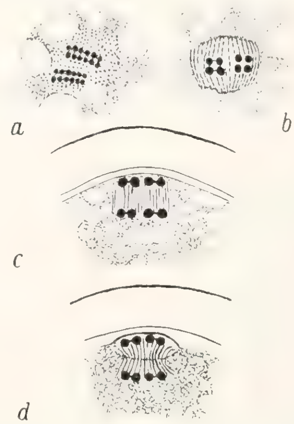


Fig. 138. Erste Reifungsteilung von Ascaris meg. bivalens. a Bildung zweier Tetraden, (anfangs multipolare) Strahlung im Kernareal, b Metaphase, c Anaphase, d Abschnürung des „ersten Richtungskörpers“. In c und d ein Ausschnitt der Eischale über dem des Cytoplasmas. Nach Boveri.

Das Cytoplasma zeigt während all dem bis zur Anaphase nur eine Veränderung: es ist dunkler färbbar, stärker lichtbrechend — dichter offenbar, und nimmt einen kleineren Teil des Gesamtvolumens ein wie in der „ruhenden“ Zelle, scheint auch absolut vermindert. Die bedeutende Kernschwellung in der Prophase geht damit parallel; zweifellos liegt Substanzaufnahme von seiner Seite beidem zugrunde. Aber eine Umwandlung in voluminösere Stoffe oder eine Substanzzufuhr von außen in die Zelle muß häufig dazukommen, da Gesamtvolumvergrößerung häufig ist — an platten Zellen oft in dem Maße, daß sie sich weit vorbuckeln. Und weiterhin — sei es, daß Turgorerhöhung oder Verflüssigung, vielleicht nur der inneren Portionen, die Ursache ist: eine „Abrundungstendenz“, namentlich bei gestreckten Typen (vgl. Fig. 130) wie Zylinderepithelzellen, ist häufig zu konstatieren.

Dem Kern, und, nach der Lösung seiner Membran, dem Teilungsraum, kommt die Vergrößerung zugute. In extremen Fällen Fig. 139) ist dieser letztere sehr hell und scharf von dem umrahmenden Plasma abgesetzt, nur die Polstrahlen überschreiten diese Grenze von innen her. In der Anaphase erst beginnt Größe wie Abgrenzung zurückzugehen. Aber er verschwindet in der Telophase nicht etwa ganz im Kernraum der beiden Neukerne, sondern kann um diese (nach der Zell-

teilung) anfangs noch ein helles Feld zurücklassen.

Die Zellzerschnürung erfolgt meist durch Einschneiden einer Furche mit bald sehr steilen (ja überhängenden), bald flacheren Wänden; im letzteren Fall entsteht somit

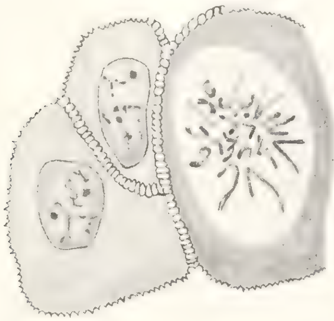


Fig. 139. Zellen aus der Hornhaut des Menschen, eine in Mitose begriffen. Zeigt an ihr den hellen „Teilungsraum", die Vergrößerung der Zelle und die Verdichtung des Cytoplasmas. Nach Flemming.

eine Hantelfigur. Das äußere dichtere Plasma bildet allein die Wand der Furche und zeigt sich hier noch dunkler und verdichteter (Flemming, E. H. Ziegler; Fig. 78). — Oft schon während der Anaphase, nicht selten zuerst einseitig, erscheint die Furche, quer zur Spindelachse gestellt, manchmal auch schief. Die Polstrahlung ist dann im Rückgang, vom Centrum her beginnend, an der Peripherie jedoch hier und da noch wohl erhalten. Die Strahlen können aber jetzt in Einzelfällen am Aequator der Zelle in der Richtung der Teilebene nach außen ausbiegen. Die Verbindungsfasern dagegen werden durch die konzentrisch sich verengende Einschnürung in der Mitte zusammengedrückt, bis zur Sanduhrform (Fig. 114). Manchmal tritt in ihnen hier eine Lage von Zwischenkörperchen auf, ähnlich denen, welche (sogenannte „Zellstoffplatte") als Vorläufer der Zellulosemembran bei Pflanzenzellen erscheinen. Es können aber auch die Verbindungsfasern schon vorher verschwinden und isolierte, parallelstehende, kurze, die Teilebene überquerende Fäserchen mit je einer Verdickung darin, als transitorische Bildung neu erscheinen (Bouin). Und andererseits bleibt manchmal noch nach der Teilung ein Verbindungsfaserbündel als sogenannter Spindelrest bestehen, abgerundet im Plasma (Mitosom der Spermatogonien) oder als Zellkoppel (zwischen Ei- und Nährzellen) die Tochterzellen aneinanderbindend. Auch kann zwischen solchen eine Oeffnung in der Zellhaut, von einem Verstärkungsring umgeben, sich erhalten.

Selten, wohl nur bei Furchungszellen und einigen Protozoen kommt die Zellteilung endlich durch eine aufgelockerte Plasmaschicht in ganzer Breite der Teilungsebene (sogenannte Diastembildung), die eine Kontinuitätstrennung hervorruft, zustande (Fig. 140); eine doppelte Lage vergrößerter

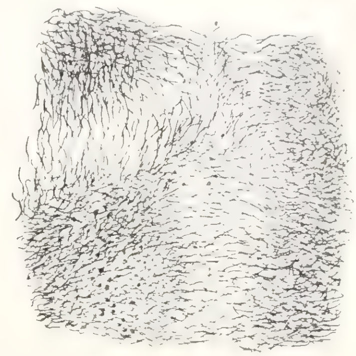


Fig. 140. Verdeutlichte Diasteme bei der Furchung centrifugierter Tritoneier. Die Grenze zwischen mehreren Furchungszellen kurz vor der Abschnürung voneinander (aus einem Schnitt), stark vergrößert. Nach Gurwitsch.

Alveolen ist manchmal darin zu erkennen. Gleich nach der Teilung legen sich übrigens auch beim anderen Modus die Tochterzellen meist mit Abplattung der Berührungsfläche dicht aneinander; und das Endbild wird so in beiden Fällen das gleiche.

1b) Physiologische Analyse (Cytocentrenfunktion). α) Die auslösenden Ursachen für das Auftreten der Mitose sind uns noch unbekannt. Wohl ist gute Ernährung der betreffenden Zellen eine Vorbedingung — leicht verständlich, da ja Teilung mit Vermehrung der (Kern-)Substanz verknüpft ist. O_2 ist notwendig; doch laufen Mitosen in seiner Abwesenheit unter Umständen noch bis zu Ende ab; und manche Eier (Fundulus [Fisch]) zeigen eine erstaunliche Resistenz in diesem Falle. Eine CO_2-Atmosphäre läßt die Teilung allerdings rascher stocken (Bataillon). Salze resp. Ionen wirken darauf ein; und zwar zeigt sich bei geringeren Konzentrationen der den Bewegungserscheinungen gegenüber gewöhnliche Antagonismus der K- und Na- (resp. Mg-)salze (die ersten hier hemmend). Stärkere Hypertonie der umgebenden Lösung hindert schließlich immer die Teilung, vielleicht nur durch Ausschließung der Kernschwellung (H_2O-Aufnahme). Hier ist wenigstens soviel bekannt, daß erst stärkster Gehalt die Centrenteilung sistiert; schwächerer schon die der Zelle; zu allererst aber wird die Kernteilung unmöglich, und zwar unter Verschwinden der Strah-

lung (Fig. 141). Auch Gifte (Strychnin, Narkotica) und Kälte sind in gleicher Art und Grad je nach Dauer und Dosierung wirksam. All dieses jedoch, von der



a b

Fig. 141. Kältewirkung auf die mitotische Figur eines sich teilenden Seeigel-Eies. a normale Metaphase, b Auslöschung der Strahlen durch Kälte. Nach O. Hertwig. Aus Gurwitsch, Histologie.

Ernährung abgesehen, ist an Eiern (zum Teil an unbefruchteten, vgl. den Artikel „Künstliche Parthenogenese") in erster Linie studiert, und wir wissen nicht, wieweit hier etwa deren Sondercharakter hineinspielen könnte. Kälte indessen wenigstens wirkt auch in Geweben — nach den Folgen zu urteilen — konform. Und Wärme steigert allgemein die Geschwindigkeit, wobei in einigen Fällen der Van t'Hoffschen Regel von Verdoppelung (oder ähnlich einfachem Zahlenverhältnis) bei jeder Steigerung um 10° innerhalb normaler Grenzen annähernd genügt wird.

Aber mit den meisten dieser Daten ist nur gesagt, daß die Teilung von den Stoffwechselprozessen augenscheinlich abhängt. Auch bei den entwicklungsanregenden Salzwirkungen ist uns verborgen, in welchem Punkte sie angreifen. Nur die angedeuteten Abstufungen der Kälte- und Narkoticawirkung zeigen eine Spezifität an, und lenken unsere Blicke auf die Strahlungen und ihr Centrum.

β) Studieren wir die inneren Ursachen der Teilung der Zelle bei der Mitose, so läßt sich zunächst eine Abhängigkeit der Spindelbildung und Strahlung von den Cytocentren konstatieren. Wo deren mehr wie zwei da sind, also z. B. im Ei bei Befruchtung mit mehreren Spermien zugleich, verteilen sich alle in ziemlich gleichen Abständen, wie infolge gegenseitiger Abstoßung, und zwischen je zwei entsteht eine Spindel. — Ob freilich das Cytocentrum dabei aktiv tätig ist, bleibt unsicher. Wohl begleitet die Strahlenbildung gewöhnlich seine Vergrößerungsphase, aber das greift nicht durch (vgl. Fig. 134). Vielfach entsteht weiter zwar die Spindel bei seiner Teilung — wir sahen eben, daß sie auch zwischen einander fremden Centralkörpern sich bildet. Auch dürfen wir nicht vergessen, daß andere Teilungsmodi eine Spindel aufweisen, ohne überhaupt Centren zu besitzen. Aber doch steht es fest, daß bei deren Anwesenheit eine zur Kernteilung in Beziehung tretende Strahlung nur — und stets — an ihnen zustande kommt.

Und zwar auch offenbar nur in bestimmten, wenn auch nicht strukturell äußerlich kenntlichen Stadien: Es scheint eine von der Zweiteilung dieser Gebilde unabhängige „Aktivitätsperiode" zu existieren (Boveri), wie man durch Vernichtung der Strahlung mittels Kälte im Anfang oder gegen Ende der Kernteilung bei Seeigeleiern feststellen kann: im ersten Fall erscheinen die Strahlen nach Beendigung der Kältewirkung wieder, im anderen nicht. Auch bleiben sie durchaus nicht aus, wenn man, wie durch Schütteln oder starke Kälte leicht möglich, die Centrenteilung unterdrückt, vielmehr erfolgt Monasterbildung (Fig. 142) dann.

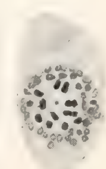


Fig. 142. Monocentrische Strahlung in einer Spermatocyte von Astacus fluv. (Flußkrebs) infolge Ausbleibens der Centrosomenteilung. Die normal gebildeten Chromosomen als Kugelschale darum angeordnet. Nach Boveri.

γ) Gewisser noch ist es, daß ohne Spindel keine normale mitotische Kernteilung zu Ende geführt wird. Davon gibt es keine Ausnahmen. Der beste Beweis ist die Möglichkeit, durch Auslöschen der Strahlen Kernteilung sicher zu verhindern, und daß sie wieder einsetzt, sobald, wie eben geschildert, die Strahlung sich erneut. Die Chromosomenentstehung und -spaltung geht dabei ruhig ihren Gang, so daß Monasterbildung Chromosomenverdoppelung demnach zur Folge hat. Denn der ungeteilte Kern bildet sich zum Ruhekern zurück.

Die Art der Spindelwirkung wird aufs trefflichste erläutert durch 3- oder 4 polige Spindeln um einen Kern. Wir erwähnten schon (**II 2** c und f *δ*): jeder der Pole erhält soviele von den Chromosomenspalthälften, wie seine Strahlen zufällig gerade anpacken. Rein passiv scheinen die Kernschleifen von den Zugfasern herangeholt zu werden (vgl. auch Fig. 143).

δ) Doch haben die Chromosomen auch selbst aktiven Einfluß auf den Gang der Teilung abgesehen von der Spaltung. Daß ihre

beiden Hälften stets — seltene Ausnahmen abgerechnet — von den Strahlen verschiedener und nur zweier Pole ergriffen werden, braucht noch keine Mitwirkung der Chromosomen bei der Strahlenbildung vorauszu-

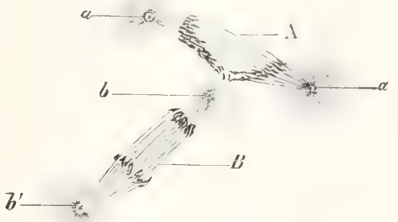


Fig. 143. Zwei benachbarte Kernspindeln aus dem Dotter einer Forellenkeimscheibe (A und B). Das Cytocentrum b hält die Chromosomen der fremden Spindel an sich gefesselt, soweit seine Strahlen jene berührt haben. Nach Henneguy. Aus O. Hertwig.

setzen, da bei zu großer Entfernung des einen der 2 Pole auch alle Hälften an den anderen gehen können. Aber die Tatsache, daß z. B. bei manchen Seeigeln an einem Paar nur der Kernschleifen unter allen die Zugfasern stets nahe dem einen Ende ansetzen und es dadurch zum Haken krümmen, läßt sich wohl nur durch eine (stoffliche?) Emanation, resp. Beeinflußung der Fasern, von dieser Stelle aus erklären.

Vor allem aber steht die Bedeutung der Kernplatte als Ganzes für die Zellteilung außer Zweifel. Wenn bei Ueberzahl von Cytocentren oder aus anderen Gründen ein Paar von solchen keine Chromosomen zugeteilt erhält, entsteht zwischen beiden Centren wohl eine („achrome") Spindel, aber nie eine Furche. Die Centren teilen sich dann nach ihrem Rhythmus weiter in der einheitlich bleibenden Zelle. Wenn aber Zellteilung dennoch später-

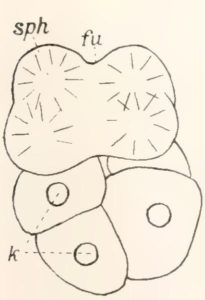


Fig. 144. Beginn der Teilung einer kernlosen Furchungszelle von Echinus microtuberculatus (Seeigel), nach dem Lebenden. Die Furche (fu) nicht quer, sondern parallel zu den beiden Spindeln (man sieht statt ihrer nur die Sphärenpaare sph). k Kerne der übrigen Furchungszellen. Nach H. E. Ziegler.

hin eintritt, so geschieht es nicht zwischen 2 durch eine Spindel verkoppelten Polen, sondern in anderer Richtung (Fig. 144): ein Zeichen, daß nicht durch den mitotischen Apparat, sondern nach anderem Modus das Teilgeschehen dann verläuft.

ε) Dem Zelleib endlich fällt die Bestimmung der Teilungsrichtung zu, indem die Centreneinstellung zunächst von seinem Bau abhängt. Sind in polyspermen Eiern mehr wie 2 Centrosomen vorhanden, so ordnen sie sich vielfach in einer Ebene an, derjenigen, in der die erste Furchungsspindel liegen würde. In der normalen Zweiteilung steht die Spindelachse gewöhnlich dem größten Zelldurchmesser parallel, resp. in ihm, oder bei starker und ungleichmäßiger Durchsetzung des Plasmas mit toten Inhaltskörpern, in der Längsachse des davon freien (z. B. dotterfreien) Plasmaareals (O. Hertwig). Auch nach Schaffung neuer innerer Verteilungsverhältnisse durch Zentrifugieren oder Pressen bestätigt sich vielfach die Regel. Danach wäre die Richtung der Spindel von seiten des Zelleibs gewissermaßen passiv bestimmt.

Doch gibt es viele Ausnahmen. Vor allem in schmalen, hohen Epithelzellen liegt die Spindel oft in der kürzesten Achse, also quer (resp. schräg — ein Kompromiß zwischen 2 Tendenzen); der teleologische Grund: Zelle soll neben Zelle stehen — ist bei diesen einschichtigen Zellflächen ja klar. Ebenso haben Furchungszellen hier und da widersprechende Teilungsrichtungen. Und sie halten diese so fest, daß sie, nach Verdrehung der Spindel durch Zentrifugieren, sie während der Teilung später zurückdrehen, auch wenn deren beide Pole damit in Gebiete verschiedenster cytoplasmatischer Zusammensetzung tauchen (Conklin). Es besteht also eine Regulationsfähigkeit der Spindellage seitens der Zelle, unabhängig bis zu gewissem Grade von deren gröberem Schichtungsbau.

Ja, es sind Fälle bekannt, wo ohne vorhergehende Rückdrehung der verdrehten Spindel — wofür die Mittel nicht überall gegeben sein werden — die Furche in typischer Richtung anpackt, parallel der Spindelachse sogar (Fig. 145): ein Zeichen der

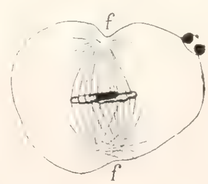


Fig. 145. Ansatz zur ersten Furchungsteilung, parallel zur Spindel, an einem Ei von Ascaris megalocephala, in dem diese Spindel gegenüber der normalen Lage um 90° gedreht gefunden wurde. f Furche. Unteres Centrum schon in Teilung. Rechts II. Richtungskörper. Nach Kautzsch.

Selbstbestimmung des Zellkörpers, obgleich freilich die Durchführung der Zelltrennung im allgemeinen in solchen Fällen nicht gelingt.

Ebenso kann die relative Größe der beiden Tochterzellen — mit anderen Worten: die Lage der Teilungsebene abgesehen von ihrer Richtung kaum von anderen Faktoren als dem Zelleib selbst abhängig gedacht werden. Selten nur sind bei inäqualen Teilungen die Centren verschieden groß, meist gleich, und nur die ganze Spindel mit einem Pol der Zelloberfläche mehr genähert. — Auch scheint die Teilungsebene selbst irgendwie frühzeitig ausgezeichnet zu sein: wenigstens bei Infusorien substituierte eine durch Zerschneiden künstlich im voraus gesetzte Teilungsebene parallel der zu erwartenden, und dicht bei ihr, die normale nicht (Ishikawa).

ζ) So fanden wir also eine Abhängigkeit der Strahlung vom Centrosomenzustand; der Kernteilung vom Eintreten der Strahlung resp. Spindelbildung; der Zellteilungsdurchführung von der Existenz einer normalen Spindel mit Aequatorialplatte; und fanden die Teilungsrichtung und -art vom Zelleibe bestimmt. Eine innere Ursache für die rhythmischen Wandlungen des Cytocentrums und des Kerns in Pro- und Telophase (samt zwischenliegender Spaltung) dagegen kennen wir nicht. Es scheinen beide Gebilde autonom ihren Weg zu gehen, nur von äußeren Einwirkungen wie Ernährung und Wärme natürlich in bestimmter Beziehung abhängend. Doch stehen wir hier noch allzusehr am Anfang eines Wissens.

1c) Physiologische Hypothesen. Die so ungewöhnlich komplizierten und zugleich bestimmt gezeichneten Bilder der mitotischen Spindelfigur haben eine sehr große Anzahl von Auslegungen gezeitigt — nur die Grundgedanken der wichtigsten können hier dargestellt werden.

α) Weil die Zugwirkung an den „Zugfasern" so deutlich hervortritt, wurden zuerst alle Strahlen für kontraktile Fibrillen gehalten, deren in der Spindelrichtung von den Centrosomen zur Zelloberfläche steigenden (cônes antipodes) diese Centren voneinander entfernten, während die Spindelfasern, nach dem Pol hin zurückgezogen, im Verein mit den übrigbleibenden Polstrahlen sich selbst und den Zelleib in der Mitte entzweirissen (E. van Beneden). Ja, einige Forscher glaubten an Weiterbestehen von in elastischer Spannung verharrenden „organischen Radien" während der Zellruhe in fixierter Anzahl, fußend u. a. auf Bildern von weißen Blutkörpern (vgl. Fig. 37, 109); und an ihre Längsspaltung während der Teilung (M. Heidenhain).

Von anderen (Drüner, Mewes u. a.) wurde eine Stemmwirkung der Strahlen stipuliert, wobei die Spindel die Centrosomen, und dadurch, d. h. durch Spannung der Zugfasern, auch indirekt die Chromosomen zu transportieren hätte; die Polstrahlen aber die Zelle zerstemmten. Ausbuchtungen über den cônes antipodes, der größere Abstand zwischen den zwei Centren bei Fehlen der Chromosomen (Wegfall der Zugfaserspannung!) und das Ueberwiegen der Spindel gegen die Polstrahlen bei vielen nicht zur Zellteilung führenden Mitosen der Protozoen, können als Gründe gelten.

Aber: schon der Zugfasern fibrillärer Charakter ist verdächtig, weil sie sich hier und da bis zum Verschwinden verkürzen müßten. Für die anderen fehlt das Widerlager für Stemm- wie Zugwirkung, da die weiche Zelloberfläche nicht als solches gelten kann, sie diese auch sehr oft augenscheinlich nicht (in hinreichender Dicke) erreichen. — Den Ausschlag gegen beide Theorien gibt indessen m. E. die Auslöschbarkeit aller „Fasern" durch Kälte: Lösung körperlicher Gebilde kann nie durch Kälte begünstigt werden.

β) Die außerordentliche Aehnlichkeit der achromatischen Figur mit Trajektoriensystemen ließ früh die Annahme elektrischer Ladung der Pole auftauchen (Fol). Daß sich dieselbe Aehnlichkeit eklatant bei verschiedener Größe der Pole („heteropole Mitose"), resp. Stärke der Ladung am physikalischen Modell, geltend macht: in Stumpfheit der Spindel am kleineren Pol, Verschiebung der Gleichgewichtsfläche (Aequatorialplatte) in dessen Nähe (vgl. Fig. 146) — nur die Krümmung fehlt den Aequatorialplatten — dient als Stütze.

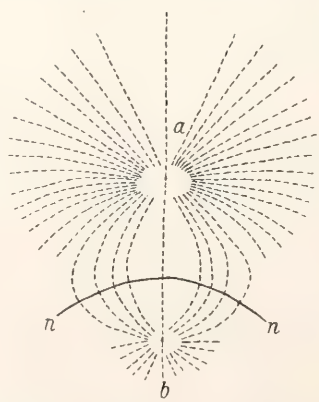


Fig. 146. Schema des Trajektorienverlaufs zwischen verschieden starken Polen (a und b). n Gleichgewichtsfläche. Nach Maxwell. Aus Reinke.

Zwei widersprechende Meinungen bekämpfen sich. Die eine gibt beiden Polen verschiedene Ladungen (Hartog); wie zunächst vorauszusetzen wäre. Sie scheitert aber an der Existenz von gleichseitig-dreipoligen Spindeln; noch sicherer an der von vierpoligen mit zwei Diagonalspindeln (Fig. 147. Ohne Diagonalspindeln dagegen harmonieren sie gut, bei Annahme gekreuzter Stellung der gleichnamigen Polpaare).

Die zweite vermeidet diese Schwierigkeit, indem sie allen Polen positives, den Chromo-

somen negatives Potential zuspricht (Gallardo). Wirklich gehen bei geöffneter Kernmembran die Chromosomen kataphoretisch zur Anode, — nicht das Ruhechromatin; die gespreizte Anord-

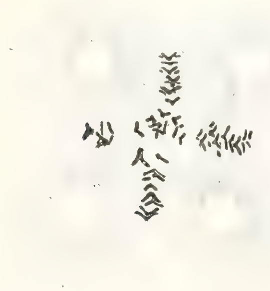


Fig. 147. Tetraster mit zwei Diagonalspindeln bei Strongylocentrotus livid. (Seeigel). Nach Baltzer.

nung in der Kernplatte erklärt sich so, und die Wanderung zum Pol ließe sich auch ableiten. Trotzdem trifft auch diese Ansicht nicht das richtige. Wir sahen schon: Spindeln entstehen auch zwischen den Polen selbst, ohne Anwesenheit von Chromosomen (achrome Spindeln), überhaupt überall sehr häufig, wo zwei beliebige Centren sich sehr nahe kommen (Fig. 148). Und



Fig. 148. Anaphase der zweiten Reifungsteilung im Ei von Nereis limbata (Ringelwurm), Ausschnitt. I. R erster Richtungskörper auf der Eioberfläche, Sp Spermienkopf im Ei. Zwischen dem Spermocentrum und dem unteren Eicentrum ist infolge abnormer Annäherung eine sekundäre Spindel entstanden. Nach Bonnevie.

es ist sicher, daß Spindelanordnung von Trajektorien nur zwischen ungleichnamigen Polen auftreten kann. Die oft beobachteten Kreuzungen der Strahlen im Aequator widerstreben jeder elektrischen Theorie. Auch haben Durch- und Umströmung mit verschiedensten Formen elektrischer Ströme keinen Einfluß auf die Spindelrichtung sich teilender Zellen ergeben (Roux).

γ) Deshalb wäre an Zugtrajektorien zu denken.

Bütschli zeigte zuerst, daß in einer erstarrenden dünnen Gelatineschicht zwischen zwei eingeschlossenen Luftbläschen infolge deren Verkleinerung eine Spindel und schöne Strahlungen entstehen, und deutete die mitotische Figur ebenso, indem die Vergrößerung des Centrosoms bei ihrer Entstehung, durch Substanzwegnahme aus der Umgebung, den Zug der Bläschen (im Modell) dann ersetzen könne, wenn eine chemische Umwandlung (resp. Bindung) das Volum der aufgenommenen Substanz verkleinerte.

Die Zugwirkung auf die dadurch in Reihen gebrachten Plasmawaben untersuchte Rhumbler genauer. Nach seiner Ansicht muß eine Strömung des Hyaloplasmas der Wabenwände nach dem Centrosom, solange dessen Wasseransaugung anhält, einen ständig wachsenden Plasmahof, die Sphäre, um dieses ansammeln. Den Wabenreihen wird dadurch so viel Substanz geraubt, daß die Querwände verschwinden oder sich bis zur Unsichtbarkeit verdünnen: die für eine Zeitlang auftretenden Mikrosomen sind ihre Reste in den Ansatzpunkten an die radialen Wände. Nahe bei der Sphäre wird die gegenseitige Pressung der Reihen am größten sein, und der Druck die Enchylemtropfen vom Centrum entfernen. Andererseits werden diese Tröpfchen hier am meisten in die Länge gestreckt: ihr Abrundungsbestreben wird summiert einen dauernden Zug erzeugen, resp. ihn beträchtlich verstärken. Zug mit Strömung kombiniert läge in den Strahlungen vor.

Schwillt nun der Kern unter Wasseraufnahme, so werden die ihm anliegenden Strahlen durch Flüssigkeitsberaubung zäher, ihre Spannung (vielleicht) größer; und der Druck des Kerns auf sie soll, wie Fig. 149 es

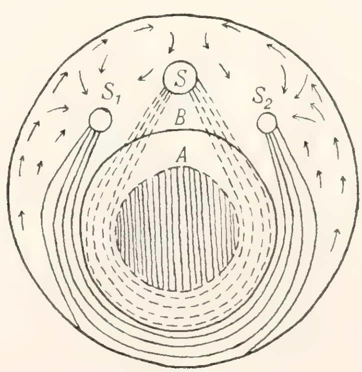


Fig. 149. Soll zeigen, wie die Dehnung der um den Kern herumführenden Wabenradien durch Volumzunahme des Kerns die Sphäre S in zwei Tochtersphären S_1 und S_2 zerteilen und diese in Kernpolstellung führen würde. A ursprünglicher Kernumfang, B derselbe nach der Schwellung. Nach Rhumbler.

zeigt, die Wanderung der Tochtercentrosomen erklären. Das stärkere Wachstum der Centren in Polstellung läßt dann die energischere Strömung zu den Polen entstehen, die, am meisten in der Spindel und den zum Zelläquator gehenden — als den längsten — Strahlen eine solche Substanzverarmung in deren Aequatorgegend erzeugt, daß hier eine Art Zerreißung durch den Zug eintritt, — oder aber ein von ausströmender Kernsubstanz induziertes stärkeres Oberflächenwachstum der Zelle hier den Ort findet, wo, infolge verminderter Kohäsion, durch Kontinuitätstrennung die Oberflächenvergrößerung wirklich erfolgen kann.

Diese bis ins einzelne durchgearbeitete Theorie, die nur sehr vereinfacht hier wiedergegeben werden konnte, besitzt einen großen heuristischen Wert. Um ihren Wahrheitsgehalt wirklich beurteilen zu können, müßten wir aber die Abhängigkeiten der Oberflächenspannungsverhältnisse in so kleindimensionalen und kompliziert angeordneten Gebilden, wie unter Zug stehenden wabigen Gelen, genauer kennen, als es der Fall ist. Kein Zweifel kann jedoch darüber herrschen, daß durch ihre Aenderung wichtige Wirkungen erzielt werden müssen. Im einzelnen ergeben sich aus der Variabilität aller Vorgänge ja viele Schwierigkeiten für die Hypothese. Das Centrosom teilt sich nicht stets im zu erwartenden Stadium der Kernschwellung; in seiner Polstellung schwillt es nicht immer, z. B. bei vielen Wirbeltierzellen (vgl. Fig. 134), oder sehr wenig; die Strahlen sind oft sehr kurz, oder haben einen, im Sinne der Theorie, unwirksamen Verlauf; die Spindel verlängert sich manchmal (in Protozoenteilungen, vgl. Fig. 168) so sehr, daß Zugwirkung von den Polen es nicht verursachen könnte, und kann dazu in an-



Fig. 150. Ein Richtungskörper von Enteroxenos östergreni (Schnecke) in aberrativer Teilung mit abnorm verlängerter, zusammengekrümmter, über den Zelleib hinausquellender Spindel. c Cytocentren. Nach Bonnevie.

deren Fällen abnormerweise sich zusammenkrümmen (Fig. 150); die Zellteilung wird ausnahmsweise in falscher Richtung zur Spindel angebahnt (vgl. Fig. 145). Aber es liegt gegenüber dieser Hypothese mindestens nichts vor, was die angenommenen Wirkungsweisen ausschlösse — deren Anordnung und Realität im einzelnen bedarf weiterer Erforschung. — Die Theorie hat aber noch den großen Vorzug, daß sie die Möglichkeit des Zusammenwirkens mehrerer Ursachen, in diesem Fall von Zug und Strömung, betont.

δ) Strömungen sind bei der Zellteilung mehrfach beobachtet. Manche Zellen zeigen während dessen, z. T. auch am Kern, amöboide Beweglichkeit, womit ja Strömungen verbunden sind. An Eiern kleiner Fadenwürmer ist im Diaster ein äußerer Strom zum Aequator, umbiegend in einen axialen zu den Polen, zu sehen (v. Erlanger). Die Granula des Zelleibes Mitochondrien, Pigment werden dann in die Teilungsebene vielfach geschwemmt; vorher umhüllen sie die Spindel (Fischel u. a.): Zustrom zum schwellenden Kern wohl. — Die Spindel freilich selbst kann so nicht zustande kommen.

Aber Diffusionsströme können Trajektorienbilder erzielen. Sie geben die Möglichkeit, die beobachteten elektrischen Potentiale (s. bei β) mit den bekannten Aenderungen an den Oberflächen, wie vor allem der Kernmembran, in Einklang zu bringen. Wenn diese Begrenzungsschichten von den Ionenpaaren mancher Salze eines nur, etwa das positive, durchlassen, so muß ja eine Potentialdifferenz zwischen außen und innen an ihnen entstehen und dadurch wieder eine weitere zwischen Membran und Plasma. Wird nun z. B. die Durchlässigkeit an den Polen von Zelle und Kern, etwa vor der Mitose, erhöht, so schwänden hier die Membranpotentiale: die freigewordenen Ionen diffundierten dann durch das Zwischenplasma, um auch diese Differenz auszugleichen (R. Lillie, Wo. Ostwald). Die Leistungsfähigkeit dieser sogenannten Membrantheorie zur Erläuterung der Trajektorienfigur ist unbezweifelbar — eine spezialisierte Hypothese besteht indessen noch nicht; sie wäre auch wohl verfrüht.

Die Sphärenbildung andererseits ließe sich aus Entstehung und Ausströmen einer die umgebende kolloidale Substanz fällenden Flüssigkeit vom Centrosoma her ableiten (Schläpfer). Indem ihre Konzentration beim Weiterdiffundieren schwinden muß, kann die Fällungsgrenze im Modell ziemlich scharf werden (wie bei „ruhenden" Sphären); und die Bildung der Strahlung infolge ungleicher Diffusibilität (Liesegang) der umgebenden Substanz („Diffusionsstraße") wäre ebenfalls einigermaßen diskutabel.

Die lange Dauer der Spindel oder der Metaphase in besonderen Fällen (Reifungsteilung, Maus) und bei Hemmung z. B. durch CO_2 (tagelang!) bereitet beiden Anschauungen große Schwierigkeiten. Ueberhaupt kann jede nur einen Teil der mitotischen Figur verstehen lehren. Und gar nicht die Zellteilung — vorläufig. Aber gerade dadurch wird es uns nahe gelegt, daß nicht notwendig das, was wir sehen können, ein

Bild der teilungbewirkenden Ursachen sein muß.

Das Teilungsgeschehen wird vielleicht von den Kräften durchgeführt, denen auch die zuerst genannten Ströme ihre Entstehung verdanken. Wie Bütschli vermutet hat, bedeuten sie Erhöhung der Oberflächenspannung der Zelle im Aequator allein; und diese, eventuell verbunden mit lokaler Spannungsminderung an den Polen (Giardina), würde an sich genügen, eine Durchschnürung des Ganzen zu erklären.

2. Amitose und Zellknospung. 2a) Amitotische Kernteilung (Fragmentierung) erfolgt im Gegensatz zu jeder anderen Teilungsart bei völlig ungeänderter Kernstruktur. Zwar ist in einzelnen Fällen (His) eine feinere Verteilung des Chromatins bei Kernen in Amitose beschrieben worden, aber sie steht zu dieser in keiner ursächlichen Beziehung, danach zu schließen, daß solche Unterschiede meist fehlen, und jede bekannte Art von Kernstruktur (gerüstlose Keimbläschen ausgenommen) an amitotischen Teilungsbildern vorgefunden wird. Sogar der Fadenkern der Chironomuslarven (s. II 1f) wird samt dem chromosomenähnlichen Faden an jeder beliebigen Stelle quer durchgeschnürt.

Trotzdem wird die Teilung durch innere Kräfte (mindestens mit-) bewirkt. Das zeigt vielfach das Verhalten des Nukleolus, der bei der ersten Achsenverlängerung des Kerns schon wie spontan in Hantelform und Teilung übergehen kann. Doch darf ihm dabei nicht Aktivität zugeschrieben werden. Denn je nach Lage zur Teilungsebene wird er — bei Protozoen und Metazoen — gleich, ungleich oder gar nicht von der Zerschnürung betroffen (Fig. 151), und bei

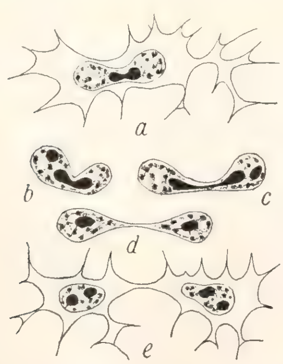


Fig. 151. Amitose von Sehnenzellen einer neugeborenen Maus. b bis d nur die Kerne dargestellt, e Zelldurchschnürung. Nach Nowikoff.

Anwesenheit mehrerer immer nur der zufällig in der Teilungsebene liegende. Diese muß, wie bei der Zellteilung aller Teilmodi vielfach, irgendwie präformiert sein — vielleicht als ideelle Gleichgewichtsfläche zwischen bipolaren Kräftezentren — und die Teilung des Nukleolus verursachen. Das Cytocentrum nimmt keinen erkennbaren Anteil; allerdings liegt es stets dicht am Kern, aber ungeteilt an der Durchtrennungsstelle (Fig. 153), also ganz ungleich der Mitose.

Mit der Zellteilung besteht bei unserer Kernzerschnürung auch die Aehnlichkeit, daß zwei Haupttypen, die hantelförmig allmählich durchgreifende (Fig. 151) und die mit zwei parallelen, in ganzer Breite erscheinenden Trennungswänden (Fig. 152) vertreten sind;

Fig. 152. Hodenfollikelkern von Astacus fluviatilis (Flußkrebs) in Amitose.



ziemlich ungleichmäßig hier. Beim letzten sind beide Produkte annähernd gleich groß, beim anderen gibt es alle Variationen zwischen vollkommener Gleichheit und Abschnürung kleinster Kernknospen (Fig. 153).

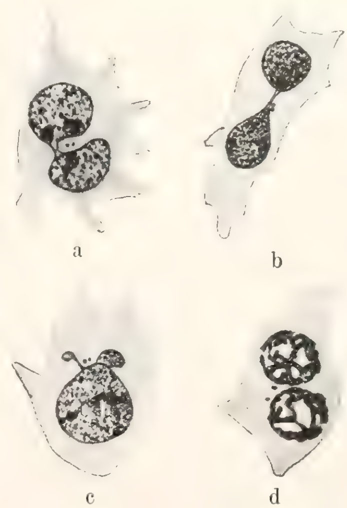


Fig. 153. Amitose des Kerns in Mesenchymzellen aus dem Mesenterium eines Kaninchenembryos. Cytocentren an der Durchschnürungsstelle. c Kernknospung. d zwei so entstandene Kerne im Prophasestadium der Mitose, die beiden Diplosomkörner zwischen ihnen. Nach Maximow.

In beiden Fällen kann die Kernteilung sich mehrfach wiederholen, so daß vielkernige Zellen, namentlich bei weißen Blutkörpern der Wirbeltiere, so entstehen können.

Sie sind mit anderen, nur gelapptkernigen Typen durch Grade verbunden; und es wurde schon behauptet, daß ihre Kerne unter Umständen wieder zusammenfließen könnten (?).

2b) Amitotische Zellteilung. Die Frage, wie weit amitotische Kernteilung zur Zellteilung führen kann, ist nicht für alle Zellarten entschieden. Besonders für die weißen Blutkörper resp. Wanderzellen wird es immer wieder auf das entschiedenste bestritten. Ihre Zerschnürung ist in Strichpräparaten wohl gesehen worden, doch könnte leicht Zerreißung beim Ausstreichen vorgelegen haben, wie manche meinen. In der Tat findet man stets das Cytocentrum ungeteilt (in seiner Sphäre oft), auch wenn die Zelle hantelartige Form angenommen hat. Immer liegt es mitten zwischen den Kernen (auch bei mehr wie zwei davon); es ist aber gar nicht wahrscheinlich, daß etwa centrenlose Zellen abgetrennt würden! Und wenn Teilung sicher beobachtet wurde, war es Mitose: wobei alle Kerne selbständig Chromosomen bilden (Fig. 153d: zwei Spireme), und diese alle in eine Teilungsfigur vereinigt werden. Es gibt freilich, wie wir sahen (III1c, Fig. 113), mehrkernige Zellen mit entsprechend vermehrten Centren, doch stammen diese Kerne sehr wahrscheinlich aus Mitose.

Daß aber Amitose mit Zellteilung einhergehen kann, ist andererseits ganz sicher. In Epithelien, Muskeln, Bindegewebszellen

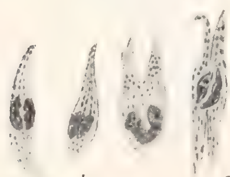


Fig. 154. Amitotische Zellteilung in Bindegewebszellen aus dem Unterhautgewebe einer weißen Ratte. Nach Löwenthal.

(Fig. 154), besonders bei jungen Tieren, z. B. auch bei roten Blutkörpern von Embryonen, läßt sie sich leicht konstatieren. Teilungen beim Eintreten der Bedingungen schubweise in sehr großer Geschwindigkeit ablaufen und schwer ertappt werden — wovon unten noch mehr.

Völlig feststehend ist auch der amitotische Zellenvermehrungsvorgang bei manchen Protozoenteilungen. Und zwar besonders häufig bei Knospungen, d. h. Zellteilungen, deren einer Sprößling soviel kleiner wie der andere ausfällt, daß man diesen als Mutter-, den kleinen als Tochterzelle zu bezeichnen pflegt, in Analogie zu der bekannten Fortpflanzungsart der Süßwasserpolypen z. B. Auch wenn dem betreffenden Tier mitotische Teilungsformen sonst eigen sind, tritt hier oft Amitose des Kerns ein (Heliozoen, Suctorien). Dabei kann am Makronucleus (s. II 1 a) der letzteren ein seitlicher Auswuchs in das abzutrennende Plasmaklümpchen, das an der Oberfläche des Körpers sich vorbuchtet oder aus dem



Fig. 156. Innere Knospung bei Tokophrya quadripartita (Suctorie). 1 Geburtsöffnung, 2 Knospe, 3 ihre pulsierende Vakuolen, 4 dieselben vom Muttertier, 5 dessen Makronucleus, 6 Anlage des Makronucleus der Knospe. Nach Bütschli. Aus Lang.

Innern sich herausschält, hineinwuchern (Fig. 156) und sich zusammen mit ihm von seinem Mutterboden einfach abschnüren: keine reine Amitose also, aber doch nur eine

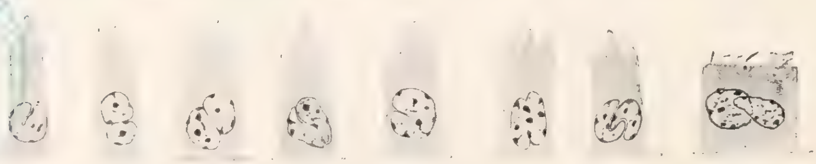


Fig. 155. Epithelzellen aus dem Nebenhoden der Maus. Kernamitosen in allen Richtungen zur Längsachse der Zelle. h vielleicht folgende Zellteilung. Nach H. E. Jordan.

Und wenn z. B. Cylinderepithelien mit hoher Prozentzahl von amitotisch geteilten Kernen (Fig. 155) äußerst selten frisch geteilte, schmälere Zellen erkennen lassen, so wird es eher dem zuzuschreiben sein, daß diese Modifikation. Die hochgradig inäquale Zellteilung, wie sie in den Reifungsteilungen der Eier überall zum Ausdruck gelangt (Fig. 138), hat übereinstimmend damit nicht selten Charakterzüge von niedriger als die Mitose

stehenden Teilungsarten (Haecker), und zwar zeigt sie eine Annäherung an bestimmte Protozoentypen.

3. Allotypische Teilungsformen. 3a) Protozoenmitosen. *α*) Die für Protozoen beschriebenen Teilungsbilder verwirren zunächst durch ihre außerordentliche Mannigfaltigkeit. Betrachtet man indessen die Strukturelemente gesondert, so findet man für jedes einzelne nur wenige charakteristische Variationen; und deren freie Kombination allein ergibt die scheinbare Regellosigkeit der Gesamterscheinung.

Vielleicht am tiefgreifendsten sind die Unterschiede bei der Gestaltung der Spindelpole. Die Herkunft von Centren bald aus einem Cytocentrum, bald einem Nucleocentrum, bald endlich aus Geißelträgern haben wir schon kennen gelernt (III 1d und III 2). Oft aber fehlen sie ganz: man findet dann meist sogenannte „Polkegel" an ihrer Stelle (Fig. 157), Ansamm-

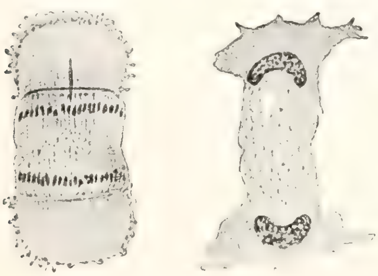


Fig. 157. Anaphase (a) und Telophase (b) der Kernteilung aus der sogenannten Primärkaryokinese von Actinosphaerium eichh. (Frühere Stadien Fig. 86.) In a Polkegel auf der zu Platten verdickten Kernmembran aufsitzend; in b wie zerflossen. Nach R. Hertwig. Aus O. Hertwig.

lungen einer homogenen Substanz, ziemlich scharf abgegrenzt gegen den Kern durch eine Verdickung seiner Membran (Polplatte) oder auch eine Lage färbbarer Körnchen; ins Cytoplasma laufen solche Polkegel oft in eine undeutliche Strahlung aus. Man ist dann geneigt, sie der Sphäre gleichzusetzen. Doch bei bestimmten Teilungen von Gregarinen kommen sie mit Centren zusammen vor (vgl. auch Fig. 115a), und diese sitzen ihnen außen auf, was unseren Vorstellungen über die genetischen Beziehungen zwischen Centrum und Sphäre, und damit dem letzteren Begriffe wenig entspricht (Fig. 158). Und da ein solcher Kegel manchmal das Centrum schon vor dessen Teilung trägt und diese mitmacht (Fig. 159), könnte er trotz abweichender Lagebeziehung auch etwa dem Centrosom verglichen werden, das färbbare Centrum dem Centriol — letzteres eine Homologisierung übrigens, die in der Literatur vielfach gefunden wird.

Fig. 158. Eine der zur Sporoblastenbildung führenden Kernteilungen von Urospora lagidis (Gregarine). Nach Brasil.

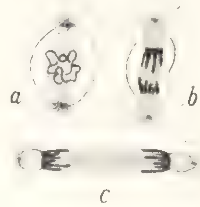
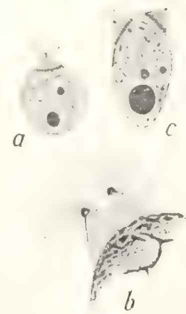


Fig. 159. Beginn einer gleichartigen Kernteilung, a und c bei Stylorhynchus longicollis, b bei Echinomera hispida (Gregarinen). In b nur ein Stück des Kerns mit dargestellt. Zeigt eine die Centrenteilung begleitende Spaltung des „Polkegels". Kern noch in Ruhe. a und c nach Léger, b nach Schellack.



Die Verhältnisse der Chromosomen weichen nach drei Richtungen vom Gewohnten häufig ab. Neben normaler Ausprägung der Prophase des Kerns (vgl. Figg. 51, 54, 86b) kommt deren völliger Ausfall vor. Entweder (1.) erscheinen Chromosomen dann erst in Aequatorialplattenstellung, im Anfang zumeist schwach färbbar (Fig. 160); oder (2.) auch dieses Stadium er-

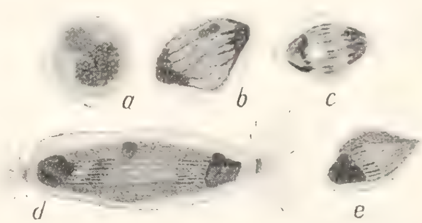


Fig. 160. Kernteilung von Amoeba verrucosa, nach gefärbten Präparaten. a Kern mit vakuolisiertem Karyosom und hellerem Nucleolus (dessen Verhalten weiterhin wechselt); b Karyosom geteilt, in c teilweise in Lösung, in d und e ganz erhalten: individuell verschieden. In c blasse Chromosomen als Aequatorialplatte, in d Tochterplatten, in e dicht am Karyosom. e nur eine Hälfte der Spindel (nach Durchschnürung). Nach Gläser.

hält atypische Gestalt, indem die, hier langgestreckten Kernschleifen (vgl. z. B. Fig. 166) parallel zur Spindelachse ständig angeordnet bleiben. Bei Radiolarien und Ceratien sind sie gleich nach Entstehung deutlich längs-

gespalten: es ist also wahrscheinlich, daß trotz ungeeigneter Lagerung die Tochterschleifen je an die zwei Pole verteilt werden. In anderen Fällen wird Querteilung behauptet. Und es darf die Möglichkeit nicht von der Hand gewiesen werden wegen der Verhältnisse bei der 3. Abweichungsart. Sie setzt ein mit Formen, deren Chromosomen den Charakter von Körnerfäden (moniliforme Chromos.) dauernd beibehalten (Fig. 167, 168), im Teilungsbeginn schon in der Richtung von Pol zu Pol gespannt (während Gruppengenossen homogene Schleifen an gleicher Stelle zeigen) und führt in kontinuierlicher Reihe zu Teilungsbildern, bei denen stark färbbare Körner im Gerüst oder in den Wabenknoten samt diesen Waben in Reihen nur angeordnet sind (Fig. 169). Ob die dann eintretende quere Durchschnürung freilich einer Querteilung ausgebildeter Chromosomen gleichzuachten wäre, bleibe dahingestellt.

Das Karyosom oder die Nukleolen können bei jedem Modus gelöst oder erhalten werden — das letzte nur bei ganz typischer Mitose nicht. Sehr selten verschwindet von zwei vorhandenen etwa das eine, während das andere durchteilt wird (Fig. 160). Häufiger ist es, daß Teilung bei Erhaltung aller nur ein in der Teilebene gelegenes trifft. Wo sich das Karyosom zu langer Hantelform auszieht (vgl. Fig. 167), wurde ihm vielfach die „Zerstemmung" des Kerns zugeschrieben. Aber es ist undenkbar, daß ein nicht an der Membran angreifender Stempel die weiche Masse des Kerninhalts vor sich hertreiben könnte; oft nimmt dazu das Karyosom die Hantelform erst nach der eigentlichen Kernteilung (sicher passiv) an (Fig. 161); und seine

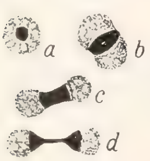


Fig. 161. Kernteilung von Prowazekia (Flagellat) nach Giemsa - Feuchtpräparaten. — Schwarz: das Karyosom. Nach Kühn und v. Schuckmann.

inäquale Zerlegung bei ungleicher Größe der Tochterkerne kann nur als Folge, nicht als Ursache der Inäqualität der Kernteilung verstanden werden (Fig. 162).



Fig. 162. Eine asymmetrische (generative) Kernteilung von Amoeba mira. Aus Totalpräparat. Nach Gläser.

Die Kernmembran löst sich zu sehr verschiedener Zeit, ganz oder teilweise, sie bleibt aber auch oft während des ganzen Vorganges bestehen.

Eine Polstrahlung wird auch im letzten Fall hier und da gefunden (vgl. Fig. 160); überall ist sie sehr variabel und zart in den Präparaten — sie mag wohl verbreiteter sein, als es jetzt den Anschein hat.

Die Spindel dagegen tritt oft sehr in den Vordergrund, sei es, daß sie größeren Quermesser hat wie gewöhnlich (Tonnenform) oder sich außerordentlich in die Länge streckt. Häufig wird sie erst zwischen den auseinanderweichenden Chromosomen sichtbar, wohl nur, weil deren parallelstehende Fäden sie zwischen sich verdecken, oder auch die Karyosomhantel zunächst ihren Platz einnimmt. In der Telophase kann sie, wenn langgezogen, durch Verklebung ihrer „Fasern" selbst zu einer stark färbbaren Hantel werden (Verbindungsspindel, Fig. 169) — sie wurde dann vielfach mit der Karyosomteilungsfigur verwechselt.

β) Wenn wir, eine Uebersicht zu gewinnen, ein Haupteinteilungsprinzip nun suchen, so verbietet unzureichende Klärung der Centrenverhältnisse vorläufig ihre Benutzung. Den vorhandenen Systemen (Hartmann, Chatton, Alexejeff) hat die Rolle des Karyosoms in erster Linie dazu gedient. Da aber nächstverwandte Species unter Amöben es teils vorher lösen, teils erhalten; da innerhalb einer Species es bei einem Teil der Individuen vor der Teilung vermehrt werden kann, und seine Stücke resp. neuentstandene dann unregelmäßig verteilt werden (z. B. Coccidien oder Arcella, s. Fig. 163); da weiter atypische

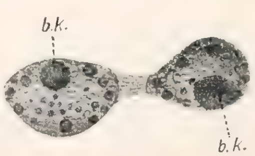


Fig. 163. Teilung eines Kerns mit vielen Karyosomen von Arcella spec. (Wurzelfüßer). bk Karyosomen („Binnenkörper"). Nach Khainsky.

Lagerung des Nucleocentrums, außer statt in ihm, es häufig ungeteilt in eine Tochterzelle nur bringt (Nöller, Jollos, Fig. 164c);

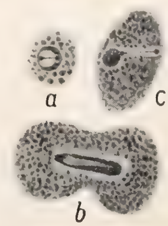


Fig. 164. Kerne aus Cysten von Gymnodinium fucorum (Dinoflagellat) in Teilung. a Centrodesmose in dem stark entfärbten Caryosom; b dieses gestreckt; c atypischer Fall, Centrodesmose außerhalb des Karyosoms, das so ganz in einen Tochterkern gelangen muß. Nach Jollos.

und schließlich in manchen Species Tiere oder ganze Stämme vorkommen, die sich allein durch Lösung des Karyosoms vor der Teilung von den normalen unterscheiden (Chlamydophrys stercorea, Schüßler) — alles bei Teilungen derselben Entwickelungsstufe —, so kann ein natürliches System auf sein Verhalten kaum gegründet werden. — Die überragende Bedeutung der Chromosomen in der Metazoenmitose macht es dagegen ohnehin notwendig, den Rang einer Teilungsart nach ihrem Ausbildungsgrad vor allem zu bemessen: danach sollen hier die Haupttypen geordnet werden.

1. Die im ganzen typische Mitose (Meta-[-zoen]mitose) der Heliozoen, Gregarinen, Myxosporidien: mit Chromosomen schon in Prophase und folgender Zusammenordnung zur Aequatorialplatte; Karyosom und Kernmembran früher oder später gelöst; Polstrahlung meist, Spindel stets entwickelt; Centren, oder Polkegel, oder beides (Fig. 122, 157, 158).

2. Die Promitose (Bezeichnung von Nägler): mit verspäteter Chromosomenentstehung erst in der Metaphase („Limax“-amöben, andere Rhizopoden); Karyosom und Kernmembran erhalten, mitgeteilt; Strahlung spärlich; Spindel hier und da mit Telophasestreckung (vgl. Fig. 160).

3. Die tonnenförmige Mitose (Eurymitose) der Radiolarien, vieler Dinoflagellaten, Cryptomonadinen: ohne typische Kernprophase; mit breiter Aequatorialplatte; oft Riesenzahl der Chromosomen; diese, wenn lang, der Spindel parallel. Karyosom gelöst oder nicht; breite, flache, undeutlich umschriebene Polkegel [manchmal vielleicht Nucleocentrum (Paramöba, Fig. 115a)]; keine Strahlung, doch Spindel (Fig. 165 und 166).

4. Die Hormathomitose (soweit ihr Karyosomteilung zukommt, von Dangeard als Haplomitose bezeichnet) der Coccidien, Euglenoiden, Noctiluca, Infusorien (Mikronucleus): mit Moniliformfäden parallel zur Spindelachse; mit Polkegeln; Karyosom gelöst oder nicht, Vorkommen von Nuclocentren ungewiß; stets gestreckte Verbindungsspindel (Fig. 167, 168).

5. Die Stichomitose vieler Monadinen usw. und Amöben: mit Parallelreihen der Chromatinkörner und Gerüstwaben; mit Beteiligung eines Geißelbasalkörpers als Centrum, oder ohne solches. Karyosom geteilt oder gelöst (Fig. 169).



Fig. 165. Kernteilung von Chilomonas paramaecium (Flagellat). a Metaphase, Membran noch vorhanden. b Anaphase. Um den Kern eine Lage von Plasma mit dargestellt. Nach Alexeieff.

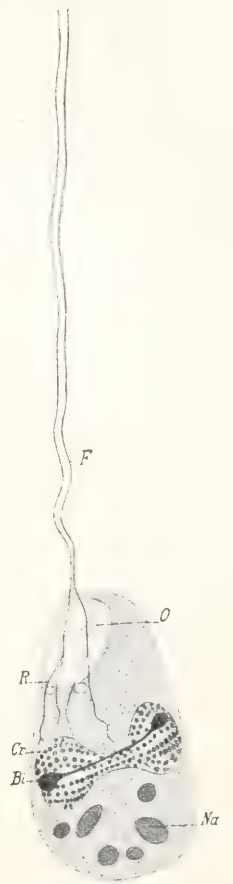


Fig. 167. Teilungsstadium von Thylacomonas compressa (Flagellat). Bi Karyosomhantel, Cr Chromatinkörnerreihen, F Geißel, schon verdoppelt, R Rhizoplasten, O Mund, Na Nahrungsvakuolen. Nach Doflein.



Fig. 166. Kernteilung von Ceratium tripos (Dinoflagellat.). a Prophase, längsgespaltene Chromosomen, b Meta-, c Anaphase. Längsspalt stets zu sehen. Nach Borgert.

Sie bildet den einzigen deutlichen Uebergangstypus zur

6. Amitose vieler Flagellaten (Amoeben?) mit ungeändertem Gerüst und ohne Strahlung,

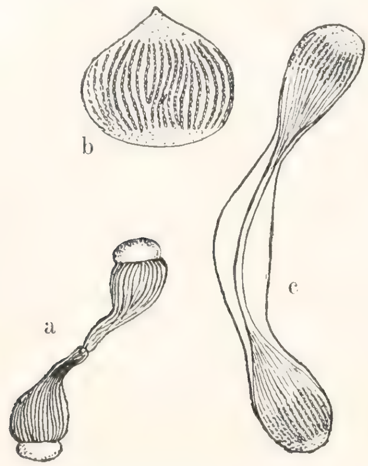


Fig. 168. Kernteilung bei Infusorien. a Makronucleus von Spirochona, b und c Mikronuclei von Paramaecium. In b Polkegel scharf abgesetzt, Chromosomen undeutlich. Nach R. Hertwig. Aus Gurwitsch.

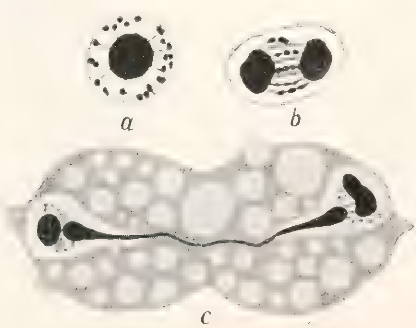


Fig. 169. Kernteilung von Amoeba tachypodia. a und b nur Kern, c ganzes Tier (Telophase). In c Chromatinkörner blasser; stark färbbare Verbindungsspindel aufgetreten. Nach Gläser.

doch im Gegensatz zu Metazoen manchmal mit Nucleocentrum (Fig. 161, 164, 118). Das Karyosom, wenn vorhanden, bleibt erhalten; der „Außenkern" besteht in manchen Fällen nur aus einer Lage Alveolen und tritt im Teilungsbild dann völlig zurück (Fig. 117a).

3b) Die heterotypische Mitose der Reifungsteilungen ist in erster Linie durch die Tetraden charakterisiert, deren Entstehung und Bedeutung wir oben (II 2f) kennen lernten. Sind es lange Schleifen, so können infolge ihrer Neigung zur Spreizung die Ringe (oder dgl.) keine Aequatorialplatte in der üblichen Art bilden, sondern werden stehend an die Spindel gelagert (Fig. 170);

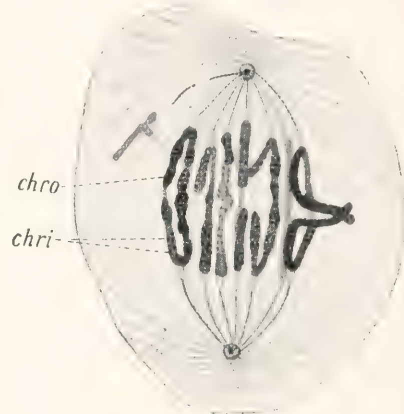


Fig. 170. Heterotypische Mitose einer Spermatocyte von Batrachoseps attenuat. (Amphib.). chro Chromomere, chri Chromiolen darin. Nach Eisen.

oder, wie man sagen kann: eine langdauernde Metakinese tritt auf. Da auch kürzeren Chromosomenformen die gleiche festere Verklebung der Enden zukommt, so sind ähnliche Figuren mit Aneinanderhängen bis zur Anaphase auch dann nichts Seltenes. Es erhält sich aber diese Eigenschaft abklingend oft in den Furchungsmitosen, so daß, auch abgesehen von der Reduktion, eine (physikalische?) Eigenart der Chromosomen für alle diese Teilungen behauptet werden darf.

Die oft dazu tretende abgestutzte Tonnenform bei der Eireifung ist dem Fehlen (oder der Abschwächung) des Centrosoms, das nach der Reifung ja zugrunde geht (III 4), wohl zuzuschreiben (Fig. 138). Doch zeigt auch die Spermatogenese manchmal ungewöhnlich breite Spindeln.

4. **Mehrfachteilung.** Wir sahen schon, durch künstliche Hemmung der Kernteilung bei Weitergehen der Centrenvermehrung läßt sich im Ei eine multipolare Kernteilung erzielen; die Zelle kann zunächst einheitlich bleiben. Vielkernig geworden, zerfällt sie dann aber nicht selten mit einem Male in soviel Teile, wie Kerne resp. Centren vorhanden (multiple Teilung); und die Furchung vermag dadurch sogar unter Umständen in normale Bahnen zurückzugelangen.

Besonders in weißen Blutkörpern (Riesenzellen) lassen sich ähnliche Kernvermehrungen auch am ungeschädigten Tier finden (Fig. 171). Ob folgende Zellteilung bis zur Einkernigkeit hier noch möglich, wird bestritten.

Dagegen ist „Zerfallteilung" der Zelle bei Protozoen (Schizogonie, Conitomie) und manchen Furchungsprozessen (Insekteneier) gewöhnlich. Meist wird dabei der Kern allmählich durch normale Zweiteilung vervielfacht, und nur das Hervortreten sämtlicher Zellgrenzen erfolgt wie mit einem Schlage (Metazoen, Coccidien).

Es ist aber auch, besonders bei Malariaerregern, ein vorausgehender plötzlicher Zerfall des Kerns in Kleinkerne beschrieben, ja lebend beobachtet worden (Schaudinn). Dabei kann die Zahl der entstehenden sich nach der Menge der



a b

Fig. 171. Multipolare Mitosen in Riesenzellen aus der Placenta von Talpa (Maulwurf). a Metaphase, b Prophase. Zellkontur eingetragen. Nach Cauwenberghe.

vorhandenen Karyosomen richten — vielleicht nur, indem diese mechanisch als „Kristallisations"-mittelpunkte wirken. In der schwer beweisbaren Annahme aber, daß in solchen Fällen Vielzahl der Karyosomen (auch sonst häufig!) durch dessen fortgesetzte aktive Zweiteilung zustande gekommen sei, ist solchen Kernen der Name von „polyenergiden" beigelegt worden (Hartmann), um auszudrücken, daß sie ideell schon einer Vielheit entsprächen. Die Potenz freilich zur allmählichen Vervielfachung steckt ja in jedem normalen Kerne.

5. Bedeutung und Grund der Vielheit von Typen. Wie haben wir das Nebeneinandervorkommen so vieler Kernteilungsarten zu verstehen?

5a) Nur über die Bedeutung der Amitose bei den Metazoen sind, und zwar vielfach, Spekulationen angestellt worden. — Sie ist selten im Embryo und bei Regenerationen; häufig z. B. in Leukocyten und verhornenden Zellen — Gebilden, denen wir keine lange Lebensdauer zuschreiben; sie tritt in Menge bei manchen Geschwülsten und anderen pathologischen Prozessen auf; sie führt wohl oft nicht zu Zellteilung: aus derartigen Gründen ist sie als eine Art Degenerationsform der Teilung oft angesehen worden. Und da ihr insbesondere die kenntliche Sorgfalt fehlt, mit der die Mitose das Chromatin genau halbiert, galt sie vielen als ein ungeregelter Vorgang, der die Zelle zu folgender Mitose unfähig macht, was nicht gerade Tod bedeutet, denn viele Körperzellen leben solange, wie das Individuum, dessen Teil sie sind.

Es steht aber jetzt mindestens für eine Alge, Spirogyra, durch Lebendbeobachtung fest, daß nach typischer Amitose sofort vollständige Mitose eintreten kann. Auch Teilungsbilder an Protozoen (Radiolarien), Endstadien der direkten Zellteilung mit gleichzeitigen Prophasezuständen des Kerns, machen ähnliches zum mindesten wahrscheinlich. Aber seit wir wissen, daß auch Kerne, die bei Mitose nur einen Teil der Chromosomengarnitur oder gar Fragmente zugeteilt bekommen haben, weiterhin normale Karyokinese durchmachen, muß die Frage ohnehin nicht mehr lauten: kann der mitotische Vorgang an einem vorher vielleicht ungleichmäßig geteilten Kern sich wieder ausbilden — sondern: führt er noch zu lebensfähiger Zelle? Das ist durch den Spirogyrabefund nicht beantwortet, abgesehen davon, daß die Möglichkeiten für Metazoenzellen nicht ohne weiteres nach dem Verhalten von Protophyten beurteilt werden dürfen.

Es ist bis jetzt unmöglich, für die Metazoen einen Entscheid zu treffen. Amitosen am Embryo, also bei jungen Zellen, sind z. B. in Normoblasten (Bildungsstadien roter Blutkörper) oft gesehen: — wir wissen gleichwohl nicht, ob es nicht deren letzte Teilung bedeutet. Amitosenähnliche Bilder, häufig in manchen Embryonen, fehlen anderen Individuen, könnten krankhaft sein. Nicht immer zeigen sie überhaupt in Wahrheit direkte Kernteilung an — die beiden Kerne der Figur 172 z. B. dürften einer Mitose mit

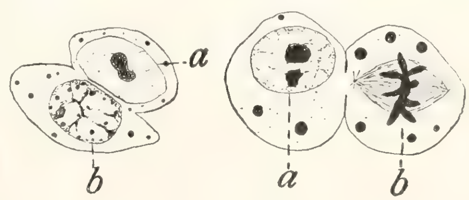


Fig. 172. Paare nicht völlig voneinander abgeschnürter Tochterzellen aus dem Mesoderm des Taubenembryos von 7 Tagen, deren eine (b) beidemal in Mitose oder Vorstadien dazu befindlich. Nach Patterson.

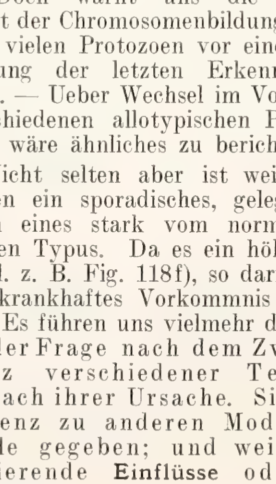
ausgebliebener Zellteilung entstammen: jene für amitotische Endstadien so charakteristische Centrenstellung zwischen den Kernen ist leider in solchen Fällen noch nirgends kontrolliert worden. An Zellen der Keimbahn, Urei- und Ursamenzellen, deren spätere mitotische Teilung a priori sicher wäre, ist bei Insekten Kernfragmentierung neuerdings mehrfach angetroffen worden (Knoche, Wiemann u. a.); doch ist Zelldegeneration in den Keimdrüsen zu gewöhnlich, um den Beweis für Bildung funktionsfähiger Geschlechtszellen auf diesem Weg schon für geliefert zu halten. Völliges Fehlen von Mitosen in jungen Gonaden, zugunsten der Annahme ihrer Entstehung durch Amitose angeführt, ist allerdings häufig, scheint aber darauf zu schieben, daß Teilung hier zu bestimmten Tageszeiten nur (gegen Morgen bei nachts fressenden Tieren) und rasch (in $^1/_4$ statt der 3 bis 5 Stunden einer normalen

Salamanderhautmitose) verlaufen, wohl auch beim Töten der Tiere noch zu Ende eilen können (s. IV 1 b *a*).

Während die physiologische Normalität des amitotischen Vorganges nach alledem also allmählich sichergestellt wurde, wird man in seiner Wertung hinsichtlich der Fähigkeit zur Erzeugung späterer Zellgenerationen schwankend sein.

5b) Dies Bild ändert sich bei den Protozoen. Hier stehen in einer Gattung zusammen oft Species mit Chromosomen und Spindel, und andere, die ebenso regelmäßig nur Amitosen bei den gleichen Teilungsschritten aufweisen (z. B. Trypanosoma). Sogar ein und dieselbe Species zeigt nicht selten, etwa zwischen aufeinanderfolgenden Schizogonieteilungen bei Coccidien, allmähliche Verschiebung eines mitotischen Teilungsmodus zur Amitose — ein späteres Glied der Generationsfolge kehrt zur Karyokinese zurück. Hier kann von Ungleichwertigkeit in irgendeiner Beziehung gegenüber der Mitose nicht die Rede sein. Doch warnt uns die Undurchsichtigkeit der Chromosomenbildungsverhältnisse bei vielen Protozoen vor einer Verallgemeinerung der letzten Erkenntnis für Metazoen. — Ueber Wechsel im Vorkommen der verschiedenen allotypischen Protozoenteilungen wäre ähnliches zu berichten.

5c) Nicht selten aber ist weiter unter Einzelligen ein sporadisches, gelegentliches Auftreten eines stark vom normalen abweichenden Typus. Da es ein höherer sein kann (vgl. z. B. Fig. 118f), so darf es nicht für ein krankhaftes Vorkommnis gehalten werden. Es führen uns vielmehr diese Fälle ab von der Frage nach dem Zweck der Existenz verschiedener Teilmodi zu der nach ihrer Ursache. Sie zeigen die Potenz zu anderen Modi als in der Zelle gegeben; und weisen auf modifizierende **Einflüsse** oder **Auslösungen** hin.



a *b*

Fig. 173. Erste Furchungsteilung von Strongylocentrotus liv. (Seeigel), durch Aufenthalt des Eies in hypertonischer Lösung (Seewasser + NaCl-Zusatz) dem amitotischen Typus genähert. Nach Konopacki.

Deren Natur wäre uns noch unbekannt. Durch Kälte und hypertonische Lösungen sind bei Metazoen experimentell Amitosen, wenn auch nicht reinen Typs, an die Stelle der normalen Teilung gesetzt worden (Fig. 173); Aether und Wärme verändern die Form der Mitose, ohne ihre Hauptkennzeichen zu beseitigen. Indessen sind schädigende Wirkungen bei alledem unverkennbar, — Versuchsanordnungen ohne solche sind noch nicht möglich für uns. Ehe wir vom Stoffwechsel der Zelle einige Kenntnis haben, werden wir die inneren Verkettungen und die Verursachungen kaum verstehen lernen.

Literatur. *Lehrbücher:* ***Gurwitsch,*** *Morphologie und Biologie der Zelle. Jena 1904.* — ***E. B. Wilson,*** *The cell in development and inheritance, 2. Aufl., 1904.* — ***O. Hertwig,*** *Allgemeine Biologie, 4. Aufl. Jena 1912.* — ***Prenant, Bouin et Maillard,*** *Traité d'histologie. I. Cytologie. Paris 1904.* — ***R. S. Bergh,*** *Vorlesungen über die Zelle usw. (Einführend). Wiesbaden 1894.* — ***M. Heidenhain,*** *Plasma u. Zelle. Jena 1907 bis 1911.* — ***V. Haecker,*** *Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre. Jena 1899.* — ***K. C. Schneider,*** *Lehrbuch d. vergleich. Histologie. Jena 1902.* — ***Derselbe,*** *„Praktikum". Jena 1912.* — ***Gurwitsch,*** *Vorlesungen über allgemeine Histologie. Jena 1913.* — *Keimzellen:* ***Waldeyer,*** *Die Geschlechtszellen. In O. Hertwigs Handbuch der Entwickelungsgeschichte Bd. I. Jena 1903.* — ***Korschelt und Heider,*** *Vergleichende Entwickelungsgeschichte der Wirbellosen. Allgemeiner Teil, 1. u. 2. Lieferung. Jena 1902 bis 1903.* — ***V. Haecker,*** *Allgem. Vererbungslehre, 2. Aufl. Braunschweig 1912.* — *Protozoen:* ***O. Bütschli,*** *Protozoen. In Bronns Klassen und Ordnungen, 1880 bis 1889.* — ***A. Lang,*** *Handb. d. vergleich. Morphologie, Abteilung Protozoen. Bearbeitet von* ***M. Lühe.*** *Jena 1913.* — ***F. Doflein,*** *Lehrbuch der Protozoenkunde, 3. Aufl. Jena 1913.* — *Physiologie:* ***Verworn,*** *Allgemeine Physiologie, 5. Aufl. Jena 1909.* — ***Höber,*** *Physikalische Chemie der Zelle usw., 3. Aufl. Leipzig 1911.* — ***Oppenheimer,*** *Handbuch d. Biochemie, II 1, Biochemie der Zelle. Jena 1910.* — ***Cohnheim,*** *Chemie der Eiweißkörper, 3. Aufl. Braunschweig 1911.*

Zur ergänzenden Einführung in Teilgebiete (und deren Literatur) geeignete Originalarbeiten und Referate:

I. ***Cytoplasma,*** *Physiko-chemisch:* ***Zangger,*** *Membranen und Membranfunktionen, Ergebn. d. Physiologie, Bd. 7, 1908.* — ***Warburg,*** *Ueber d. Wirksamkeit der Strukturen auf die chemischen Vorgänge in Zellen. Jena 1913.* — ***Botazzi,*** *Osmot. Druck u. elektr. Leitfähigkeit d. Flüssigkeiten d. einzelligen, pflanzl. und tier. Organismen, Ref. Ergebn. Physiol., Bd. 7, 1908.* — ***C. Herbst,*** *Ueber d. z. Entwickelung d. Seeigellarven notwendigen anorganischen Stoffe usw., Arch. Entwickelungsmechanik, Bd. 5, 7, 11, 17, 1897, 1901, 1904.* — ***Michaelis,*** *Dynamik d. Oberflächen. Dresden 1909.* — ***Rhumbler,*** *Das Protoplasma als physikal. System, Ergebn. d. Physiol., Bd. 14, 1914.* — *Bewegung:* ***Ma-***

callum, *Oberflächensprung und Lebenserscheinungen, Ref. Ergebn. Physiol., Bd.* **11**, *1911.* — ***Rhumbler***, *Z. Theorie d. Oberflächenkräfte d. Amöben, Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie. Bd.* 83, *1905.* — ***Pütter***, *Die Flimmerbewegung, Ref. Ergebn. d. Physiol., Bd.* 2, *1904.* — ***Jennings***, *Das Verhalten d. niederen Organismen unter natürlichen u. experimentellen Bedingungen, Uebersetzt v. Mangold, 1910.* — *Struktur:* ***Bütschli***, *Untersuch. ü. mikroskopische Schäume u. das Protoplasma. Leipzig 1892.* — *Granula:* ***R. Heidenhain***, *Physiologie d. Absonderungsvorgänge, in Handbuch d. Physiol. v. Hermann, 1880.* — ***Metzner***, *Die histolog. Veränderungen der Drüsen bei ihrer Tätigkeit, aus Nagels Handbuch d. Physiol., 1907.* — ***Oppel***, *Lehrbuch d. vergleich. mikroskop. Anat. d. Wirbeltiere, I bis III. Jena 1896 bis 1900.* — ***Garnier***, *Structure et fonctionnement d. cellules glandulaires, Journ. d'anatomie, 1899.* — *Chondriom:* ***Benda***, *Die Mitochondrien, Ref. Ergebn. Anat. u. Entwickelungsgeschichte, Bd.* **12**, *1902 bis 1903.* — ***Mewes***, *Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen, Arch. f. mikrosk. Anat., Bd.* **72**, *1908.* — ***Duesberg***, *Die Plastosomen usw., Ref. in Ergebn. d. Anat. u. Entwickelungsgesch., 1912.* — ***J. Nusbaum***, *Ueber d. sog. inneren Golgischen Netzapparat u. s. Verhältnis zu d. Mitochondr., Chromidien usw., Arch. f. Zellforsch., Bd.* **10**, *1913.* — ***Koltzoff***, *Studien ü. d. Gestalt der Zelle, I, Arch. mikr. Anat., Bd.* 67, *1906; II, Arch. f. Zellforsch., Bd.* 2, *1908.* — *II. Kern:* ***Flemming***, *Zellsubstanz, Kern- u. Zellteilung. Leipzig 1882.* — ***Derselbe***, *Ueber Unsichtbarkeit lebender Kernstrukturen, Anat. Anz, Bd.* 7, *1892.* — ***Derselbe***, *Ref. über „Zelle", Ergebn. Anat. u. Entwickelungsgesch., 1895 bis 1898.* — *Chemismus:* ***Kossel***, *Ueber d. chemische Zusammensetzung d. Zelle, Dubois-Reymonds Archiv, 1891.* — ***Derselbe***, *Weitere Mitteilungen ü. Proteine d. Fischspermien, Sitzungsber. Heidelberg. Akad. Wiss., Math.-Naturw. Kl., 1913.* — ***Heine***, *Mikrochemie der Mitose, Hoppe-Seylers Zeitschr. f. physiol. Chemie, Bd.* **21**, *1896.* — ***E. Zacharias***, *D. chemische Beschaffenheit von Protoplasma u. Zellkern, Progressus rei botanici, Bd.* 3, *1909.* — ***Macallum***, *Mikrochemie in d. biologischen Forschung, Ref. Ergebn. Physiol., Bd.* 7, *1908.* — *Chromosomen:* ***Boveri***, *Ergebnisse über d. Konstitution der chromatischen Subst. d. Zellkerns. Jena 1904.* — ***Derselbe***, *Zellstudien 1 bis 3 u. 6, 1887, 1888, 1890 u. 1907. Jena.* ***Derselbe***, *D. Blastomerenkerne v. Ascaris u. d. Theorie d. Individualität, Arch. f. Zellforschg. Bd.* 3, *1909.* — ***Baltzer***, *D. Chromos. v. Strongylocentrotus usw., Arch. Zellforschg., Bd.* 2, *1909.* — ***Bonnevie***, *Chromosomenstud., I, Arch. Zellforschg., Bd.* **1**, *1908; II, Arch. Zellforsch., Bd.* 2, *1909 (Heterotypie); III, Arch. Zellforsch., Bd.* 6, *1911.* — ***Vejdovsky***, *Zum Problem d. Vererbungsträger. Prag 1912.* — *Synapsis:* ***A. und K. E. Schreiner***, *Neue Studien ü. d. Chromatinreifung d. Geschlechtszellen I u. II, Arch. Biologie, Tome* **22**, *1906.* — ***Wilson***, *Studies on chromosomes, VIII, Journ. of experiment. Zool., Vol.* 13, *1912.* — ***Haecker***, *D. Chromos. als angenommene Vererbungsträger, Ergebnisse und Fortschritte d. Zool., Bd.* **1**, *1907.* — ***Lubosch***, *Stand d. Lehre von der Eireifung, Verh. Anat. Ges.,* 26, *1912.* — *Idiochromosomen usw.:* ***F. B. Wilson***, *Stud. on chromos III, V, VIII, J. exper. Zool., Vol.* 3, 6, 13 *(1906, 1909, 1912).* — ***Goldschmidt***, *Heterochromos. u. Geschlechtsbestimm., Arch. Zellf., Bd.* 6, *1911.* — *Nucleol:* ***Carnoy et Lebrun***, *La vesicule geriminative ch. l. Batraciens, I, La Cellule, Tome* **12**, *1897.* — ***O. Hertwig***, *Beitr. z. Kenntnis d. Bildung usw. d. tier. Eies, I—III, Morpholog. Jahrb., Bd.* 1, 3, 4, *1875 bis 1878.* — ***Rhumbler***, *Ueber Entstehg. u. Bedeutung der . . . Nukleolen (Prot., Ei), Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd.* 56, *1893.* — ***Albrecht***, *Physik. Fragen d. Zellpathologie, I, D. physik. Bau d. Nukleol. Ergebn. d. allgem. Pathologie, Bd.* 6 *(über 1899).* — *Membran usw.:* ***Derselbe***, *Physik. Fragen d. Zellpathol. II, D. physik. Bau d. Zellkerns. Ergebn. Path., Jg. 7 (über 1900).* — ***Derselbe***, *Experiment. Unters. über d. Kernmembran, Zieglers Beitr. z. pathol. Anat., 1903.* — *Kern und Plasma:* ***Korschelt***, *Beitr. z. Anat. u. Physiol. d. Zellkerns, Zool. Jahrb. Abt. f. Anat., Bd.* 3, *1889.* — ***Unna***, *Reduktionsorte u. O_2-Orte usw., Arch. mikrosk. Anat., Bd.* 78, *1911.* — ***R. Hertwig***, *Ueber Korrelation v. Zell- u. Kerngröße, Biolog. Centralblatt, Bd.* 23, *1903.* — ***Derselbe***, *Neue Probleme d. Zellenlehre, Arch. Zellforsch., Bd.* **1**, *1908.* — ***Godlewski***, *Plasma u. Kernsubst., Arch. Entwickelungsmech., Bd.* 26, *1908.* — ***Boveri***, *Zellstud.,* 5. *Jena 1905.* — ***Conklin***, *Cell size a. nuclear size, J. exper. Zool., Vol.* **12**, *1912.* — *III.* ***Cytocentrum:*** ***Boveri***, *Zellstud.* 4: *Ueber d. Natur d. Centrosomen. Jena 1900.* — ***Vejdovsky und Mrázek***, *Umbildung des Cytoplasma während d. Befruchtung u. Zellteilg., Arch. mikr. Anat., Bd.* 62, *1903.* — ***Schockaert***, *L'ovogénèse etc. ch. Thysanozoon Brocchi, La Cellule, T. 18 u. 20, 1901 u. 1902.* — *Diplosomen:* ***K. W. Zimmermann***, *Beitr. z. Kenntnis einiger Drüsen u. Epithelien, Arch. mikr. Anat., Bd.* 52, *1898.* — *Spermocentrum:* ***Mewes***, *Strukt. u. Histogen. d. Samenfäden v. Salam., Arch. mikr. Anat., Bd.* 50, *1897.* — ***Derselbe***, *Ueber oligopyrene und apyrene Spermien usw., Arch. mikr. Anat., Bd.* 61, *1902.* — *Nukleocentrum:* ***Brauer***, *Z. Kenntnis d. Spermatogenese v. Ascaris meg., Arch. mikr. Anat., Bd.* 42, *1893.* — ***R. Hertwig***, *Ueber Kernteilung usw. v. Actinosphaerium, Abhandl. Bayer. Akad. Wiss., Math.-Phys. Klasse, Bd.* 19, *1898.* — *Basalkörper:* ***Maier***, *Ueber d. feineren Bau d. Wimperapp. d. Infusorien, Arch. Prot.-Kunde, Bd.* 2, *1903.* — *Cytaster:* ***Wilson***, *Experim. Stud. in cytology I—III, Arch. Entw.-Mech.,* 12 *u.* 13, *1901.* — *IV.* ***Zellteilung: Flemming*** *s. o. Kern.* — ***Boveri***, *Zellstud. I—III s. o. Kern.* — *Mitose:* ***Drüner***, *Studien ü. d. Mechanismus d. Zellteilung, Jenaische Zeitschr., Bd.* 29, *1895.* — ***Mewes***, *Referate über Zellteilung Ergebn. Anat. u. Entw.-Gesch., 1897, 1898.* — ***Bonnevie***, *Rolle d. Centralspindel bei d. indirekt. Teilg., Arch. Zellforsch., Bd.* 5, *1909.* — ***Bataillon***, *Contrib. à l'analyse expér. d. phénomènes karyocinétiques, Arch. Entw.-Mech., Bd.* 30 *I, 1910.* — ***Kautzsch***, *Studien ü. Entwickelungsanomalien bei Ascaris, I. Arch. Zellf., Bd.* 8; *II., Arch. Entw.-Mech., Bd.* 35, *1912.* — ***Ziegler***, *Experiment. Stud. ü. d. Zellteilung I—III, Arch. Entw.-Mech.,* 6 *u.* 7, *1898.* — ***Rhumbler***, *Versuch e. mechan. Erklärung d. indir. Zellteilg. I, Arch. Entw.-Mech., Bd.* 3, *1896.* — ***Derselbe***, *Mechan. Erklärung d. Aehnlichkeit zw. magnet.*

Kraftlinien usw., Arch. Entw.-Mech., Bd. **16**, *190[illegible].* — **R. Lillie.** *Membranes in Mitosis. Journ. of Morpholog., V.* **22**, *1911.* — *Protozoen:* **Chatton,** *Essai s. l. struct. du noyau et l. mitose ch. l. Amoebiens, Arch. zool. expér., 5 sér., Tome.* **5**, *1910. Im übrigen s. Lehrbücher von* **Lang** *und von* **Doflein.** — *Amitose:* **Maximow,** *Amitose in embryonalen Geweben bei Säugern, Anat. Anzeiger, Bd.* **33**, *1908.* — *Vielpoligkeit:* **Kostanecki,** *Künstl. parthenogenet. Entwickelung b. Mactra, Arch. mikr. An., Bd.* **72**, *1908.*

L. Brüel.

Zellphysiologie.

I. Bedeutung der Zellphysiologie. II. Methoden der Zellphysiologie. III. Die Lebensvorgänge in der Zelle. A. Der Stoffwechsel der Zelle. 1. Die physiologische Bedeutung der Inhaltsbestandteile des Zellkörpers. 2. Der Ruhestoffwechsel der Zelle. 3. Der Reizstoffwechsel der Zelle. 4. Hypothesen über den Mechanismus des Stoffwechsels. B. Der Energieumsatz der Zelle. 1. Die Energiezufuhr. 2. Die Energieabgabe der Zelle. C. Die Formbildungsvorgänge der Zelle.

I. Bedeutung der Zellphysiologie.

Die Zellphysiologie nimmt unter sämtlichen Gebieten der Physiologie insofern eine eigenartige Stellung ein, als sie gewissermaßen die Grundlage aller einzelnen Gebiete der Physiologie bildet.

Seitdem die Zelle durch die Begründung der Zellenlehre von Schleiden auf pflanzlichem und von Schwann auf tierischem Gebiet als der Elementarbaustein aller Organismen erkannt worden ist, hat die Zelle für die Erforschung des Lebens in allen Zweigen der Biologie eine fundamentale Bedeutung gewonnen. Diese Erkenntnis hat begreiflicherweise zuerst auf den morphologischen Gebieten der Botanik, Zoologie und menschlichen Anatomie ihre Früchte getragen. Erst später ist sie von Rudolph Virchow der Pathologie nutzbar gemacht worden seit der Veröffentlichung seiner epochemachenden „Zellularpathologie" (1. Aufl. 1858). Noch viel später ist die Bedeutung der zellularen Denk- und Forschungsweise erkannt worden in der Physiologie, und manche biologischen Gebiete, wie die Pharmakologie und Toxikologie, haben noch heute kaum begonnen, sich zellular zu vertiefen. Auf die Dauer aber kann sich keine biologische Forschungsrichtung mehr der Forderung einer zellularen Vertiefung verschließen, denn diese tritt mit unerbittlicher Logik auf. Wenn daher die Physiologie in der Erklärung der Lebensäußerungen ihre Aufgabe sieht, so kann sie dieses Ziel nur vollständig erreichen, indem sie die Probleme des Lebens bis in die Zelle verfolgt, denn die Zelle ist der Herd des Lebens in jedem Organismus und nur in den Zellen eines Organismus allein brennt das Feuer des Lebens selbst. Wir kennen lebendige Substanz nur in der Form von Zellen. Auch die Lebensäußerungen der Organe und Organsysteme werden immer nur verständlich, wenn man die Lebensvorgänge in den Zellen kennt, die sie zusammensetzen, denn das Leben des genannten Organismus ist nur eine Resultante aus den Lebensvorgängen in seinen zahllosen verschiedenen Zellformen. Es verlangt also die Physiologie in letzter Instanz immer eine zellularphysiologische Behandlung jedes auch noch so speziellen Problems.

Aber noch in einem anderen Sinne hat die Zellphysiologie eine fundamentale Bedeutung für die physiologische Forschung. Wenn die Aufgabe der Physiologie in der Erforschung der Lebensäußerungen besteht, dann hat die allgemeine Physiologie das Ziel, diejenigen Vorgänge zu ermitteln, die allen Organismen gemeinsam sind. Auf diese Weise gewinnt die allgemeine Physiologie gewissermaßen ein allgemeines Schema des Lebensprozesses, in dem nur die überall konstant vorhandenen Glieder enthalten sind. Ein solches allgemeingültiges Schema kann aber nur gewonnen werden durch eine vergleichende Physiologie der Zelle, denn nur die Zelle ist der allgemeine Sitz der Lebensvorgänge, und nur durch Vergleichung der verschiedensten Zellformen hinsichtlich ihrer Lebensprozesse kann entschieden werden, welche Glieder speziell Eigentum dieser und jener Zellform oder dieser und jener kleinen oder großen Gruppe von Zellformen und welche Glieder Allgemeingut aller lebendigen Zellen sind. Ein solches allgemeingültiges Schema des Lebensvorgangs hat aber wieder einen unschätzbaren Wert für jede spezielle physiologische Untersuchung, denn es gestattet in jedem einzelnen Falle sofort eine Orientierung über das physiologische Geschehen in dem speziellen Objekt bis zu einem weitgehenden Maße. Darin liegt die große zentrale Bedeutung der Zellphysiologie und es ist demnach klar, daß in demselben Grade, wie die Erforschung der allgemeinen Lebensvorgänge in der Zelle sich entwickelt, in dem gleichen Grade auch alle speziellen Probleme der Physiologie gefördert werden.

II. Die Methoden der Zellphysiologie.

Als Objekte kommen nach dem Gesagten für zellphysiologische Untersuchungen die zahllosen Zellformen aller drei großen organischen Reiche in Betracht, die Gewebezellen der Pflanzen und Tiere sowohl wie die

Protisten, deren Körper eine einzige, selbständige, freilebende Zelle vorstellt.

Als Untersuchungsmethode kann für das Studium des Zellebens prinzipiell selbstverständlich jede wissenschaftliche Methode Anwendung finden, die überhaupt für physiologische Zwecke brauchbar ist. Es sind also die allgemeinen physikalischen und chemischen, operativen und mikroskopischen Methoden der Physiologie zu berücksichtigen, die bereits an anderer Stelle erwähnt sind (vgl. den Artikel „Physiologie"). Dabei entstehen aber für die Anwendung dieser Methoden auf die Zellforschung große Schwierigkeiten aus der geringen Größe des Objektes. Die Größe der einzelnen Zelle bewegt sich in der Regel an der Grenze der Sichtbarkeit für das unbewaffnete Auge. Nur selten einmal sind einzelne Zellen bedeutend größer, wie z. B. große Meeresrhizopoden, wie Orbitolites und andere, oder gewisse Algen, wie Caulerpa usw. In diesen Zellen aber haben wir es immer schon mit Formen zu tun, die in ihrem Protoplasma zahlreiche Zellkerne beherbergen. Um die durch die Kleinheit des Objektes bedingten Schwierigkeiten beim Experimentieren zu überwinden, stehen verschiedene Wege offen. Der eine ist die Anwendung des Mikroskops. Diese gestattet eine ganze Anzahl von experimentellen Hilfsmitteln direkt für Untersuchungen an der einzelnen Zelle nutzbar zu machen. Aber auch das hat seine Grenze. Der andere Weg besteht in der Benutzung großer Massen von gleichartigen Zellen, sei es, daß man einzellige Organismen wie Infusorien, Leukocyten, Hefezellen, Spermatozoen, Eizellen usw., die man leicht in beliebigen Quantitäten beschaffen kann, in genügender Individuenzahl für die Untersuchung verwendet, sei es, daß man überlebende Gewebestücke, die aus gleichartigen Zellen bestehen, in genügender Größe benutzt, um makroskopische Untersuchungsmethoden an ihnen anwenden zu können. Ein dritter Weg schließlich wendet sich an bestimmte Zellen oder Zellgruppen des vielzelligen Organismus in seinem intakten Zustande. Er besteht in der Benutzung der normalen physiologischen Zugangsstraßen wie der Bahnen des Nervensystems und der Blut- oder Lymphgefäße für die Applikation der experimentellen Hilfsmittel auf die betreffenden Gewebezellen. So stehen doch immerhin einige große Wege offen, um mit den speziellen Untersuchungsmethoden der Physiologie an die einzelnen Gewebezellen heranzukommen. Allerdings gehört bei Beschreitung des letzteren Weges oft die mühevollste und vorsichtigste Prüfung dazu, um kritisch zu entscheiden, ob die experimentell studierten Vorgänge gerade in der entsprechenden Zellgruppe sich abspielen, ob sie hier allein ihren Sitz haben oder ob und wieviel andere Gewebe oder Organe an ihrem Zustandekommen beteiligt sind. Indessen diese Schwierigkeiten sind es, auf die wir bei der physiologischen Experimentalforschung auch sonst so häufig stoßen und die wir nur immer mit vorsichtigster Kritik und größter Geduld allmählich zu überwinden imstande sind.

Diesen großen Wegen, auf denen wir zu der Zelle und ihrem Lebensvorgange Zugang gewinnen, reihen sich die eigentlichen großen Experimentalmethoden der Physiologie an.

Zunächst können wir unter Verwendung des Mikroskops operativ, also mikrovivisektorisch an der Zelle arbeiten, nach genau denselben allgemeinen Gesichtspunkten, die uns bei vivisektorischen Operationen am großen vielzelligen Organismus leiten. Für solche Versuche bieten sich als ausgezeichnete Objekte die großen freilebenden Rhizopoden- und Infusorienzellen an. Die Gewebezellen der Pflanzen und Tiere sind für diese Zwecke weniger geeignet und daher bisher noch nicht benutzt worden. Mittels kleiner, äußerst dünn und scharf geschliffener Messer ist es bei einiger Uebung und Geschicklichkeit nicht allzuschwer, von geeigneten Infusorienzellen ganz bestimmte Teile des Zellkörpers abzuschneiden. Man kann dann die Stücke mittels feiner Kapillarröhren aus ihrer Umgebung isolieren und in einem reinen Medium weiter beobachten. So sind namentlich unsere Kenntnisse über die physiologische Bedeutung des Zellkerns gewonnen und die Bedingungen der Regeneration, Zellteilung, Verdauung, Sekretion und Bewegung der Zelle studiert worden in zahlreichen Arbeiten von Nußbaum, Gruber, Maupas, Balbiani, Verworn, Hofer, Stolč, Frank Lillie u. a.

Sodann sind einzellige Organismen sowohl wie Gewebezellen auf den genannten Wegen dem Reizexperiment zugänglich, das ja das A und O der experimentalphysiologischen Methoden bildet. So können die allgemeinen Gesetzmäßigkeiten der Reizwirkungen studiert werden, unter Anwendung chemischer, osmotischer, thermischer, mechanischer, photischer und vor allem elektrischer Reize, welche letzteren sich in der Experimentalphysiologie zu den Reizen par excellence entwickelt haben. Das Studium der Reizwirkungen hat uns die wichtigsten Aufschlüsse über das Geschehen in der Zelle geliefert. Außer den allgemeinen Reizwirkungen der Erregung und Lähmung sind, besonders an eizelligen Organismen, die interessanten und biologisch so wichtigen Wirkungen einseitig wirkender Reize auf die Bewegungsrichtung der freibeweglichen Organismen, die sogenannten Tropismen

oder Taxien, wie die Chemo-, Baro-, Thermo-, Photo-, Geo-, Galvanotaxis usw. aufgefunden und eingehend analysiert worden von Engelmann, Stahl, Pfeffer, Strasburger, Verworn, Jennings, Massart, Pütter, Mendelssohn, Ludloff, Wallengren und zahllosen anderen.

Schließlich ist die chemische Methodik in weitgehendem Umfange für das Studium der Zelle verwendet worden. Sowohl die einzelne freilebende Zelle als auch größere Zellmassen und einheitliche Gewebestücke haben zu solchen Untersuchungen gedient. Zunächst ist die Frage nach der chemischen Zusammensetzung der Zelle verschiedener Herkunft an Gewebemassen studiert worden, die für den Zweck der Untersuchung abgetötet werden mußten. Dabei gewinnt man selbstverständlich kein genaues Bild von der Zusammensetzung der lebendigen Zelle, denn viele chemische Inhaltsbestandteile der lebendigen Zelle verändern sich oder verschwinden als solche bereits beim Absterben. Der Tod selbst besteht ja in chemischen Veränderungen der lebendigen Substanz. Dennoch sind auf diesem Wege viele wichtige Einblicke in den Aufbau der Zelle gewonnen worden namentlich durch die Untersuchungen von Miescher, Kossel, Thudichum, Halliburton und zahlreicher anderer physiologischer Chemiker. Aber man hat auch die Veränderungen der Zellen, welche mit dem Tode eintreten, möglichst einzuschränken gesucht, indem man sie durch Kälte verzögerte. So hat Kühne zuerst Froschmuskeln einfrieren lassen und dann bei niedriger Temperatur zu Schnee zerrieben, um einen Preßsaft zu gewinnen, der noch möglichst den chemischen Verhältnissen während des Lebens entsprach. Diese Methode ist seitdem mehrfach verwendet worden, namentlich nachdem die neuere Technik in der flüssigen Luft und dem flüssigen Wasserstoff Mittel zur Verfügung gestellt hat, um sehr niedrige Temperaturen zu erzielen. So hat z. B. Macfadyen die intrazellularen Toxine und Enzyme der Bakterien aus den in gefrorenem Zustande zerriebenen Bakterienleibern gewonnen. An die Seite der makrochemischen Untersuchung des zerriebenen Zellenbreies ist aber auch vielfach die mikrochemische Analyse getreten, bei der man am mikroskopischen Zellpräparat chemische Reaktionen ausführt. Schon ein Teil der Färbemethoden der mikroskopischen Technik zur Sichtbarmachung bestimmter Inhaltsbestandteile, wie z. B. Stärke-, Glykogen-, Fettfärbungen usw. beruht auf chemischen Reaktionen, wenn es auch von dem größten Teil der Färbemethoden, die zur Darstellung bestimmter Kern- und Protoplasmastrukturen dienen, trotz unzähliger Bemühungen noch immer zweifelhaft bleibt, wieweit sie auf physikalischen und wie weit sie auf chemischen Vorgängen beruhen. In größerem Umfange hat besonders Macallum mikrochemische Methoden ausgearbeitet zum Nachweis der Lokalisation von Eisen-, Phosphor- und anderen Verbindungen innerhalb des Zellkörpers. In neuerer Zeit ist den Bemühungen von Unna und Walter Schultze der wichtige Nachweis der Lokalisation von Sauerstoffüberträgern (Oxydasen) und Sauerstoffdepots in den verschiedensten Zellen mit Methylenblau- und Indophenolblaupräparaten gelungen. Aber auch die Sauerstoffzehrung der lebendigen Zelle ist an einzelligen Organismen und an kernlosen überlebenden Protoplasmastücken von Zellen durch Erstickungs- und Erholungsversuche von Verworn in der Gaskammer nachgewiesen worden. Ueberhaupt ist gerade der Gaswechsel der Zelle namentlich an überlebenden Gewebestücken wie Muskeln, Drüsen und Nerven am eingehendsten untersucht worden. In gewissem Umfange sind schließlich auch an großen Massen von gleichartigen einzelligen Organismen Stoffwechseluntersuchungen angestellt worden, in neuerer Zeit besonders von Rubner an lebenden Hefezellen.

Als Indikatoren für die Reizwirkungen dienen dabei an einzelligen Organismen namentlich die Bewegungsvorgänge, wie ja auch seit alter Zeit im komplizierten Organismus des Tieres besonders die Bewegungsreaktionen immer einen Hauptindikator bei allen Reizstudien gebildet haben. Ein anderer Indikator für die Vorgänge in der lebendigen Substanz der in neuerer Zeit eine immer größere Bedeutung gewonnen hat, die Elektrizitätsproduktion, für deren Nachweis uns heute im Kapillarelektrometer, Saitengalvanometer, Oszillographen die empfindlichsten Instrumente zu Gebote stehen, ist für die einzelne, freilebende Zelle wegen ihrer geringen Dimensionen heute noch nicht anwendbar, findet aber die weiteste Verwendung und ist von unschätzbarem Wert für Gewebemassen, die aus gleichartigen Zellen bestehen. Aus der Steigerung und Abnahme, Form und Dauer der Elektrizitätsproduktion unter dem Einfluß experimentell gestellter Bedingungen lassen sich bei kritischer Verwendung dieser Methode und in Kombination mit anderweitigen Erfahrungen zwar keine Aufschlüsse über das qualitative Geschehen, dagegen sehr wichtige Schlüsse auf das Geschehen in den Zellen dieser Gewebe in quantitativer Hinsicht gewinnen. So sind namentlich schon seit längerer Zeit mit diesen Indikatoren die Wirkungen der Reize in den Muskelzellen, Nervenzellen, Drüsenzellen in ausgedehntem Umfange erforscht worden. Für

die Untersuchung des Stoffwechsels der Zellen dienen an einzelligen Organismen besonders mikrochemische Farbenreaktionen, durch die man das Auftreten oder den Verbrauch bestimmter Stoffe unter gewissen äußeren, experimentell hergestellten Bedingungen erkennen kann. Bei größeren Massen von einzelligen Organismen, wie z. B. bei Hefezellen, Infusorien, Leukocyten usw. sind bereits die makroskopischen Indikatoren anwendbar, die auch für Stoffwechseluntersuchungen an größeren Gewebestücken oder ganzen Metazoen allgemein benutzt zu werden pflegen, also die quantitativen chemischen Methoden zur Analyse des Gaswechsels (Sauerstoffverbrauch und Kohlensäureproduktion) und zur Analyse der zugeführten Nahrungsstoffe und abgegebenen Exkrete und Sekrete.

Selbstverständlich sind mit dieser kurzen Uebersicht durchaus nicht alle Methoden, die zur Erforschung des Zellebens zur Verfügung stehen, erschöpft, und die fortschreitende Forschung fügt andauernd neue Methoden den alten hinzu.

III. Die Lebensvorgänge in der Zelle.

Entsprechend den drei verschiedenen Seiten, nach denen das objektive Geschehen in der Welt überhaupt betrachtet zu werden pflegt, kann auch das Leben untersucht werden als Stoffwechsel, als Energieumsatz und als Formbildungsvorgang. Es ist dabei selbstverständlich im Auge zu behalten, daß diese verschiedenen Seiten nicht ebensoviele nebeneinander bestehende Gruppen von Vorgängen vorstellen, sondern einen und denselben Vorgang, der nur mit verschiedenen Indikatoren studiert wird, in einem Falle mit chemischen, im anderen mit energetischen, im dritten mit morphologischen Methoden.

A. Der Stoffwechsel der Zelle.

1. Die physiologische Bedeutung der Inhaltsbestandteile des Zellkörpers. Unter den Inhaltsbestandteilen der Zelle können die allgemeinen von den speziellen unterschieden werden.

Allgemeine Zellbestandteile aller Zellen sind das Protoplasma und der Zellkern. Ob kernlose Zellen im eigentlichen Sinne existieren, wie man früher allgemein annahm, ist heute sehr zweifelhaft geworden, wenn man absieht von den Zellen, die wie die roten Blutzellen der höheren Wirbeltiere aus kernhaltigen Zellen hervorgehen und bei ihrer Entwicklung erst den Kern als distinktes Zellorgan im Protoplasma verschwinden lassen. In den übrigen Fällen von sogenannten kernlosen Zellen und vielleicht auch hier dürfte es sich nur darum handeln, daß die Stoffe des Kerns nicht zu einem größeren einheitlichen Gebilde vereinigt, sondern diffus im Zellprotoplasma eingelagert sind. Die physiologische Rolle des Zellkerns ist zum allergrößten Teile aus den zahllosen Untersuchungen über die Zellteilungsvorgänge entnommen worden. Bei der Zellteilung zeigt der Kern die bekannten Veränderungen seiner Struktur; vgl. darüber den Artikel „Zellteilung“. Ueber seine allgemeine Rolle im Stoffwechsel der Zelle haben die mikrovivisektorischen Experimente an einzelligen Organismen Aufschluß gegeben. Es hat sich gezeigt, daß der Kern in einem Stoffaustausch mit dem Protoplasma steht und in die Kette der Stoffwechselprozesse als ein ebenso unentbehrliches Glied eingeschaltet ist, wie die Stoffe des Protoplasmas. Isolierte Kerne gehen ebenso unfehlbar zugrunde, wie kernlose Protoplasmamassen. Ist dem Protoplasma der Kern genommen, so zeigt das Protoplasma in der Regel noch kürzere oder längere Zeit (Stunden oder Tage, sogar Wochen) hindurch seine charakteristischen Lebensäußerungen, wie Bewegung, Atmung, Reaktion auf Reize, Sekretion, Anfangsstadien der Verdauung usw. Allmählich nehmen aber diese Lebensäußerungen an Intensität mehr und mehr ab, bis schließlich das Protoplasma zerfällt. Zur Erhaltung des intakten Stoffwechsels der Zelle gehören also beide allgemeinen Zellbestandteile. Beide stellen komplexe Gemische von chemischen Stoffen vor, die im Gesamtstoffwechsel der Zelle unentbehrlich sind.

Unter den speziellen Zellbestandteilen sind die Centrosomen sehr weit verbreitet. Sie fehlen aber vielen Zellformen wie z. B. den niedrigsten einzelligen Organismen. Auch sie sind am Akt der Zellteilung unter Bildung der Protoplasmastrahlung beteiligt. Ueber die Art und Weise ihrer Wirkung ist aber nichts Näheres bekannt. Die von R. Hertwig und seiner Schule als „Chromidien“ bezeichneten und in verschiedenen Zellformen im Protoplasma eingebetteten kernähnlichen Substanzen sind ihrer Funktion nach ebenfalls noch unbekannt. Dagegen sind die den grünen Pflanzenzellen allgemein zukommenden Chlorophyllkörper ihrer Funktion nach genauer erforscht. Sie bilden den Sitz der CO_2-Spaltung und Kohlehydratsynthese der Pflanzenzelle, die sich hier unter Umwandlung der Energie des Lichts in chemische Energie vollzieht. Unter den speziellen Zellorganen, die bei einzelligen Organismen im Stoffwechsel der Zelle eine wichtige Aufgabe verrichten, sind noch die pulsierenden Vakuolen bemerkenswert (vgl. darüber den Artikel „Protozoen“), die als Exkretionsorgane ungefähr die Rolle spielen,

die im Tierkörper den Nieren zugefallen ist. Im übrigen ist Sekretionsorgan der Zelle stets auch die ganze Oberfläche. Außer diesen „Organen" oder „Organoiden" der Zelle haben aber für den Stoffwechsel eine wesentliche Bedeutung auch die Reservematerialien, die im Protoplasma der Zelle vorhanden sind und die als organische und als anorganische Reservematerialien erscheinen. Unter den organischen Reservematerialien treten in geformten Massen, häufig von Granulaform, alle drei wichtigen Gruppen organischer Verbindungen, d. h. Eiweißkörper, Kohlehydrate (Stärke, Glykogen) und Fette (inkl. Oele) auf. Beim Hunger der Zelle, der namentlich an Infusorienzellen genauer untersucht worden ist, verschwinden zuerst diese geformten Reservemassen. Unter den anorganischen Reservematerialien spielt das Wasser mit den Salzen eine fundamentale Rolle bei der Regulierung der Intensität der Stoffwechselprozesse. Ferner ist für gewisse aërobe Zellen auch ein geringer aber sehr wichtiger Reservevorrat an Sauerstoff nachgewiesen worden, sowohl auf physiologischem als auf mikrochemischem Wege.

2. Der Ruhestoffwechsel der Zelle. Die einzelne Zelle nimmt vom umgebenden Medium her in gewissen Fällen (Rhizopoden, Infusorien, Leukocyten) feste, allgemein aber gelöste Nahrungsstoffe auf. Bei der Aufnahme der Nahrungsstoffe findet eine gewisse Auswahl statt, die in den Fällen, wo es sich um Aufnahme geformter Nahrungsmassen handelt, früher mehrfach als Ausdruck eines ganz mystischen Auswahlsvermögens aufgefaßt wurde. Demgegenüber muß betont werden, daß die Auswahl der Nahrungsstoffe, mag sie sich auf geformte oder gelöste Nahrung beziehen, ganz allein verständlich wird aus den physikalischen und chemischen Beziehungen der Zelle zum Medium, wie Rhumbler, Verworn und andere gezeigt haben. Die Umwandlung der Nahrungsstoffe in lebendige Substanz kann nur so weit in der Zelle verfolgt werden, als es sich um eine Verdauung geformter Nahrungsstoffe handelt. Soweit die letzteren nicht durch ausgeschiedene Sekrete extrazellular schon erfolgt, werden die aufgenommenen Nahrungsmassen intrazellular in sogenannten Verdauungsvakuolen, die sich um die festen Nahrungsmassen bilden, in lösliche Formen übergeführt und vom Protoplasma resorbiert. Die Verdauung, d. h. die Ueberführung fester Nahrungsstoffe in lösliche Formen erfolgt durch Enzyme (intrazellulare und extrazellulare Enzyme). Diese Enzyme sind in zahlreichen Arten in jeder Zelle vorhanden. Es existieren besondere Enzyme für die Verdauung der Eiweißkörper, Kohlehydrate und Fette sowie für andere intermediäre Spaltungen spezieller Art im Zellstoffwechsel. Aber auch Synthesen können sich unter der Einwirkung von Enzymen vollziehen, und zwar scheinen dieselben Enzyme, welche Spaltungen vermitteln, auch vielfach imstande zu sein, Synthesen zu veranlassen, indem ihre Wirkungen in der Erzielung chemischer Gleichgewichtszustände bestehen. Ueber die Wirkungsweise der Enzyme vgl. die Artikel „Enzyme der Pflanzen" und „Verdauung". Außer der Nahrung im engeren Sinne nehmen fast alle Zellen aus dem umgebenden Medium auch Sauerstoff auf. Diesen aëroben Organismen, die ohne Sauerstoff nicht existieren können, steht eine kleine, an spezielle Lebensbedingungen angepaßte Gruppe von einzelligen Organismen gegenüber, die auch ohne Sauerstoff existieren, die anaëroben Organismen, von denen gewisse Formen sogar bei Sauerstoffzufuhr zugrunde gehen (obligat-anaërobe) im Gegensatz zu denen, die sowohl mit, als auch ohne Sauerstoff leben können (fakultativ-anaërobe Organismen). Der aufgenommene Sauerstoff wird in der Zelle von besonderen chemischen Stoffen, die man ebenfalls als Enzyme betrachtet, den „Oxydasen" aktiviert und auf oxydable organische Substanzen übertragen, aus deren oxydativer Aufspaltung schließlich Kohlensäure und Wasser, die allgemeinen Endprodukte des Zellstoffwechsels entstehen, die nach außen hin abgegeben werden. Die Aufnahme des Sauerstoffs und die Oxydation der organischen Stoffe zu Kohlensäure und Wasser pflegt man als ein besonderes Partialglied des gesamten Stoffwechsels mit dem Namen der „Atmung" herauszuheben. Die Produkte, die aus dem oxydativen Zerfall sowohl wie aus den anderweitigen Zerfallsprozessen der lebendigen Substanz stammen, werden nach außen hin abgegeben als Sekrete und Exkrete. Als Sekrete pflegt man die im Leben des Organismus noch weiter verwendeten, als Exkrete die als unbrauchbar entfernten Endprodukte des Stoffwechsels zu bezeichnen. Die Zahl der von den verschiedenen Zellformen nach außen abgegebenen Endprodukte der Zelle ist ungeheuer groß. Ihre Mannigfaltigkeit entspricht der Fülle von Stoffwechselformen, welche die verschiedenen Zellformen zeigen. Vgl. den Artikel „Sekretion". Vergleicht man die Menge der ausgeschiedenen Stoffe mit der Menge der als Nahrung eingeführten Stoffe, so haben die Untersuchungen an größeren vielzelligen Organismen ergeben, daß im ruhenden Zustande des erwachsenen Organismus die Einnahmen den Ausgaben das Gleichgewicht halten. Daraus ergibt sich unter diesen Bedingungen auch für die einzelne Zelle ein Stoffwechselgleichgewicht. Die Auf-

bauprozesse, die man mit Hering in ihrer Gesamtheit als „Assimilation" zu bezeichnen pflegt, decken den Verlust, der durch die Gesamtheit der Abbauprozesse, die „Dissimilation" (Hering), im Zellstoffwechsel entsteht.

3. **Der Reizstoffwechsel der Zelle.** Das Stoffwechselgleichgewicht, welches den Ruhestoffwechsel der Zelle charakterisiert, erfährt eine Störung durch die Einwirkung der Reize. Ihre allgemeine Wirkung besteht darin, daß bestimmte Glieder des gesamten Stoffwechselgetriebes durch den Reiz entweder beschleunigt oder verzögert werden. Es resultiert daraus entweder eine Erregung oder eine Lähmung der spezifischen Lebensäußerungen der Zelle. Dasjenige Partialglied, welches am labilsten ist im gesamten Getriebe des Stoffwechsels, bildet dabei in der Regel (vielleicht immer) den primären Angriffspunkt für den Reiz. Dieses Glied besteht allgemein im Zerfall komplexer organischer Verbindungen, der bei den aëroben Organismen, sei es gleich primär, sei es erst sekundär unter oxydativer Spaltung bis zu Kohlensäure und Wasser erfolgt. Dabei ist es bemerkenswert, daß trotz der engen Verkettung der sämtlichen Partialglieder des Stoffwechsels untereinander durchaus nicht alle übrigen Partialglieder durch die Erregung oder Lähmung sekundär in gleichem Maße mitbetroffen zu werden brauchen. So wissen wir z. B. von den Muskelzellen, an denen diese Verhältnisse eingehend untersucht worden sind, daß die erregenden Reize nur stickstofffreie Gruppen zum Zerfall bringen, während die stickstoffhaltigen Bestandteile der Zelle nur in sehr geringem Maße und, wie es scheint, erst mittelbar beteiligt werden. Ein ähnliches Verhältnis dürfte bei allen Zellen bestehen, indem immer nur ein bestimmter Teil der Partialglieder des Stoffwechsels in größerem Umfange vom Reiz betroffen wird, wenn auch diese Glieder in den verschiedenen Zellformen sehr verschiedenartig sein können. Man kann daher zwei bis zu einem gewissen Grade, aber durchaus nicht vollständig voneinander unabhängige Glieder des Gesamtstoffwechsels unterscheiden: den funktionellen oder Betriebsstoffwechsel, der von den funktionell erregenden Reizen erregt wird, und den zytoplastischen oder Baustoffwechsel, der dauernd und innerhalb gewisser Grenzen unabhängig vom funktionellen Stoffwechsel sich tiefergehend auch auf die übrigen, vor allem auf die stickstoffhaltigen Glieder der Zelle erstreckt, denn dauernd werden auch von der Zelle stickstoffhaltige Stoffwechselprodukte ausgeschieden, deren Menge durch Reize, welche die physiologischen Grenzen der funktionellen Erregung und Lähmung überschreiten und schädigend wirken, beträchtlich gesteigert werden kann. Eine Tatsache von fundamentaler, biologischer Bedeutung ist schließlich die an jede innerhalb physiologischer Grenzen sich abspielende Störung des Stoffwechselgleichgewichts unmittelbar sich anschließende „innere Selbststeuerung des Stoffwechsels", die darin besteht, daß die durch den Reiz hervorgerufene Störung sich nach dem Aufhören des Reizes von selbst wieder ausgleicht. Hat der Reiz z. B. den funktionellen Zerfall erregt, so erfolgt unmittelbar nach dem Aufhören des Reizes wieder ein Ueberwiegen der Aufbauprozesse, bis das Gleichgewicht wieder erreicht ist. Diese Selbststeuerung des Stoffwechsels der Zelle ist die Grundlage für alle Heilung von Krankheiten. Der Arzt hat nur zu sorgen, daß diese Selbststeuerung nicht behindert wird. „Medicus curat, natura sanat." Rein chemisch betrachtet ist der Selbststeuerungsprozeß nur ein spezieller, allerdings sehr komplizierter Fall der Herstellung chemischer Gleichgewichtszustände in ihrer Abhängigkeit vom Massenwirkungsgesetz.

4. **Hypothesen über den Mechanismus des Stoffwechsels.** Da bisher von keiner Zelle auch nur in annähernder Vollständigkeit der Stoffwechsel erforscht worden ist, so kann auch das allgemeine Prinzip des Stoffwechsels noch nicht mit Sicherheit abstrahiert werden. Wir sind daher über die Frage, auf welchem Prinzip die ganze Summe von chemischen Umsetzungen beruht, die wir mit einem kurzen Wort als den Stoffwechsel bezeichnen, vorläufig noch auf hypothetische Vorstellungen angewiesen, die aber als Arbeitshypothesen großen heuristischen Wert haben. Zwei Hypothesen, die ernsthafte Berücksichtigung gefunden haben, sind in dieser Beziehung allmählich zur Entwickelung gelangt. Die eine Hypothese betrachtet die wesentlichen Prozesse, die sich im Stoffwechsel der Zelle abspielen, als Wirkungen von Enzymen. Es werden von dieser Hypothese eine große Anzahl verschiedener Enzyme in der Zelle vorausgesetzt, von denen jedes ein bestimmtes Glied des Stoffwechsels vermitteln soll. So sollen nicht nur die verschiedensten Spaltungsprozesse, die sonst außerhalb der Zelle nicht ohne weiteres verlaufen, wie z. B. die Aufspaltung der Eiweißkörper, Kohlehydrate und Fette der verschiedensten Art, sondern auch die Synthesen, die zum Beispiel in der Pflanze von den einfachsten Ausgangsmaterialien wie Kohlensäure, Wasser und stickstoffhaltigen Salzen bis zum Aufbau der kompliziertesten Eiweißverbindungen führen, auf Wirkungen von besonderen Enzymen beruhen. Die „Enzymhypothese", die von Hoppe-Seyler, Ostwald,

Hofmeister und anderen Forschern entwickelt worden ist, sucht also den Lebensvorgang aus einer Vielheit von einzelnen Enzymwirkungen herzuleiten.

Dieser Hypothese steht gegenüber die „Biogenhypothese", die von Pflüger, Verworn und anderen ausgebaut wurde, und die das gesamte Stoffwechselgetriebe herzuleiten sucht aus dem Stoffwechsel einer hypothetischen, hochkomplizierten eiweißähnlichen Verbindung von sehr labiler Konstitution, des „Biogens", dessen Molekül selbst schon nach Art eines Enzymmoleküls einen Stoffwechsel besitzt, indem es fortwährend zerfällt und sich wieder regeneriert. Im funktionellen Stoffwechsel sind es lediglich bestimmte, besonders labile Seitenketten, die andauernd zerfallen und sich wieder aufbauen, im zytoplastischen Stoffwechsel geht der Zerfall tiefer und erstreckt sich auf das ganze Biogenmolekül. Alle einzelnen Partialglieder des Stoffwechsels stehen zu diesem Stoffwechsel des Biogens in sekundärer Beziehung, indem sie teils das Material zum Aufbau des Biogenmoleküls liefern und präparieren, teils sich eng als sekundäre Spaltungen und andere Synthesen aus dem Zerfall der Biogenmoleküle ergeben. Die Biogenhypothese sucht also alle Erscheinungen des Stoffwechsels in monistischer Weise aus den Eigenschaften einer einzigen Verbindung abzuleiten und macht nur die eine Hypothese der Existenz von Biogenen.

B. Der Energieumsatz der Zelle.

Viel weniger tief als die chemische vermag die energetische Untersuchung die Einzelheiten der Vorgänge in der Zelle zu differenzieren. Sie beschränkt sich vorläufig im wesentlichen auf die Feststellung der Energieformen, welche in die Zelle eintreten und derjenigen, welche aus den Umsetzungen in der Zelle resultierend nach außen hin von ihr abgegeben werden.

1. Die Energiezufuhr. Diejenige Form der Energie, welche bei der grünen Pflanzenzelle das Betriebskapital vorstellt, das ihr von außen her für die Unterhaltung ihres Energiegetriebes geliefert wird, ist die Energieform des Lichtes. Unter dem Einfluß des Lichtes wird bekanntlich in den Chlorophyllkörpern der Pflanzenzelle chemische Energie frei gemacht, die weiterhin als Quelle für die Leistungen der Pflanzenzelle dient. Bei allen tierischen Zellen ist es von vornherein die potentielle chemische Energie der Nahrung und des Sauerstoffs, welche von außen her zugeführt die Quelle für die sämtlichen Leistungen der tierischen Zelle bildet. Während die Nahrung der grünen Pflanzenzelle im wesentlichen frei ist von potentieller chemischer Energie, wie z. B. die sehr festen Verbindungen Kohlensäure und Wasser, enthält daher die Nahrung der tierischen Zelle große Mengen chemischer Energie in den organischen Nährmaterialien, wie Eiweiß, Kohlehydraten und Fetten. Ohne Eiweiß oder seine unmittelbaren Spaltungsprodukte, die Aminosäuren, kann keine tierische Zelle auf die Dauer existieren. Eine mehr untergeordnete Bedeutung als Energiequelle hat für Pflanzen- wie für Tierzellen die Wärme. Die Wärme dient bei poikilothermen Organismen lediglich dazu, die intramolekulare Bewegung der Atome zu steigern und damit den ersten Eintritt der chemischen Reaktionen in der Zelle zu ermöglichen. Ist zwischen dem poikilothermen Organismus und dem umgebenden Medium erst ein Temperaturausgleich erfolgt, so kann überhaupt keine Wärmezufuhr von außen her mehr stattfinden und die Wärme kommt als Energiequelle nicht weiter in Frage. Dieses letztere gilt auch für alle Zellen der homoiothermen Tiere unter normalen physiologischen Verhältnissen.

2. Die Energieabgabe der Zelle. Die Umwandlungen der aufgenommenen Energieformen innerhalb der Zelle sind uns zum größten Teil in ihren Einzelteilen noch ebenso unbekannt, wie die intermediären Glieder des Stoffwechsels. Wir wissen nur, daß hier chemische, osmotische, thermische, Kohäsionsenergie usw. auftreten. Was uns genauer bekannt ist, sind erst wieder die Energieformen, in denen sich die Energieproduktion nach außen hin äußert. Da sind vor allem Wärme, mechanische Energie der Bewegung, elektrische Potentialdifferenzen und Licht diejenigen Leistungen der Zelle, die bei tierischen und pflanzlichen Zellen weit verbreitet sind. Im Ruhestoffwechsel der Zelle entspricht, wie wir aus den kalorimetrischen Untersuchungen an höheren Tieren wissen, dem Stoffwechselgleichgewicht ein dynamisches Gleichgewicht, d. h. die Gesamtmenge der eingeführten Energie ist gleich der Summe der abgegebenen Energiemengen.

Dieses dynamische oder energetische Gleichgewicht der Zelle erfährt eine Störung unter dem Einfluß eines jeden Reizes. Die Störung kann, wie bei schwachen Reizen, z. B. bei geringer Temperaturerhöhung oder -erniedrigung gering sein. Dann stellt sich sehr bald nach Beginn der Reizwirkung, wenn der Reiz andauert, ein neues dynamisches Gleichgewicht auf einem höheren oder niedrigeren Niveau des Gesamtumsatzes her. In anderen Fällen aber ist die Störung des Gleichgewichts größer und es dauert längere Zeit unter fortschreitender Aenderung des Verhältnisses zwischen

Einnahmen und Ausgaben, bis ein neuer Gleichgewichtszustand auf einem viel tiefer gelegenen Niveau erreicht ist. In wieder anderen Fällen schließlich ist die Störung so groß, daß überhaupt kein neuer Gleichgewichtszustand mehr zustande kommt und die Zelle geht durch Ueberreizung zugrunde, wenn der Reiz nicht aufhört, und mit der Selbststeuerung des Stoffwechsels auch wieder die Selbststeuerung des Energieumsatzes erfolgt. Die häufigsten Wirkungen der Reize sind die erregenden Wirkungen, bei denen immer die energetischen Leistungen der Zelle gesteigert sind. Alle funktionellen Reize, die den Ruhestoffwechsel treffen, erhöhen die Energieproduktion der Zelle. Bei lokaler Einwirkung eines Reizes wirkt diese plötzliche Steigerung der Energieproduktion wieder selbst sekundär als Reiz auf die nicht vom primären Reiz direkt getroffene Nachbarschaft und führt so zur sekundären Ausbreitung des Reizerfolges, d. h. zur Erregungsleitung. Die Verhältnisse der Erregungsleitung in der Zelle sind am eingehendsten untersucht worden, an dem Objekt, das speziell zur Uebertragung der Erregung auf weite Strecken hin im Tierkörper entwickelt ist, d. h. an der Nervenfaser. Welche Energieform bei der Energieentladung der lokal gereizten Stelle es ist, die den Vorgang der Erregungsleitung von Querschnitt zu Querschnitt vermittelt, ist noch nicht mit Sicherheit zu entscheiden. Man hat früher allgemein an die Wärme gedacht, die bei dem Zerfall auf den Reiz hin entsteht, so daß der Prozeß der Erregungsleitung im Prinzip derselbe sein würde, wie bei dem Abbrennen einer Zündschnur. Indessen stehen dieser Auffassung mancherlei Bedenken im Wege und so hat man in neuerer Zeit noch die Möglichkeit einer Uebertragung durch Entstehung von lokalen elektrischen Potentialdifferenzen ins Auge gefaßt, die von Querschnitt zu Querschnitt immer wieder neu durch den Zerfallsprozeß hervorgerufen werden. Vgl. darüber den Artikel „Irritabilität“.

Dauert die Reizung länger an oder kehrt der Reiz in kurzen Abständen rhythmisch wieder, so nimmt mit fortschreitender Ermüdung die Energieproduktion mehr und mehr ab. Die Ermüdung ist energetisch speziell charakterisiert durch eine verminderte Erregbarkeit der Zelle, d. h. durch eine geringe Energieentladung auf Reize gleicher Stärke. Diese Erscheinung ist dadurch bedingt, daß die Menge von zerfallsfähiger Substanz, vor allem der des Sauerstoffs, der zur Verfügung steht, immer unzureichender wird, und daß damit der oxydative Zerfall, der die Quelle der funktionellen Energieproduktion aller aëroben Zellen bildet, an Umfang mit der Fortdauer der Reizung immer mehr abnimmt. Damit werden gleichzeitig auch die Reize für die Nachbarschaft der primär gereizten Stelle immer schwächer und infolgedessen erfährt die Erregungsleitung ein immer größer werdendes Dekrement der Erregungswelle sowohl an Intensität als an Geschwindigkeit.

Wie die Ermüdung wirken auch alle übrigen lähmenden Faktoren, wie Narkotika, Kälte, Ueberschreitung einer bestimmten maximalen Temperaturgrenze, Verminderung des osmotischen Druckes im umgebenden Medium usw. so, daß die Energieproduktion für Reize gleicher Intensität immer geringer wird.

C. Die Formbildungsvorgänge der Zelle.

Die Untersuchung der Formbildungsvorgänge der Organismen ist in der neueren Entwickelung der Biologie dem Gebiete der Physiologie mehr und mehr von seiten der morphologischen Wissenschaften, der Zoologie, Botanik und Entwickelungsgeschichte abgenommen worden. So ist auch die Formbildung der Zelle, die im Wachstum, in der Zellteilung, in der Entwickelung sich äußert, ausschließlich Untersuchungsobjekt der Morphologie geworden, nicht immer zum Vorteil der Erkenntnis, da durch diese geschichtliche Entwickelung die rein morphologische Behandlung dieser an sich physiologischen Fragen eine gewisse Einseitigkeit erhalten hat, die sich begreiflicherweise vom Standpunkte einer einzigen ausschließlichen Betrachtungsweise vermeiden läßt. So ist vor allem bei allen Untersuchungen über die Formbildung der Zelle der physiologischen Grundtatsache des Stoffwechsels sehr wenig Rechnung getragen worden. Dennoch ist der fundamentale Vorgang aller Formbildung, das Wachstum der Zelle, das auch die Grundlage der Zellteilung und der Fortpflanzung bildet, in letzter Linie ein chemiches Problem der Stoffwechselphysiologie. Durch das Wachstum der Zelle verändern sich dauernd die Stoffaustauschbeziehungen zwischen den mehr peripherisch und den mehr zentralgelegenen Teilen des Zellkörpers zum umgebenden Medium, wie z. B. die Sauerstoffversorgung, die Nahrungszufuhr, die Abgabe der Stoffwechselprodukte usw. Dadurch wird der Stoffwechsel nicht nur quantitativ, sondern auch qualitativ in verschiedenen Partien der Zelle immer mehr und mehr verändert. Der mechanische Ausdruck dieser Veränderungen besteht in den komplizierten Kernteilungs- und Zellteilungsvorgängen, die eine Korrektur des immer größer gewordenen Mißverhältnisses zwischen Oberfläche und Masse der Zelle vorstellen. Der Chemismus aller dieser Verhältnisse ist aber bisher so gut wie gar nicht erforscht trotz der zahlreichen Versuche, die mikroskopisch wahrnehmbaren Vorgänge der Zell-

teilung mechanisch, d. h. durch physikalische Faktoren verständlich zu machen. Ueber die speziellen Verhältnisse bei Zellteilung, Befruchtung usw. vgl. die Artikel „Fortpflanzung", „Befruchtung", „Vererbung", „Tod", „Zelle und Zellteilung".

Literatur. ***Max Verworn,*** *Allgemeine Physiologie, V. Aufl. Jena 1909.* — ***Derselbe,*** *Erregung d. Lähmung. Jena 1914.* — ***Rhumbler,*** *Das Protoplasma als physikalisches System. Wiesbaden 1914.* — ***O. Hertwig,*** *Allgemeine Biologie, IV. Aufl. Jena 1912.* — ***Paul Jensen,*** *Organische Zweckmäßigkeit, Entwickelung und Vererbung vom Standpunkte der Physiologie. Jena 1907.* — ***Rubner,*** *Die Ernährungsphysiologie der Hefezelle bei alkoholischer Gärung. Leipzig 1913.* — ***Kruse,*** *Allgemeine Mikrobiologie. Leipzig 1910.* — ***Tigerstedt,*** *Handbuch der physiologischen Methodik Bd. I. Leipzig 1911.*

M. Verworn.

— —

Zement.

I. Zement im allgemeinen. II. Die hydraulischen Bindemittel. 1. Hydraulische Kalke. 2. Romanzemente. 3. Puzzolanzemente. 4. Portlandzement (Eisenportlandzement, Hochofenzement). III. Der Portlandzement. 1. Begriffserklärung. 2. Geschichte. 3. Fabrikation. a) Aufbereitung. α) Naßverfahren, β) Trockenverfahren. γ) Halbnaßverfahren. b) Brennen. c) Eigenschaften. d) Lagern. e) Verwendung. IV. Der Portlandzement und seine Entstehung vom wissenschaftlichen Standpunkt. 1. Brennen und Sintern. 2. Der „freie" Kalk. 3. Petrographie. a) Alit. b) Belit. c) Celit. d) Felit. e) Amorphe, glasige Substanz (Schlacke). 4. Chemische Konstitution. 5. Abbinden und Erhärten.

I. Zement im allgemeinen.

Ganz allgemein fallen unter den Begriff Zement alle die Körper, die in gepulvertem Zustande mit Wasser angerührt aus einer weichen, leicht zu verarbeitenden Form in einen festen, formbeständigen Zustand übergehen, der eine Verkittung mit anderen festen Körpern zu bewirken vermag. Meist gebraucht man aber das Wort Zement in einem sich auf die sogenannten hydraulischen Zemente beschränkenden Sinne. Diese sind, wie schon der Beiname hydraulisch andeutet, gegenüber den gewöhnlichen Bindemitteln dadurch ausgezeichnet, daß sie auch unter Wasser zu erhärten vermögen und in Wasser gelagert ihre erlangte Festigkeit beibehalten resp. verstärken.

II. Die hydraulischen Bindemittel.

Die hydraulischen Bindemittel enthalten alle aufgeschlossene Kieselsäure, die mit Basen, vor allen Dingen kommt Kalk in Frage, unter Salzbildung zu reagieren vermag. Wir können sie in vier Klassen einteilen: Hydraulische Kalke, Romanzemente, Schlackenzemente und Portlandzement.

1. Hydraulische Kalke. Hierher gehören magere Kalke mit über 75% kohlensaurem Kalk. Sie sind um so wertvoller, je mehr reinen Ton sie enthalten. Eine Aufbereitung vor dem Brennen findet nicht statt. Mit Wasser angerührt löschen sie sich ab und zerfallen zu Pulver.

2. Romanzemente. Sie stehen dem gewöhnlichen hydraulischen Kalke sehr nahe, übertreffen diesen aber durch einen höheren Gehalt an Ton. Beim Brennen darf keine Verschlackung eintreten, und es wird nur so hoch erhitzt, daß die Kohlensäure entweicht. Die gebrannten Stücke zerfallen nicht mit Wasser, sondern müssen vor Gebrauch gemahlen werden.

3. Puzzolanzemente. Sie sind künstliche hydraulische Kalke, die aus einer Mischung von gelöschtem Kalk und Stoffen bestehen, die sogenannte Hydraulefaktoren enthalten. Solche Zusätze zum Kalk sind: Puzzolan, Santorin und Traß, schlackenartige Erden, die in der Natur vorkommen, und künstliche Schlacken. Diese Zuschlagstoffe werden fein gemahlen und dem zu Pulver zerfallenen, gelöschten Kalke zugesetzt.

4. Portlandzement. Er ist im Gegensatz zum Romanzement künstlicher Natur, bedarf einer Aufbereitung und wird bei höherer Temperatur gebrannt als die anderen Bindemittel. Als Unterabteilung müssen hier noch der Eisenportlandzement und Hochofenzement angeführt werden.

Der Eisenportlandzement ist ein Gemisch, das aus mindestens 70% Portlandzement und höchstens 30% gekörnter Hochofenschlacke besteht.

Der Hochofenzement ist ein hydraulisches Bindemittel, das vorwiegend aus gekörnter Hochofenschlacke besteht, welche mit einem Zusatz von Portlandzement feingemahlen und innig gemischt wird.

III. Der Portlandzement.

1. Begriffserklärung. Das wichtigste von allen hydraulischen Bindemitteln ist der Portlandzement. So gut es aber der Technik auf rein empirischem Wege gelungen ist, ein einwandfreies, ganz bestimmten Vorschriften genügendes Material von immer gleichen Vorzügen herzustellen, so wenig ist es trotz eifrigen Forschens bis jetzt möglich gewesen, eine exakte wissenschaftliche Definition des Wesens des Portlandzementes zu geben. Daher enthalten die „deutschen Normen für einheitliche Lieferung und Prüfung von Portlandzement (Dezember

1909)" auch nur eine Begriffserklärung folgenden Wortlautes: „Portlandzement ist ein hydraulisches Bindemittel mit nicht weniger als 1,7 Gewichtsteilen Kalk (CaO) auf 1 Gewichtsteil lösliche Kieselsäure (SiO_2) + Tonerde (Al_2O_3) + Eisenoxyd (Fe_2O_3), hergestellt durch feine Zerkleinerung und innige Mischung der Rohstoffe, Brennen bis mindestens zur Sinterung und Feinmahlen. Dem Portlandzement dürfen nicht mehr als 3 v. H. Zusätze zu besonderen Zwecken zugegeben sein.

Der Magnesiagehalt darf höchstens 5 v. H., der Gehalt an Schwefelsäureanhydrid nicht mehr als 2½ v. H. im geglühten Portlandzement betragen."

2. Geschichte. Der Franzose Vikat war der erste, der versuchte, jene Septarienkonkretionen, die sich durch das in ihnen vorliegende Gemisch von kohlensaurem Kalk und Ton so ausgezeichnet zur Darstellung von Romanzement eigneten, durch künstliche Mischungen zu ersetzen. Seine Versuche hatten aber keinen praktischen Erfolg. Erst dem englischen Maurer Joseph Aspdin in Leeds gelang es, die richtigen Mischungsverhältnisse zu finden und vor allen Dingen zu zeigen, daß die Temperatur beim Brennen über die bisher gewöhnliche Höhe zu steigern ist. Im Jahre 1824 nahm er ein Patent, worin die Darstellungsweise folgendermaßen angeführt ist: „Kalkstein gebrannt und gelöscht, wird mit einer bestimmten Menge Ton mit Hilfe von Wasser durch Handarbeit oder irgendwelche Maschinen zu einem unfühlbaren Brei vermischt; die plastische Masse wird getrocknet, dann in Stücke zerbrochen und in einem Kalkofen gebrannt, bis alle Kohlensäure entwichen ist. Das gebrannte Produkt wird durch Mahlen, Kollern oder Stampfen in Pulver verwandelt und ist zum Gebrauch fertig." Auf diese Weise erhielt er als erster fabrikmäßig ein hydraulisches Mörtelmaterial, das er Portlandzement nannte, weil es nach dem Erhärten in Wasser dem in England verwendeten Portlandstone an Farbe und Haltbarkeit auffallend glich. Durch weiter angestellte Versuche wurden die Eigenschaften dieses Mörtels immer mehr verbessert, so daß nicht nur in England, sondern auch bald in allen übrigen Kulturstaaten an Orten, wo die Ausgangsmaterialien Ton und Kalk billig zu beschaffen waren, eine darauf begründete Industrie emporblühte. In Deutschland wurde im Jahre 1855 die erste Fabrik in Betrieb gesetzt.

3. Die Fabrikation des Portlandzementes. Als Ausgangsmaterialien kommen in Frage: Kalkstein, Kalkmergel, Tonmergel und Ton. Die Rohstoffe werden genau analysiert und nach dem Analysenbefunde gemischt und zwar in einem Verhältnis, daß auf 1 Teil Kieselsäure + Tonerde + Eisenoxyd 1,7 bis 2,2 Teile Calciumoxyd kommen. Dieser Quotient ist der sogenannte hydraulische Modul, der von W. Michaelis sen. aufgestellt worden ist.

3a) Die Aufbereitung. Um eine möglichst innige Mischung der Rohstoffe zu erzielen, werden drei Arten der Aufbereitung in der Zementindustrie angewendet:

α) Das Naß- oder Schlämmverfahren, bei welchem die Rohmaterialien mit Wasser aufgeschlämmt und dabei äußerst fein verteilt gut untereinandergerührt werden. Der Schlamm kann nach dem Absitzenlassen den Drehöfen direkt zugeführt werden, oder aber er wird, nachdem er etwas eingetrocknet ist, für die Vertikalöfen zu Ziegelsteinen geformt.

β) Das Trockenverfahren. Bei diesem werden die beiden Rohstoffe entweder getrennt oder gemeinschaftlich staubfein gemahlen, nachdem sie vorher gut getrocknet worden sind, und innig untereinandergemischt. Die fertige Mischung wird mehr oder weniger angefeuchtet und, nötigenfalls zu Steinen gepreßt, den Oefen zugeführt.

γ) Das Halbnaßverfahren berücksichtigt, daß vorgetrockneter Kalkstein in der Regel sehr leicht fein zermahlen werden kann, während es für Ton zweckmäßiger und billiger ist, ihn durch Schlämmen zur feinen Verteilung zu bringen. Durch Knetmaschinen werden dann Kalksteinmehl und Tonschlamm untereinandergearbeitet.

Da diese Aufbereitungsverfahren nur eine innige Vermischung von Kalk und Ton in einem bestimmten Verhältnis bezwecken, sind sie natürlich unnötig bei solchen Kalkmergeln, in denen schon von Natur aus eine solche Mischung vorliegt. Diese können in Stücke geschlagen sofort zum Brennen in den Ofen wandern. Es ist aber schwer bei diesem sogenannten Naturportlandzement einen gleichmäßigen Klinker zu erhalten, da immer Unregelmäßigkeiten in der Zusammensetzung des Rohmaterials vorkommen.

Nachdem die Rohmasse nach einem der erwähnten Verfahren aufbereitet worden ist, folgt der wichtigste Prozeß bei der Fabrikation des Portlandzementes:

3b) Das Brennen. Es sind zu diesem Zwecke mehrere Ofensysteme im Gebrauch. Ursprünglich kannte man nur die nichtkontinuierlich arbeitenden Schachtöfen, wie sie zum Kalkbrennen noch heute verwendet werden. Diese arbeiteten aber für die Zementindustrie zu unökonomisch und wurden von den Ringöfen, die man aus dem Ziegeleibetriebe übernahm, verdrängt. Neben diesen kommen die kontinuierlichen Schachtöfen und neuerdings die Drehrohröfen immer mehr auf. Bei Verwendung von

Schachtöfen muß das Rohmaterial vor dem Einführen zum Brennen zu Ziegeln geformt werden, um ein Verstopfen der Oefen zu vermeiden. Die zu diesem Zwecke in Ziegelform gepreßte Masse wird direkt oder bei größerem Wassergehalt nach vorausgegangener Trocknung abwechselnd mit Brennstoff oben in die Brennöfen eingeführt, so daß unten der fertig gebrannte Klinker entnommen werden kann. Zum Brennen wird möglichst reiner Koks verwendet, um die Entstehung schädlicher Gase, die leicht ungünstig auf den Klinker einwirken können, möglichst zu vermeiden. Wesentlich ist, daß rasch gebrannt wird, d. h., daß das Material nur so lange der erforderlichen, hohen Temperatur ausgesetzt wird, als es zum Garbrennen nötig ist; dabei sintert die vor dem Brennen hellgrau aussehende Masse zusammen und nimmt eine mehr oder weniger dunkle, olivgrüne Farbe an. Das schnelle Sintern wird am besten in den Drehrohröfen erreicht.

Dieses neueste Ofensystem besteht aus einer großen, ungefähr 40 m bis 50 m langen eisernen Trommel von etwa 2 m Durchmesser, die schwach gegen die Horizontale geneigt um ihre Längsachse rotiert. An dem höher gelegenen Ende des mit Schamottesteinen ausgefütterten Rohres wird die Rohmasse als Schlamm oder, wenn sie trocken aufbereitet wurde, leicht angefeuchtet, um ein Verstäuben zu vermeiden, ununterbrochen eingeführt. Durch die drehende Bewegung des Ofens wandert das Material langsam dem anderen Ende zu. Von diesem aus wird die Feuerung unterhalten, indem Kohlenstaub eingeblasen wird. Der fertiggebrannte Klinker verläßt in walnußgroßen Stücken den Ofen und fällt in eine Kühltrommel, durch welche die Verbrennungsluft vorgewärmt werden kann. Der Ofen macht ein Vorziegeln der Rohmasse unnötig und kann von einem Arbeiter bedient werden. Dabei läßt sich der Brand so gut regeln, daß Leichtbrände bei normalem Gange ganz vermieden werden können und ein gleichmäßiger Klinker resultiert. Diesen Vorzügen steht als Nachteil gegenüber, daß die Konstruktion sich sehr teuer stellt und der Kohlenverbrauch ein sehr hoher ist. Trotzdem verdrängt der Drehofen die anderen Ofensysteme immer mehr.

Die gebrannten und rasch gekühlten Klinker können längere Zeit im Freien gelagert werden, ohne daß sie, selbst von Regen angenäßt, nach dem Mahlen eine Einbuße an ihren Eigenschaften erkennen lassen, während im Gegensatz hierzu alle unter der Sinterungstemperatur gebrannten hydraulischen Bindemittel eine Verschlechterung ihrer Eigenschaften erfahren. Nach einiger Zeit wird der Klinker zerkleinert und staubfein gemahlen. Je feiner die Mahlung ist, um so höher wird die Bindungskraft und um so mehr Zuschlagstoffe können dem Mörtel zugesetzt werden.

3c) Eigenschaften. Da beim Brennen nur Wasser und Kohlensäure entweicht und die Verunreinigung des Klinkers durch Flugasche und Kohlengase nur eine geringe ist, kann man schon aus den Rohstoffen annähernd auf die chemische Zusammensetzung des Portlandzementmehles schließen. Da die Rohmaterialien nach ihrer Analyse immer nach ganz bestimmten Verhältnissen (hydraulischer Modul und Begriffserklärung) gemischt werden, schwanken die Durchschnittsanalysen fertig gebrannter Klinker nur innerhalb enger Grenzen. Die allgemeine Zementprüfung sämtlicher deutscher Vereinszemente ergab im Jahre 1912 die Mittelwerte: 21,73% Kieselsäure (SiO_2), 6,94% Tonerde (Al_2O_3), 2,87% Eisenoxyd (Fe_2O_3), 63,78% Kalk (CaO), 1,66% Magnesia (MgO) und 1,73% Schwefelsäure (SO_3).

Das Portlandzementmehl ist von bläulich- oder grünlichgrauer Färbung und zeichnet sich vor den anderen Bindemitteln durch sein hohes spezifisches Gewicht aus, das bei frisch gebranntem Portlandzement zwischen 3,1 bis 3,25 schwankt. Es wird mindestens eine solche Mahlfeinheit verlangt, daß auf dem Siebe von 900 Maschen auf ein Quadratzentimeter höchstens 5% Rückstand verbleibt.

Das Abbinden durch Anmachen des Mehles mit Wasser soll bei normalem Portlandzement nicht vor Ablauf einer Stunde eintreten. Für besondere Zemente wird ein sogenannter Schnellbinder geliefert, der spätestens nach Ablauf von 15 Minuten abzubinden beginnt. Als abgebunden betrachtet man einen Zement, der soweit erstarrt ist, daß man keinen Eindruck mit dem Fingernagel mehr auf ihm hervorrufen kann. Danach beginnt die eigentliche Erhärtung, die mehr oder weniger schnell voranschreitend noch nach Jahren eine Steigerung erfahren kann.

Die Raumbeständigkeit des erhärteten Portlandzementes ist bei richtiger Aufbereitung eine ausgezeichnete. Nur bei fehlerhaften Zementen tritt das sogenannte Treiben ein, das sich bald durch Risse in der abgebundenen Masse anzeigt und diese ganz auseinandersprengen kann. Meist ist diese gefährliche Eigenschaft eine Folge zu hohen Kalkgehaltes oder unsachgemäßen Brennens. Aber auch ein zu großer Gehalt an Magnesia oder Gips bewirkt ähnliche Erscheinungen.

Die Druckfestigkeit ist eine große und wird im allgemeinen höher, mit je weniger Wasser der Mörtel angemacht wurde und je kräftiger die Durcharbeitung war.

3d) Das Lagern. Beim Lagern des in Fässern oder Säcken verpackten Portlandzementmehles, das sich in trockenen Räumen mehrere Monate aufbewahren läßt, ohne an Güte zu verlieren, finden im Gegenteil Vorgänge statt, durch welche die Eigen-

schaften des Zementes noch verbessert werden. Dadurch, daß gröbere Teilchen zerfallen, wird das Mehl noch feiner und die Festigkeit und Volumbeständigkeit des erhärteten Produktes wird gesteigert. Je länger ferner der Zement lagert, um so geringer wird die beim Anmachen mit Wasser auftretende Temperaturerhöhung und um so länger die Abbindezeit.

3e) Die Verwendung. Der Portlandzement wird im Bauwesen zu den mannigfachsten Zwecken verwendet, und dank seiner immer gleichen, vorzüglichen Eigenschaften als hydraulischer Mörtel, wird sein Verwertungsgebiet immer größer. Da er auch unter Wasser schon nach wenigen Tagen eine hohe Festigkeit erlangt, ist er besonders zu Gründungsarbeiten für Hafen- und Brückenanlagen von größtem Werte. Meistens verwendet man ihn nicht in reinem Zustande, da er mit sogenannten Zuschlagstoffen einen für viele Zwecke geeigneteren, sogenannten Zementmörtel abgibt. Als Zusatzstoffe kommen vor allen Dingen reiner Sand und Kies in Frage, wobei sich die Höhe des Zusatzes nach dem Zwecke richtet, dem der Mörtel dienen soll.

Unter Beton versteht man ebenfalls ein Gemisch von Zement mit einem Zuschlagstoff, wobei hauptsächlich Kies aus Flüssen oder Gruben in Frage kommt. Zum Mischen verwendet man meistens Maschinen, um eine möglichst gute, gleichmäßige Untereinandermischung in kurzer Zeit zu erzielen. Da die Zugfestigkeit gegenüber der hohen Druckfestigkeit des Betons nur eine geringe ist, sucht man diesem Fehler durch Einlegen von Eisenstangen abzuhelfen, wodurch man den sogenannten Eisenbeton erhält. Diese sinngemäße Verbindung von Zement und Eisen ist nur dadurch möglich, daß die Temperaturausdehnungskoeffizienten beider Stoffe ziemlich gleich sind, und daß das Eisen im Beton rostfrei bleibt.

IV. Der Portlandzement und seine Entstehung vom wissenschaftlichen Standpunkt.

1. Brennen und Sintern. Die Vorgänge, die sich hierbei abspielen, sind nach Doelter (Mineralchemie) folgende: Die innige Mischung von kohlensaurem Kalk und Ton wandert in den Ofen. Zuerst entweicht das mechanisch gebundene Wasser. Dann zersetzt sich mit steigender Temperatur der kohlensaure Kalk, und die Kohlensäure entweicht. Gleichzeitig wird Konstitutionswasser aus dem Tone ausgetrieben. Das entstehende Calciumoxyd wirkt auf die Silikate aufschließend ein, und bei lebhafter Rotglut ist der Ton schon nach einer Stunde vollständig zersetzt und alle Kieselsäure in die in verdünnter Salzsäure lösliche Modifikation übergeführt worden. Dabei nimmt die vorher hellgelblich aussehende Masse eine hellbraune Farbe an. Ihre Form ist noch unverändert erhalten, und die einzelnen kleinen Teilchen sind, wie man unter dem Mikroskope erkennen kann, noch nicht verfrittet, weswegen diese sogenannte ungare Masse noch leicht zerreiblich ist. Während bis dahin die Masse mit den hydraulischen Kalken und dem Romanzement in ihren Eigenschaften übereinstimmt, bei denen ebenfalls ein Aufschließen der Silikate durch Calciumoxyd stattfindet, ohne daß eine Schmelzverflüssigung zu erkennen ist, erfährt nun die Rohmasse des Portlandzementes mit steigender Temperatur eine Veränderung, die seine Darstellung wesentlich von anderen hydraulischen Bindemitteln unterscheidet. Es ist der Vorgang der Sinterung.

Die Sinterung ist eine bei Silikaten allgemein beobachtete Erscheinung, und man versteht unter Sinterungspunkt denjenigen Punkt, bei dem zuerst eine Schmelzung sichtbar wird. Wir finden sie nicht nur bei verunreinigten Stoffen, wo man annehmen kann (P. Rohland), daß Teile in einem inhomogenen Gemisch bereits geschmolzen sind und dabei andere Teile, die sich noch in festem Zustande befinden, einhüllen und durchdringen, sondern auch an reinen, also homogenen Silikaten kann sie beobachtet werden. In diesem Falle erweichen zuerst die Kanten an den Bruchstücken, und die kleineren Teilchen schmelzen eher wie die grobkörnigeren. Die geschmolzenen Massen bilden nach dem Abkühlen ein Glas, in dem die noch nicht erweichten Bestandteile eingebettet sind, wenn die Kristallisationsgeschwindigkeit des glasigen Stoffes keine allzugroße ist.

Auch chemische Reaktionen können während des Sinterns von Silikaten vorsichgehen, wenn man auch geneigt sein möchte, dies nur im schmelzflüssigen Zustande anzunehmen. Versuche über die Leitfähigkeit von Silikaten haben ergeben, daß sogar schon vor der Sinterung eine Leitung des elektrischen Stromes durch die feste Masse stattfindet. Mit zunehmender Temperatur wächst diese Fähigkeit, die bei der Sinterung schon erheblich groß sein kann.

Dieselben Erscheinungen haben wir nun auch beim Brennen des Portlandzementes. Hier zeigt sich eine Einwirkung der Temperatur in der Sinterzone des Ofens rein äußerlich schon dadurch an, daß die Rohmasse eine dunkelolivgrüne Farbe annimmt und etwas zusammenschrumpft. Die Sinterzone nimmt nur einen kurzen Raum ein, da das Sintern in möglichst kurzer Zeit erfolgen soll. Dittler und Jesser haben die Klinkerbildung unter dem Doelterschen Heizmikroskop verfolgt und folgende Beobachtungen gemacht: Bei 1375° findet ein starkes Zusammensintern statt, und zwischen 1425° und 1450° tritt plötzliche Bildung von Kristallen ein, die durch die ganze Schmelze

gleichmäßig verteilt sind. Es ist anzunehmen, daß bei der Sinterung des Portlandzementes chemische Reaktionen stattfinden, über die allerdings noch experimentelle Grundlagen fehlen. Wäre sie nur ein Schmelzbeginn, so könnte man keine Erklärung dafür finden, wie durch Ueberbrennen ein sogenannter totgebrannter Zement entstehen kann. Auch der Umstand, daß das Maximum des spezifischen Gewichtes während der Sinterung nicht der erreichten Höchsttemperatur entspricht, sondern der Höchstwert bei weiterem Erhitzen wieder abnehmen kann, läßt sich allein durch die Annahme eines beginnenden Schmelzprozesses nur schwer erklären. Die Tatsache, daß ein bis zum völligen Schmelzen erhitzter Klinker noch hydraulische Eigenschaften besitzen kann, ist noch kein Beweis dafür, daß er mit dem durch Sintern gewonnenen Produkt identisch ist. Die Sinterungstemperatur kann eine verschiedene sein und wird unter anderem vom Kalkgehalt und der Korngröße der gemahlenen Rohmasse bedingt.

Schon Ostwald stellte Versuche darüber an, ob der Vorgang der Sinterung Wärme verbraucht oder erzeugt. Man kam in der Folgezeit zu keinen guten Resultaten, und die einen Forscher nahmen an, daß ein exothermer, die anderen, daß ein endothermer Prozeß vorliege.

Neuerdings haben pyrometrische Untersuchungen ergeben, daß der Sinterungsvorgang aus zwei Teilreaktionen von entgegengesetzter Wärmetönung besteht. Nach Dittler und Jesser tritt zunächst bei etwa 1350° unter gleichzeitiger Erweichung der Masse Wärmebindung ein. Bei 1430° ändert sich die Richtung der Temperaturkurve plötzlich und deutet dadurch an, daß sich ein exothermer Vorgang abzuspielen beginnt. Es ist dieselbe Temperatur, bei der Kristallbildung beobachtet werden konnte.

2. Der „freie" Kalk. Schon solange man sich mit der Zusammensetzung des Portlandzementes beschäftigt, herrscht Streit darüber, ob alles Calciumoxyd in chemisch gebundener Form vorliegt, oder ob sich auch größere Mengen freien Aetzkalkes im Klinker befinden. Im letzteren Falle bestände dieser aus einem Gemisch von hydraulischer Schlacke und Calciumoxyd, ähnlich wie wir es bei den Schlackenzementen finden. Hier hat der Kalk den Zweck, beim Anmachen des Zementes mit Wasser eine alkalische Lösung zu bilden, deren die hydraulischen Schlacken zur Anregung des Abbindens und Erhärtens bedürfen. Gegen die Anwesenheit von größeren Mengen freien Calciumoxyds sprechen aber mehrere Umstände. Einmal ist auch bei mehrmonatlichem Lagern des Zementrohmehles keine Verschlechterung der Eigenschaften zu erkennen, wie es bei den hydraulischen Bindemitteln, die durch Mischen mit Aetzkalk hergestellt werden, der Fall ist. Diese Einbuße an guter Beschaffenheit muß bei letzteren auf den Gehalt an freiem Kalk zurückgeführt werden, der aus der Luft begierig Wasser und Kohlensäure aufnimmt und in das für das Abbinden unwirksame Karbonat übergeht. Der Portlandzement dagegen gewinnt sogar noch durch Lagern in trockenen Räumen an Qualität. Ferner müßte bei Gegenwart größerer Mengen ungebundenen Aetzkalkes eine viel bedeutendere Erwärmung beim Anrühren dieses Zementes mit Wasser wahrgenommen werden, als dies wirklich geschieht. Dagegen wenden die Anhänger der Theorie des freien Kalkes ein, daß dieser in einer kristallinischen oder totgebrannten Form vorläge, die sich nur langsam mit Wasser hydratisiere. Wieder andere sagen, der Kalk befände sich in isomorpher Mischung mit den Silikaten, oder auch in fester Lösung nur lose gebunden, zwar nicht nach stöchiometrischen Verhältnissen, aber doch in bestimmten Mengen. Gegen alle diese Annahmen muß angeführt werden, daß ein solcher Zement einen Treiber geben müßte. Denn wenn der Kalk so träge mit Wasser reagiert, so wird sich auch nach dem Abbinden und teilweisen Erhärten noch Calciumhydrat unter Volumvermehrung bilden und die erhärtenden Massen auseinandertreiben. Dies finden wir aber nur bei Zementen, bei denen tatsächlich durch falsche Aufbereitung ein zu hoher Kalkgehalt vorliegt.

Die mannigfachsten Versuche sind angestellt worden, um freien Kalk im Portlandzementklinker nachzuweisen oder zu erkennen. Ihn mit Säuren, Wasser oder wässerigen Lösungen herauszuwaschen, scheiterte an dem Umstand, daß die hochbasischen Kalkverbindungen, die sich beim Brennen bilden, bei gewöhnlicher Temperatur sehr unbeständig sind und schon durch Einwirkung der geringsten Mengen Wasser hydrolysiert werden, wobei aber Aetzkalk frei wird. Und zwar geht diese Reaktion so schnell vor sich, daß man nicht erkennen kann, ob außerdem schon vorher freier Kalk zugegen war oder nicht. Dieselben Erfahrungen machte man bei der Einwirkung alkoholischer Lösungen. Schließlich vermischte man Portlandzementmehl innig mit festen Salzen, besonders Ammoniumverbindungen, um am Ammoniakgeruch die Einwirkung freien Kalkes zu erkennen. Aber auch hier konnten chemische Zersetzungen der Kalkverbindungen nicht vermieden werden. Die Versuche mit trockenen, sauren Gasen ergaben zwar keine quantitativen Resultate, immerhin konnte aber aus ihnen geschlossen werden, daß Aetzkalk in größeren ungebundenen Mengen ausgeschlossen ist. Durch Schlämmen den Aetz-

kalk rein mechanisch von den übrigen Klinkerbestandteilen zu trennen, hatte keinen Erfolg ebenso wie das Streben, aus Hydratwasserbestimmungen bei verschiedenen Temperaturen irgendwelche Schlüsse auf das Vorhandensein von Calciumhydroxyd neben anderen Hydroverbindungen zu ziehen. Unter dem Mikroskope konnte H. Kappen nur dann freies Calciumoxyd in Portlandzementklinkerdünnschliffen entdecken, wenn gröbere Fehler in der mechanischen Aufbereitung vorlagen, so daß das Calciumoxyd an einzelnen Stellen noch in gröberen Teilchen vorhanden war, die beim Brennen nicht mit dem Tone reagiert hatten. Dann erkannte er unter dem Mikroskope einzelne Flecken von verschiedener Größe ohne einheitliche Form, die keine Einwirkung auf das polarisierte Licht zeigten. Solche Zemente kennzeichneten sich dann aber durch ihre treibenden Eigenschaften. Dieselben Beobachtungen konnte neuerdings Wetzel machen.

Zum Schluß seien noch die Resultate erwähnt, die man mit wasserfreien Phenolphtaleinlösungen in Chloroform, Alkohol und Benzol erzielt hat. Richter fand, daß frischgeglühter Aetzkalk, auch in der totgebrannten oder kristallinischen Form mit wasserfreier Lösung von Phenolphtalein deutliche Rotfärbung zeigt. Stellte man diesen Versuch aber mit normalem Portlandzementmehl oder künstlich dargestellten Silikaten an, so blieb die Farberscheinung aus. Dagegen fand er bei treibenden Zementen, die also mit zuviel Kalk aufbereitet worden waren, stets bald mehr oder weniger starke Rotfärbungen, woraus auf freien Aetzkalk in diesen geschlossen werden muß. Auch durch weitere Versuche anderer Forscher wurde die Gebrauchsfähigkeit dieser Reaktion anerkannt: Volumbeständige Zemente geben keine Rotfärbung, die treibenden Zemente dagegen färben die Lösung ebenso wie reiner Aetzkalk.

3. Die Petrographie des Zementklinkers. Im Jahre 1897 machte Törnebohm, in Uebereinstimmung mit von Le Chatelier schon einige Zeit früher gemachten Beobachtungen, mit Hilfe des Mikroskopes wichtige Entdeckungen. Von dem Standpunkte ausgehend, daß man es beim Portlandzementklinker mit einem künstlichen Gestein zu tun hat, glaubte er nicht nur auf rein chemischem Wege untersuchen zu müssen, sondern auch durch Betrachtung von Dünnschliffen mit dem Mikroskop Licht in die Zusammensetzung bringen zu können. Zu diesem Zwecke wurden besonders gut kristallinische Klinker zur Herstellung von Dünnschliffen ausgesucht. Um zu vermeiden, daß bei Verwendung von Wasser als Schleifflüssigkeit durch Zersetzung Fehler in der Beobachtung unterliefen, wurden auch Petroleumschliffe zur Kontrolle hergestellt. Hierbei entdeckte er folgende wichtige Tatsachen: In normalen Klinkern können mit Bestimmtheit vier verschiedene, kristallographisch wohldefinierte Bestandteile erkannt werden. Außerdem liegt noch eine isotrope, die vier Bestandteile einschließende Masse vor, die einem Glase vergleichbar ist. Die Mineralien, als welche er sie ansieht, belegte Törnebohm mit den Namen Alit, Belit, Celit und Felit und charakterisierte sie folgendermaßen:

3a) Der Alit ist der wichtigste Bestandteil. Er ist farblos und bricht das Licht ziemlich stark, während der Grad der Doppelbrechung nur sehr gering ist. Bei guter kristallinischer Ausbildung zeigt er teils leistenförmige, teils sechsseitige Schnitte von verschiedener Doppelbrechung. Die letzteren scheinen manchmal fast isotrop zu sein, als ob sie dem hexagonalen Systeme angehörten. Hiergegen spricht aber, daß Törnebohm in besonders dicken Schliffen deutlich zweiachsige Interferenzfiguren erkennen konnte, so daß er die Annahme machte, daß der Alit rhombisch kristallisiert mit hexagonalem Habitus. So fand er auch an einigen sechsseitigen Schnitten Zwillingsbildung, wobei jedenfalls eine Prismenfläche Zwillingsfläche war. Neben den erwähnten breiteren Leisten, welche einen ziemlich deutlichen Spaltungsdurchgang parallel der Längsachse besitzen, können mitunter besonders in schwach gebrannten Klinkern schmalere Leisten auftreten mit demselben optischen Verhalten wie der Alit. Da sie ferner mit normal ausgebildeten Alitindividuen verwachsen, als ob sie beide aus ein und demselben Mineral beständen, hält sie der genannte Forscher für Schnitte von abnorm dünnen Alittafeln.

3b) Der Belit kennzeichnet sich durch seine schmutzig gelbe, etwas trübe Farbe. Er besitzt ein lebhaftes Interferenzvermögen, ist optisch zweiachsig und zeigt ziemlich starke Lichtbrechung. Die rundlich geformten Körnchen lassen keinen bestimmten Kristallumriß erkennen und treten bald vereinzelt, bald in Gruppen vereint auf. Streifen, die sich in verschiedenen Richtungen auf ihnen zeigen können, schneiden sich in keinem bestimmten Winkel. Die Auslöschungsrichtung läuft meist nicht mit einer dieser Richtungen parallel.

3c) Der Celit kann leicht neben den anderen Bestandteilen des Klinkers an seiner dunklen, gelblich-braunen Farbe erkannt werden. Er ist stark doppelbrechend und optisch zweiachsig. Das Mineral ist mitunter, besonders in schwach gebrannten Klinkern, in kleinen Stengelchen ausgebildet, die dann immer parallele Auslöschung zeigen, weswegen er dem rhombischen Systeme anzugehören

scheint. Er zeigt starken Pleochroismus, und die parallel der Längsrichtung der Stengelchen schwingenden Strahlen werden am stärksten absorbiert. Dies ist auch die Richtung der kleinsten optischen Elastizität. In gut gebrannten Klinkern tritt er meist als Ausfüllung, in Flecken verteilt, zwischen den übrigen Bestandteilen auf.

3d) Der Felit, der keine Färbung zeigt, besitzt kräftiges Doppelbrechungsvermögen und ist optisch zweiachsig. Das Licht bricht er ungefähr ebenso stark wie der Belit. Weder die runden Körner, noch die länglichen Gebilde, in denen er aufzutreten vermag, zeigen kristallographische Umgrenzung. Sind sie gestreift, so ist es immer quer zur Längsrichtung, wie ebenfalls die Auslöschung stattfindet. Die Streifung gibt auch die Richtung der kleineren optischen Elastizität an. Danach liegt im Felit wohl ein rhombisches Mineral vor. Auffallend ist, daß mit einem reichlichen Vorhandensein des Felits meist ein Gehaltsrückgang an Belit Hand in Hand geht und umgekehrt, so daß beide sich gleichsam vertreten können.

H. Kappen hat diese von Törnebohm gemachte Beobachtung weiter verfolgt und nimmt auf Grund seiner dabei gemachten Erfahrungen an, daß Belit und Felit verschiedene Modifikationen ein und derselben chemischen Verbindung sind, die sich nur bei verschiedenen Temperaturen bilden. Der Entstehung des Felit geht danach meistens die Bildung von Belit voraus, der bei der Sinterung unterhalb seines Schmelzpunktes kristallisiert, während der Felit sich aus der feuerflüssigen Masse abscheidet.

3e) Die amorphe, glasige Substanz ist isotrop, farblos und zeigt recht starkes Lichtbrechungsvermögen, welches das des Alits noch etwas übertrifft. Daher ist diese Masse, welche die vier anderen Bestandteile umhüllt, nicht immer leicht vom schwach doppelbrechenden Alit zu unterscheiden. Sie kommt nur in geringen Mengen vor.

Diese fünf Gemengteile treten im normalen Klinker immer mehr oder weniger deutlich auf. Törnebohm untersuchte ferner Brennproben, wo der Normalrohmehlmischung künstlich verschiedene Prozente je einmal von $CaCO_3$, Al_2O_3, Fe_2O_3 und SiO_2 noch zugesetzt wurden, um deren Einfluß auf die Mineralienbildung zu studieren. Dabei konnte er beobachten, daß mit steigendem Gehalt des Klinkers an Kieselsäure die Menge des Belits zunimmt, während sie mit größerem Zusatz von Calciumoxyd geringer wird. So wurde durch Zugeben von 4% Calciumkarbonat zur Normalmischung ein Klinker erbrannt, der im Dünnschliff fast nur Alit und Celit erkennen ließ. Die Annahme, daß der Celit seiner dunklen Färbung wegen das durch den Eisengehalt ausgezeichnete Mineral ist, scheint eine Bestätigung dadurch gefunden zu haben, daß durch Zusetzen von Eisenoxyd dessen Quantität ganz erheblich vermehrt wurde. Ein Brennen mit einem Zuschuß von 2% Tonerdehydrat bewirkte keine sichtbare Aenderung des Mineralbestandes.

An Klinkern verschiedenen Brandes fand Törnebohm folgendes: Zu schwach gebrannter Klinker besteht aus einer porösen Masse, die wesentlich aus kleinen, hellen Körnchen zusammengesetzt ist, deren Kanten abgerundet, gleichwie geflossen, erscheinen. Alit und Belit (oder Felit) lassen sich erkennen, und vielleicht sind auch Calciumoxydkörnchen vorhanden, die im Dünnschliff, weil sie isotrop sind, kaum sicher wahrzunehmen sind. Der Celit bildet das eine Mal eine Zwischenmasse, das andere Mal tritt er in kleinen Stengelchen mehr idiomorph auf. Im gut gebrannten Klinker, der weniger porös ist, sind Alit und Belit besser kristallinisch ausgebildet, während der Celit nur in fleckenartiger Verteilung als Zwischenmasse vorkommt. Der eisenreiche Celit besitzt den niedrigsten Schmelzpunkt und kristallisiert daher zuerst von allen Bestandteilen. Nimmt dann aber die Temperatur weiter zu, so wird er flüssig, und die ganze Masse sintert zusammen, wodurch die Bildung von Alit- und Belitkristallen wesentlich gefördert wird.

Der Celit wirkt somit gewissermaßen als Flußmittel, und beim Erkalten der Masse sehen wir die Kristalle der anderen Mineralien, die bei normalem Brennen nicht in Fluß geraten, in ihm eingebettet.

Zu einer anderen Ansicht ist hier von Glasenapp auf Grund petrographischer Forschungen gelangt. Auch er findet bei Untersuchungen mit dem Mikroskop an Dünnschliffen eine Zwischenmasse fleckenweise zwischen den übrigen Bestandteilen verteilt. Aber er meint, daß man diese Masse nicht mit dem Celit verwechseln dürfe und bezeichnet diesen Bestandteil des Portlandzementklinkers als Schlacke, die sich nach ihm vom Celit wesentlich unterscheidet. Sie ist amorph, glasig, optisch inaktiv und je nach dem Oxydationszustand des Eisens gelblichrot bis grünlichbraun gefärbt, welchem Umstand der Klinker im wesentlichen seine Farbe verdankt. Nur selten besitzt die Schlacke ein strahlig-kristallinisches Gefüge, und in Ausnahmefällen, wenn es örtlich an Eisenoxyd fehlt, kann sie sich als amorphes, optisch-inaktives farbloses Glas darstellen, wie es auch Törnebohm gesehen hat.

4. Die chemische Konstitution. Die Versuche, die chemische Zusammensetzung des Portlandzementklinkers aufzuklären, reichen bis rund hundert Jahre zurück. Zu-

erst versuchte man natürlich durch die chemische Analyse einen Einblick zu erhalten. Aber der Nachweis der einzelnen Komponenten, vor allen Dingen Kieselsäure, Aluminiumoxyd, Calciumoxyd und Eisenoxyd, ließ keinen Schluß zu auf die Verbindungen, die sich in der mannigfaltigsten Weise aus jenen bilden können. Das wichtigste, was die Analyse bringen konnte, wurde durch Vikat schon vor nahezu hundert Jahren ausgesprochen und bezieht sich auf alle hydraulischen Bindemittel, nämlich die Tatsache, daß alle hydraulischen Kalke Ton enthalten.

Dann glaubte man, durch Synthese mehr Licht in die Erforschung des Portlandzementklinkers zu bringen. Man schmolz Calciumoxyd einmal mit Kieselsäure, das andere Mal mit Aluminiumoxyd in den verschiedensten Verhältnissen zusammen. Wurde auf diese Weise ein Silikat oder Aluminat gefunden, das mit Wasser angemacht ähnlich dem Portlandzemente abband und erhärtete, so galt dies leichthin als die Verbindung, die diesen darstellt und auszeichnet. Trat mit Wasser keine Reaktion ein, so galt es für ausgeschlossen, daß eine solche Verbindung im Klinker vorkomme.

Einen großen Schritt vorwärts bedeutete naturgemäß die Entdeckung verschiedener kristallographisch wohldefinierter Bestandteile durch das Mikroskop. Wußte man doch bis dahin nicht, ob eine chemisch definierbare Verbindung, oder ein Gemisch in Form einer Schmelze, oder auch ein Glas, eine feste Lösung vorlag, alles Annahmen, die gemacht wurden. Jetzt sah man, daß der Klinker ein Gemisch von mehreren chemischen Verbindungen darstellt, die man nun zu trennen versuchte. Das Auslösen mit Flüssigkeiten hatte keinen Erfolg, da sich die in der Hitze gebildeten Verbindungen, mit Wasser in Berührung gebracht, zersetzen. Törnebohm versuchte durch Schlämmen den Alit zu isolieren, der bald als der wichtigste Faktor im Zement erkannt wurde. Da er ihn aber nicht genügend rein erhalten konnte, hat seine Analyse keinen großen Wert. Erst später gelang es Unger beim Schmelzen von Portlandzement gut ausgebildete Kristalle zu erzeugen, die dem von Törnebohm beschriebenen Alit ziemlich genau glichen. Sie waren so groß auskristallisiert, daß eine mechanische Trennung fast reiner Nädelchen dieses Minerals von der übrigen Klinkermasse möglich war. Sie wurden analysiert, und es zeigte sich, daß das molekulare Verhältnis von $CaO : SiO_2$ im Durchschnitt gleich 3 war. Außerdem fanden sich aber 8,55% Tonerde in ihnen vor, so daß die oft gemachte Annahme, daß im Alit ein reines Tricalciumsilikat vorläge, hinfällig wurde. Hierbei ist jedoch zu erwähnen, daß es noch nicht einwandfrei festgestellt ist, ob die aus geschmolzenem Portlandzement — der in diesem Falle auch noch mit einem größeren Gehalt an Calciumoxyd gebrannt wurde, als der Normalmischung in der Praxis entspricht — auskristallisierenden Verbindungen wirklich mit dem aus nur gesintertem Material entstehenden identisch sind.

Augenblicklich ist man eifrig bemüht, systematisch durch Schmelzen alle möglichen Calciumsilikate und Calciumaluminate darzustellen und ihre Eigenschaften zu prüfen. Aus ihrer Beständigkeit an der Luft und ihrem Verhalten dem Wasser gegenüber sucht man dann Schlüsse auf die Möglichkeit ihres Vorkommens im Portlandzement zu ziehen.

Sehr viel Bedeutung legt man auch der thermischen Analyse bei, durch welche man die Bildungsvorgänge der Gefügebestandteile des Klinkers bei hohen Temperaturen und ihre chemische Zusammensetzung erklären will.

Die thermische Analyse beruht auf der qualitativen oder auch quantitativen Messung der Wärmetönungen, die beim Erhitzen oder Abkühlen eines Systems auftreten. Meistens studiert man die Abkühlung, da sich die Erhitzung nicht immer so gleichmäßig gestalten läßt, und stellt die Temperaturen des sich abkühlenden Systems in Abhängigkeit von der Zeiteinheit in einer Kurve dar. Knickpunkte in einer solchen Abkühlungskurve zeigen an, daß chemische Reaktionen stattgefunden haben. Nimmt man in dieser Weise die Erstarrungskurven einer ganzen Systemreihe, z. B. $CaO—SiO_2$ von 0% SiO bis zu 100% SiO_2 auf und vereinigt sie zu einem Schaubild, so erhält man das Erstarrungsbild dieses Systems. Aus einem solchen Erstarrungsbild können wir nicht nur erkennen, wann eine Verbindung sich ausscheidet, sondern es erlaubt auch, sichere Schlüsse auf die chemische Zusammensetzung des erstarrenden und erstarrten Systems zu ziehen, so daß der innere Aufbau nach der Erstarrung sich voraussagen läßt (Wetzel).

Diese chemisch-physikalische Untersuchungsmethode hat in der Metallographie über die verwickeltsten Metallegierungen Aufschluß geben können und man verspricht sich, auch für die Klarstellung der Konstitution des Portlandzementes wertvolle Resultate von ihr zu erhalten.

Man ist sich nur noch nicht einig darüber, ob im Portlandzement ein Dreistoff- oder Vierstoffsystem vorliegend anzunehmen ist. Richtiger ist wohl zu den drei Stoffen CaO, SiO_2, Al_2O_3 als vierten noch das Fe_2O_3 hinzuzunehmen, da das Eisen sowohl bei der Bildung als auch beim Aufbau der Klinkerminerale eine Rolle spielt. Die übrigen Bestandteile des Zementklinkers können wegen ihrer geringen Menge wohl übergangen werden. Ein sehr großer Teil von Verbindungen, die im Vierstoffsystem in Frage

kommen, scheidet naturgemäß durch die in der Praxis eingehaltene Mischung ganz bestimmter, nur um einen geringen Betrag differierender Mengen der vier Stoffe CaO, SiO_2, Al_2O_3 und Fe_2O_3 aus. Jänecke hat die Lage der Zementklinker im Vierstoffsystem nach den Analysenzahlen vom Vereinszement Deutscher Portlandzementfabriken festgelegt und damit das für die Untersuchungen in Frage kommende Gebiet abgegrenzt. Er findet schließlich für den Alit die Zusammensetzung $8CaO . 2 SiO_2 . Al_2O_3$. Die mikroskopische Untersuchung hat nach seinen Beobachtungen die Einheitlichkeit dieses Körpers bestätigt. Außerdem sollen im Klinker noch die Verbindungen vorliegen: $2CaO . SiO_2$, $3CaO . Fe_2O_3$ und CaO, welch letztere im kalkarmen vollständig fehlen kann. Zu untersuchen bleibt allerdings noch der Einfluß, den das Brennen nur bis zur Sinterung im Gegensatz zum Schmelzen auf die Bildung dieser Verbindungen hat.

Das Arbeiten mit Schmelzen ist sicher ein Fehler dieser Untersuchungen, der mehr in Rechnung zu setzen ist, als es gewöhnlich geschieht. Bei der Sinterung, wie sie praktisch nur in Frage kommt, ist die Beweglichkeit der einzelnen Komponenten naturgemäß eine viel geringere als im Schmelzfluß. Außerdem sind im Portlandzementrohmehl zwei dieser Komponenten, Al_2O_3 und SiO_2, zu einer chemischen Verbindung, im Tone vereinigt, und man weiß auch, daß die Sinterungsdauer eine bestimmte Zeit nicht überschreiten darf, wenn das Brennprodukt nicht an Güte einbüßen soll. Wetzel stellt aus diesen Erwägungen die thermischen Untersuchungen direkt an Rohmehl an und untersucht die Brennprodukte gleichzeitig mit dem Mikroskop.

5. Abbinden und Erhärten. Rührt man Portlandzement mit Wasser an, so tritt nur eine Temperaturerhöhung von etwa 5^0 bis 10^0 C ein, wodurch er sich wesentlich von den natürlichen hydraulischen Kalken und Romanzementen unterscheidet, die eine große Menge freien Kalkes enthalten. Man hat die Wärmetönungen beim Abbinden gemessen und gefunden, daß ein Temperaturmaximum an dem Zeitpunkt eintritt, wo der Zementbrei eben dem Druck des Fingernagels zu widerstehen beginnt. Später ist dann noch einmal ein Ansteigen der Temperatur in schwächerem Maße zu bemerken. Zum Stillstand kommt der Vorgang des Erhärtens wohl erst nach Jahren. Die Leitfähigkeit des elektrischen Stromes ist großen Aenderungen unterworfen und zu kompliziert, um Schlüsse aus ihr auf die Vorgänge beim Erhärten zu ziehen. Interessant ist die Beobachtung, daß gewisse Zusätze, besonders von Elektrolyten, eine Aenderung der Abbindezeit bewirken. Bekannt ist ja in dieser Beziehung vor allen Dingen die Eigenschaft des Gipses, den Abbindeprozeß zu verzögern, wovon man in der Praxis ausgiebig Gebrauch macht. Um dagegen eine Beschleunigung zu erzielen, gibt man einen Zusatz von Soda zum Anmachwasser. Rohland versucht diese Erscheinungen durch katalytische Wirkungen der Beigaben zu erklären.

Die Versuche, den Vorgang des Abbindens und Erhärtens restlos zu erklären, scheitern natürlich in erster Linie an der Unkenntnis der Verbindungen, die im gebrannten Portlandzement vorliegen. Man weiß nur, daß dieses hochbasische Kalkverbindungen sein müssen, die sich mit Wasser leicht zersetzen, wobei sich Kalkhydrat bildet. Ehe dies bekannt war, versuchte man neben vielen anderen Theorien, die aufgestellt wurden, die Erhärtung durch einfache Hydratation der vorliegenden Verbindung oder Verbindungen analog der des Gipses zu erklären. Dabei wurde die Bildung der verschiedensten Kalkhydroverbindungen angenommen.

Einen wesentlichen Fortschritt in der Erforschung des Abbinde- und Erhärtungsvorganges brachten die Untersuchungen Ambronns, der mit Hilfe des Mikroskopes die Einwirkung von Wasser auf das Zementrohmehl verfolgte. Dabei machte er folgende interessante Beobachtungen: In den ersten Tagen bilden sich an den kleinen Klinkerkörnchen nadel- und plättchenförmige Kristalle in sehr großer Anzahl. Die Nädelchen sind sehr dünn und von ultramikroskopischem Durchmesser. Von benachbarten Körnchen aus sich erstreckend, greifen sie innig ineinander und bewirken wahrscheinlich auf diese Weise ein ziemlich festes Aneinanderhaften der einzelnen Teilchen. Die außerdem auftretenden hexagonalen Plättchen liegen meistens auf der hohen Kante und erscheinen daher als dicke Nadeln. Auch sie tragen jedenfalls dadurch, daß sie um die einzelnen Klinkerkörnchen Kränze bilden, wobei benachbarte ineinanderwachsen, zu einem festen Aneinanderhaften bei. Nach einigen Tagen kann die Bildung neuer Kristalle beobachtet werden, die dem hexagonalen Systeme angehören und viel größer sind als die eben beschriebenen. Es sind dieselben Kristalle, die man schon früher am erhärteten Zemente wahrgenommen hatte. Schließlich tritt noch die Abscheidung einer kolloiden Substanz in die Erscheinung, welche die schon vorliegenden Nadeln und Plättchen umhüllt, wodurch die Verkittung noch fester werden muß. Als wesentliche Ursache der endgültigen Erhärtung betrachtet Ambronn die nach und nach eintretende Inkrustierung der kolloiden Massen durch Kalk und Kieselverbindungen, während vor-

her die Kristallbildung, besonders das Ineinanderwachsen der dünnen Nädelchen und Plättchen, wichtig für den Vorgang des Abbindens ist.

Eine andere Theorie über die Deutung dieser Erscheinungen ist von W. Michaelis sen. aufgestellt worden. Nach ihm bildet sich aus dem Zementklinker, der nach seiner Meinung eine mit Kalk sehr übersättigte feste Lösung von Kalk, Kieselsäure, „Tonsäure und eiseniger Säure“ ist, durch Anmachen mit Wasser sofort eine übersättigte Lösung von Kalkerde, Tricalciumaluminat und -ferrit. Aus dieser Lösung scheiden sich diese Verbindungen in Nadeln und kleinen hexagonalen Tafeln aus. Dieser reine Kristallisationsprozeß kann nach Michaelis nicht der eigentliche hydraulische Erhärtungsprozeß sein. In diesen kristalloiden Körper würde das Wasser ebenso wie in den nicht hydraulischen Gips eindringen können und ein Erweichen herbeiführen. Da tritt nun ein neuer Prozeß ein, den er für den wichtigsten bei der Zementerhärtung hält. Plötzlich gerinnt die ganze noch vorhandene übersättigte Lösung als Hydrogel, wodurch der Abbindeprozeß zu Ende geführt ist. Das Hydrogel, das eine semipermeable Masse darstellt, wird durch Adsorption von Kalk immer starrer. Der Rest des Wassers wird dem Gel durch noch nicht hydratisierte Klinkerbestandteile im Innern allmählich ganz entzogen, so daß die Kristallnadeln schließlich in einer wasserundurchlässigen Masse fest eingebettet sind, woraus sich die Beständigkeit des Portlandzementes unter Wasser erklärt.

Einen weiteren Schritt vorwärts zur Klärung der Hydratationsvorgänge bedeuteten die Untersuchungen S. Keisermanns über die chemische Zusammensetzung der beim Anrühren mit Wasser entstehenden neuen Gebilde. Er arbeitete dazu ein Tinktionsverfahren aus, welches gestattet, die Oxyde SiO_2, Al_2O_3 und CaO an ihrem Verhalten bestimmten Farbstoffen gegenüber zu erkennen. So ist Patentblau in alkalischer Flüssigkeit ein vorzügliches Reagenz auf Tonerde sowie tonerdehaltige Substanzen, während zum Nachweis von Kieselsäure neben Tonerde am besten Methylenblau in essigsaurer Lösung dient. Kalk wird durch alkalische Anthrapurpurinlösung leicht nachgewiesen, da dieser Farbstoff alle kalkhaltigen Körper sehr deutlich anfärbt.

So kann durch das Anfärben mit Patentblau erkannt werden, daß nur die kleinen hexagonalen Plättchen Aluminiumoxyd, in irgendeiner Form gebunden, enthalten, während die anderen Kristalle und die Gelmasse tonerdefrei sind. Freie Kieselsäure liegt nicht vor, da Methylenblau in neutraler Lösung keine Anfärbung des Präparates hervorbringt. Dagegen färbt es, in essigsaurer Lösung verwendet — durch die Säure wird Kieselsäure aus ihren Verbindungen abgeschieden —, die Nädelchen und Gelmasse unter Zersetzung blau, ein Beweis, daß diese kieselsäurehaltig sind. Mit kalkwässeriger Anthrapurpurinlösung kann gezeigt werden, daß alle Kristalle und auch die Gelmasse Kalk in irgendeiner Form enthalten. Die qualitative Zusammensetzung der Hydratationsprodukte des Portlandzementes ist danach folgende: Sowohl die feinen Nadeln wie die Gelmasse bestehen aus einem Calciumsilikat, die dünnen hexagonalen Plättchen sind ein Calciumaluminat und sind frei von Kieselsäure, und die großen hexagonalen Kristalle bestehen aus Kalkhydrat.

Literatur. *Weitgehende Literaturverzeichnisse befinden sich in:* **Jordis und Kanter,** *Die geschichtliche Entwicklung der Theorien über die Konstitution von Portlandzement, Zeitschr. f. angewandte Chemie, 1903, 463, 485.* — **C. Doelter,** *Handbuch der Mineralchemie, 1911.* — **W. und D. Asch,** *Die Silikate in chemischer und technischer Beziehung, 1911.* — **O. Dammer,** *Chemische Technologie der Neuzeit, I. Bd., 1910.* — **C. Unger,** *Entwicklung der Zementforschung nebst neuen Versuchen auf diesem Gebiet, 1904.*

Ferner seien zur Orientierung über die einzelnen Gebiete des Zements noch folgende Werke genannt: **C. Schoch,** *Die moderne Aufbereitung und Wertung der Mörtel-Materialien. 1913.* — **C. Naske,** *Die Portlandzementfabrikation. 1909.* — **H. Passow,** *Hochofenzement. 1912.* — *Zur Frage des freien Kalkes:* **S. Habianitsch,** *Neuere Zementforschungen. 1908.* — **A. E. Törnebohm,** *Ueber die Petrographie des Portlandzementes. 1897.* — **O. Schott,** *Kalksilikate und Kalkaluminate in ihren Beziehungen zum Portlandzement. 1906.* — **O. Schmidt,** *Der Portlandzement auf Grund chemischer und petrographischer Forschungen. 1906.* — **Le Chatelier,** *Recherches expérimentales sur la constitution des mortiers hydrauliques. 1904.* — **Cl. Richardson,** *The Constitution of Portlandcement from a physico-chemical standpoint. 1904.* — **W. Michaëlis** *sen., Der Erhärtungsprozeß der kalkhaltigen hydraulischen Bindemittel. 1909.* — **S. Keisermann,** *Der Portlandzement, seine Hydratbildung und Konstitution. 1910.*

Außerdem sei verwiesen auf wichtige Abhandlungen und Vorträge, die sich in den Protokollen der Verhandlungen des Vereins deutscher Portlandzement-Fabrikanten 1900 bis 1913 und in der Tonindustrie-Zeitung, in der Zeitschrift für angewandte Chemie und in der Zeitschrift für anorganische Chemie befinden.

P. Menge.

Zeolithe.

1. Definition. 2. Entstehung und Vorkommen. 3. Die wichtigsten Mineralien. 4. Bodenzeolithe und chemisches Verhalten. 5. Künstliche Zeolithe. Praktische Anwendungen.

1. Definition. Als Zeolithe bezeichnet man eine Gruppe von wasserhaltigen Silikatmineralien, die mit wenigen Ausnahmen noch Kalk und Tonerde, zum großen Teil auch Alkalien enthalten. Der Wassergehalt verändert sich stetig beim Erhitzen und scheint durch Adsorption bedingt zu sein, daher drücken die im folgenden angegebenen chemischen Formeln nur annähernd die Wassermenge aus. Beim Laumonit ist das Wasser so lose gebunden, daß es schon bei gewöhnlicher Temperatur in trockener Luft entweicht.

2. Entstehung und Vorkommen. In der Natur sind die Zeolithe aus den Mineralien der Feldspat-, Leucit- und Nephelingruppe durch Verwitterung und Wasseraufnahme entstanden, sie finden sich vorzugsweise auf den Mandelräumen der Basalte und Phonolithe sowie in Tuffen. Auch an heißen Quellen (Plombières) sowie an dem Zement und den Ziegeln altrömischer Bäder hat man die Bildung der Zeolithe beobachtet. Die wichtigsten Fundorte sind: die Inseln Faröer und Island, das Siebengebirge, Hegau und der Kaiserstuhl, Böhmen und Tirol, die Westghats Vorderindiens.

3. Die wichtigsten Mineralien. Die wichtigsten Zeolithe sind die folgenden:

1. Apophyllit (Ichthyophtalm) $CaSi_2O_5 . 2H_2O$. Tetragonal und meist in spitzen Pyramiden kristallisierend (Fig. 1 und 2).

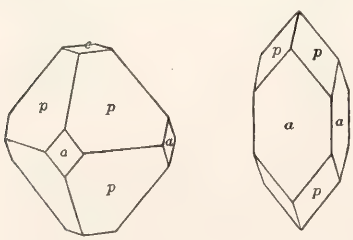


Fig. 1 und 2. Apophyllit.

2. Analcim $Na_2Al_2Si_4O_{12} . 2H_2O$, regulär in oft wasserhellen Kristallen vorkommend, von ihm unterscheidet sich der Fujanasit im wesentlichen durch den Ersatz eines Teils Natron durch Kalk (Fig. 3 und 4).

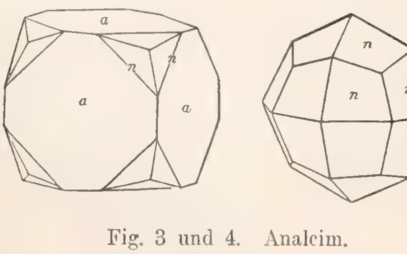


Fig. 3 und 4. Analcim.

3. Natrolith (Mesotyp, auch zum Teil Spreustein genannt) $Na_2Al_2Si_3O_{10} . 2H_2O$. In rhombischen, teilweise gefärbten Kristallen, teils in schön gelben strahligen Massen (Hohentwiel) vorkommend (Fig. 5).

4. Skolezit (Kalkmesotyp) $CaAl_2Si_3O_{10} . 3H_2O$. In monoklin-hemiedrischen Nadeln (häufig Zwillinge) kristallisierend. Auch gibt es Uebergangsglieder von Skolezit zu Natrolith (also Na- + Ca-mesotyp), die auch als Mesolith, zum Teil als Galaktit bezeichnet werden.

5. Comptonit (Thomsonit) $2(CaNa_2)Al_2 Si_2O_8 . 5H_2O$. Als rhombische Prismen und knollenförmig meist in Begleitung mit anderen Zeolithen vorkommend.

6. Laumontit $CaAl_2Si_4O_{12} . 4H_2O$. Monoklin, meist stenglige Aggregate bildend, sein Vorkommen neben gediegenem Kupfer am Oberen See verdient besonderes Interesse.

7. Heulandit (Stilbit, Blätterzeolith) $CaAl_2Si_6O_{16} . 5H_2O$. In monoklinen Kristallen auftretend, an denen besonders die sehr vollkommene Spaltbarkeit nach dem Klinopinakoid auffällt. Bei mehr als 150° ist das Wasser entwichen und die Substanz verhält sich alsdann rhombisch (Fig. 6).

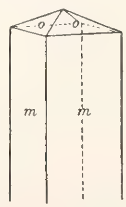


Fig. 5. Natrolith.

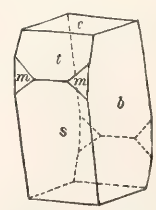


Fig. 6. Heulandit.

8. Desmin $(Ca.Na_2)Al_2Si_6O_{16} . 6H_2O$ (Strahlzeolith, Stilbit). Als monokline, meist zu strahligen Massen vereinigte Nadeln vorkommend, die nach dem Klinopinakoid gut spalten (Fig. 7).

9. Harmotom (Kreuzstein) $BaAl_2Si_5O_{14} . 5H_2O$. Monoklin, als kreuzförmig durchwachsene Zwillungsbildungen oft beobachtet; er enthält neben Barium auch etwas Kalium (Fig. 8).

10. Phillipsit (Kalkharmotom. $Ca.K_2$) $Al_2Si_5O_{14} . 5H_2O$. Ebenfalls monoklin, mit Harmotom isomorph und infolge von Zwillingsbildung in scheinbar höher symmetrischen Kristallen vorkommend (Fig. 9).

11. Chabasit (Würfelzeolith) $CaAl_2Si_4 O_{12} . 6H_2O$. Hexagonal-rhomboedrisch. In Kristallen, welche den Kalkspatrhomboedern recht ähnlich aussehen, auftretend. Auch Ergänzungszwillinge bildend (Fig. 10).



Fig. 7. Stilbitt.

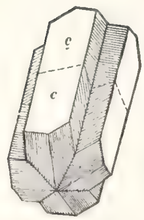


Fig. 8. Harmotom.

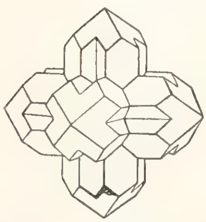


Fig. 9. Phillipsit.

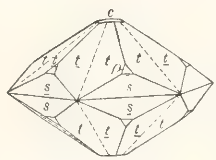


Fig. 10. Chabasit.

4. Bodenzeolithe und chemisches Verhalten. Aus der Adsorptionsfähigkeit des Erdbodens schließt man auf das Vorhandensein sogenannter „Bodenzeolithe", doch ist es noch nicht sicher gelungen, diese von den sonstigen Bestandteilen des Bodens abzutrennen.

Die Zeolithe sind chemisch leicht angreifbar; vor dem Lötrohr verlieren sie unter Aufblähen ihr Wasser und schmelzen schließlich. In Salzsäure sind sie löslich und lassen auch ihren basischen Bestandteil unschwer chemisch verändern. Z. B. beobachtete Thugutt, daß sich aus Analcim durch Behandeln mit Kalisalzlösungen das Natron herausziehen und durch Kalium ersetzen läßt.

5. Künstliche Zeolithe. Praktische Anwendungen. Neuerdings hat diese Austauschbarkeit der Basen durch Gans praktische Anwendung gefunden; er erzeugte durch Zusammenschmelzen von Chemikalien künstliche Alumino-alkalihydrosilikate, sogenannte „Permutite". Diese von der chemischen Fabrik Riedel in Berlin in den Handel gebrachten Produkte werden z. B. zur Reinigung der Melasse benutzt, indem deren Alkali gegen den Kalk eines Kalkpermutits ausgetauscht wird, der dadurch in Alkalipermutit übergeht. Der Kalk läßt sich alsdann aus der Melasse leicht ausfällen, während für die Alkalien dieses in der Praxis nicht möglich wäre. Die umgekehrte Anwendung finden die Permutite zum Enthärten von Wasser, hierfür filtriert man durch Alkalipermutit, der auf Kosten des im Wasser enthaltenen Kalkes in Kalkpermutit übergeht, aber später regeneriert werden kann.

E. Sommerfeldt.

Zerschlagen.

Zerschlagen = Zertrümmern. Das Zerteilen eines Mineral- oder Gesteinsganges in viele feine und feinste Adern.

Zeugenberge.

Reste einer ausgedehnteren Gesteinsdecke in Wüsten (vgl. den Artikel „Inselberge").

Zeuner

Gustav.

Geboren am 30. November 1828 in Chemnitz, gestorben am 17. Oktober 1907 in Dresden. Als Sohn eines Tischlers lernte er das väterliche Handwerk, ging, nachdem er Geselle geworden, nach Freiberg, um sich unter Weisbach zum Ingenieur auszubilden. 1853 übernahm er die Redaktion des „Zivilingenieur", 1855 wurde er Professor der angewandten Mathematik in Zürich, 1871 Direktor der Bergakademie in Freiberg, 1873 ordentlicher Professor am Polytechnikum in Dresden. Zugleich übernahm er das Direktorium derselben, das er indessen 1890 niederlegte, um ein Wahlrektorat zu ermöglichen. 1897 trat er in den Ruhestand. Seine Arbeiten liegen vorzugsweise auf dem Gebiete der Thermodynamik mit Berücksichtigung der technischen Anwendung. Ueber dieses Gebiet schrieb er ein vielgelesenes Lehrbuch.

Literatur. *G. Helm, G. A. Zeuner. Naturw. Rundschau* **23**, *1908.*

E. Drude.

Zierpflanzen.

1. Entstehungsweise und Fortpflanzung. Mutationen ursprünglicher Arten oder solche von Hybriden. 2. Herkunft und Geschichte.

1. Entstehungsweise und Fortpflanzung. Mutationen ursprünglicher Arten oder solche von Hybriden. Seit langer Zeit schon weiß jedermann, daß die schönen Blumensorten, die heute unsere Gärten zieren, die vielen Rosen, Chrysanthemen und Camellien, so wie sie jetzt sind, niemals in wildem Zustand gefunden wurden, daß sie sich vielmehr im Laufe der Zeiten unter den Händen des Menschen und in seiner Kultur aus ursprünglich gegebenen, in der freien Natur gefundenen Arten unter mehr oder minder bedeutender Aenderung ihrer Charactere hervorgebildet haben, so daß es häufig schwierig die Arten, von denen sie ursprünglich abgeleitet wurden, mit der nöthigen Sicherheit festzustellen. Genau dasselbe gilt ja auch für zahllose unserer Gemüsesorten und für die ver-

schiedenen Baumfrüchte, über deren Ursprung man de Candolle, Orig. d. pl. cultivées 1883 vergleichen möge.

Es ist nun eine im Publikum weit verbreitete Anschauung, daß es die Kunst des Gärtners sei, der solche Veränderung zur Last falle. Das ist indessen, wie man eigentlich schon lange aus den bekannten Thatsachen entnehmen konnte, ein Irrthum, der sich freilich mit großer Hartnäckigkeit erhalten hat. Ganz neuerdings ist demselben aber de Vries aufs allerentschiedenste entgegengetreten. Er sagt mit voller Bestimmtheit, und das mit Recht, die Natur sei bei der Hervorbringung der Veränderungen, die einer Species eignen, alles, der Mensch könne nichts dazu thun als deren Auftreten erkennen und beachten. Er könne die entstandenen Formen unter seine schützende Hand nehmen und dafür sorgen, daß sie nicht wieder verloren gehen.

Aeußere Einwirkungen sind es also nicht, die eine Aenderung der Artcharaktere veranlassen können, es sind nicht die Erdmischungen, die verschiedenen Arten von Düngung, die man so vielfach dafür verantwortlich gemacht hat. Dem scheint freilich ein Fall zu widersprechen, nämlich der der **Hortensie,** deren rosa Blumen durch Verpflanzen in gegebenen Böden blaue Farbe erlangen.

Hydrangea hortensis, die Hortensie. Sie wurde nach Aiton im Jahre 1788 aus den chinesischen Gärten durch Sir Joseph Banks in England eingeführt. Und zwar war es bereits eine alte Kultursorte der Chinesen, deren Blüthenstände nach Art unseres Schneeballs nur große geschlechtslose Blüthen entwickeln. Das lehrt die Abbildung der importierten Pflanze (Bot. Mag. n. 438). Die Stammart, ohne gärtnerischen Werth, mit kleinen fruchtbaren Blumen, die nur von wenigen großen geschlechtslosen umgeben sind, kam erst viel später aus dem Heimathland herüber. Ueber die Umfärbung der Blumen aus Rosa in Blau gibt es viele und einander theilweise widersprechende Angaben der Praktiker. Erst Molisch (Bot. Ztg. 55, 1897) hat hier Klarheit geschaffen und gezeigt, daß diese dann eintritt, wenn die Böden, in denen man die Pflanze kultiviert, Eisenvitriol, Alaun oder schwefelsaure Thonerde enthalten. Er gibt freilich nicht an, ob die Pflanzen nach Entfernung solchen Bodens wieder rothblüthig werden, allein es ist daran wohl kaum zu zweifeln, und wenn dies der Fall, dann kann diese Blaublüthigkeit in keiner Weise als eine Aenderung des Artcharakters betrachtet werden, weil sie nur so lange anhält, als die Einwirkung von außen andauert. Wir haben es dann nur mit einer sogenannten Modification zu thun, wie bei den in die Ebene versetzten Alpenpflanzen, die einen anderen Habitus bekommen, bei Rückversetzung an den ursprünglichen Standort indess sofort die ursprüngliche Beschaffenheit wieder annehmen. Stimmt das, dann kann also das Beispiel für unsere Fragestellung in keiner Weise in Betracht kommen.

Viele unserer Gartenblumen, zumal der in neuerer Zeit eingeführten, haben auch in der Kultur die Charactere des wilden Zustandes bewahrt. Es wird indess wohl überhaupt keine Pflanze geben, bei der nicht von Zeit zu Zeit einzelne Individuen von etwas abweichender Beschaffenheit auftreten, die sich als solche fortpflanzen können. Das sind die Mutanten, in deren Erhaltung die Kunst des Gärtners sich zeigt. Im einfachsten Fall braucht man solche Mutanten nur zu isolieren und mit eigenem oder von einem gleichartigen Individuum entnommenen Pollen zu bestäuben, um eine reine Progenies der Mutationsform bei der Aussaat zu erhalten. Sehr häufig aber hat man es auch mit den von de Vries als Zwischenrassen bezeichneten Formenkreisen zu thun, bei welchen die Progenies derart zwischen den ursprünglichen und den mutierten Characteren der Art hin und her schwankt, daß der Procentsatz der Individuen der einen und der anderen Beschaffenheit innerhalb weiter Grenzen wechseln kann. Dann ist es aber in der Regel möglich, durch wiederholte Isolierung und Selbstbestäubung der Samenträger in einer Reihe von Generationen, das Hervortreten des Mutationscharacters so zu steigern, daß von den Nachkommen ein sehr starker Procentsatz der neuen Form, die man zu fixieren wünscht, angehört. In solchen Fällen erfordert die Auffindung der ursprünglichen Mutterindividuen oft große Aufmerksamkeit, weil der Mutationscharacter bei ihnen sehr häufig nur in rudimentärer Form aufzutreten pflegt, so daß z. B. bei dem von de Vries studierten Chrysanthemum segetum eine Mutation, die zu einer schönen gefüllten Rasse herangezüchtet werden konnte, an dem Mutterindividuum sich nur in der Bildung von einigen wenigen Zungenblüthen inmitten der normalen centralen Scheibe zu erkennen gab. Günstige Außenbedingungen, freier Stand, geeignete kräftige Düngung verstärken dabei nach de Vries die Mutantenprocente der Nachkommenschaft.

Als Beispiele von Mutationen, die Erblichkeit in verschiedenem Procentsatz darbieten, mögen hier einmal die Schlitz-Kugel-Pyramiden und Trauerbäume unserer Gärten sowie die Levkojen herangezogen werden. Erstere besonders deshalb, weil wir für sie eine sehr gute Zusammenstellung der einschlägigen Data von Korschinsky, Flora 89 (1901) besitzen. Alle diese als Ziergewächse in unseren Gärten so viel gepflanzten Baum- und Blumensorten sind, soweit ihre Entstehung bekannt, bei Aussaaten des gewöhnlichen Typus ganz zufällig und plötzlich aufgetreten. Sie verhalten

sich bei der Vermehrung durch Samen sehr different und zeigen entweder gar keine Constanz des neuen Characters oder reproducieren denselben in verschiedenartigem mitunter recht hohem Procentsatz. Aus der großen Menge von Beispielen mögen hier nur ein paar der bestbekannten herausgegriffen werden.

Der **Schlitzhaselstrauch** Corylus Avellana laciniata, bei Rouen 1798 in einem Exemplar zufällig gefunden, hat gar keine Constanz; aus seinem Samen erwächst ausschließlich der gewöhnliche Hasel. Dagegen sind die schlitzblättrigen Hollunder, sowohl von S. nigra als von S. racemosa derivierend, ebenso wie die analogen Formen von Juglans nigra durch ziemlich reichliche Reproduction aus ihren Samen ausgezeichnet. Dasselbe gilt unter den Trauer- oder Hängebäumen für den Pfirsich, während die Hängefichte gar nichts von ihrer Eigenthümlichkeit vererben soll. Die Traueresche, die Mitte des 18. Jahrhunderts in Cambridgeshire gefunden wurde, kommt hier nicht in Betracht, weil sie, die kaum blüht und keinen Samen bringt, stets nur durch Pfropfungen vermehrt werden konnte. Und genau so steht es bei Sophora japonica pendula, die um 1800 bei Paris auftrat, und bei der Kugelakazie, die aus dem Anfang des vorigen Jahrhunderts stammend, in Frankreich zuerst bemerkt worden sein soll.

Die **Pyramideneiche,** angeblich wild in den Pyrenäen gefunden, reproduciert sich aus Samen mit ziemlich hohem Procentsatz, die bekannte pyramidenwüchsige Taxusform, von der nur ein wildes weibliches Exemplar aus Irland bekannt geworden ist und die in unseren Gärten vielfach unter den Namen Taxus hibernica oder gar Podocarpus Koraiana geht, soll nur in sehr seltenen Fällen gleiche Individuen aus ihren Samen hervorgehen lassen. Die Pyramidenpappel endlich ist ein merkwürdiger Baum, der, seit langer Zeit am Po und seinen Zuflüssen in der ♂ Geschlechtsform kultiviert, erst in der Hälfte des 18. Jahrhunderts durch Stecklinge nach Frankreich und England überführt worden ist. Sie ist vermutlich ein Derivat der P. nigra, wennschon man darüber nichts Sicheres weiß. Die wenigen bislang bekannt gewordenen dahin gehörenden ♀ Bäume sind eben doch nicht völlig identisch und könnten wohl aus Kreuzungen mit anderen nicht pyramidalen Pappeln abzuleiten sein.

Die Blutbuche endlich ist, wie Jäggi (Zur Gesch. der Blutbuche, Bot. Centralbl. **50** 1892 S. 257) überzeugend nachgewiesen hat, an verschiedenen Orten zu verschiedenen Malen selbständig entstanden und zwar im Gebirgswald bei Rovereto in Südtirol, bei Buch am Irchel im Kanton Zürich, wo sie schon 1680 als wildwachsend erwähnt wird und endlich auf der Hainleite bei Sondershausen. Nach Loudon reproduciert das Merkmal purpurnen Saftes im Blattparenchym ziemlich reichlich in $^1/_3$ bis $^2/_3$ der Fälle, wobei freilich auch Uebergangsformen jeden Grades zwischen der grünen und rothen Färbung entstehen. Korschinsky meint, daß das vielleicht davon abhängen möge, ob die Bäume isoliert oder in der Nachbarschaft grünblättriger stehen, die dann durch Bestäubung auf die Nachkommenschaft einwirken könnten. Ist das richtig, dann müßte wohl eine konstante rothe Rasse erzielt werden können.

Die **Levkoje** Matthiola. Es unterliegt keinem Zweifel, daß die antiken Schriftsteller die Levkoje bereits gekannt und mit dem Namen Leucoion bezeichnet haben. In unseren heutigen Gartenlevkojen sind gewiß mehrere Arten durch Kreuzung miteinander verschmolzen, die alle dem Mediterrangebiete angehören, und deren wichtigsten die einjährige M. annua und die perennen M. incana und sinuata sind. Ihre Kultur ist zu uns aus Italien gekommen, wo sie nach dem Zeugnis des Matthiolus in der Mitte des 16. Jahrhunderts in Gärten und Blumenfenstern eifrig betrieben wurde. Man hatte sie damals in verschiedenen Farben, aber wie es scheint noch nicht gefüllt blühend. Solche gefüllte Sorten werden erst ein Jahrhundert später erwähnt, sie waren noch 1651 für J. Bauhin Seltenheiten, die er nur an wenigen Orten gesehen hatte. Ueber die Fülle der heute in Kultur befindlichen Levkojensorten kann man sich bei Vilmorin unterrichten. Geschätzt sind heutzutage nur gefüllte Blumen. Da diese indessen in der Regel gar keine Sexualorgane mehr darbieten, so können sie keine Samen producieren und also nicht zu weiterer Nachzucht benutzt werden. Da kommt denn ein ganz eigenthümliches Verhalten zu Hilfe. Sät man Erfurter Levkojensamen, so erhält man gefüllt und einfach blühende Pflanzen in sehr wechselndem Verhältniss. Die einfachen haben keinen Marktwerth, es handelt sich also für die Handelsgärtner darum, sie möglichst früh aus den Topfkulturen zu entfernen, um so noch rechtzeitig andere Pflanzen an ihre Stelle setzen zu können. In Paris, wo die Levkojenkultur in großer Blüthe steht, gibt es nun bestimmte Gärtner, essimpleurs genannt, die schon den jungen Pflanzen nach Entwicklung weniger Laubblätter ansehen können, welchen Charakter sie zur Blüthezeit darbieten werden. Die einfachen Individuen ihrerseits, die die Blumenzucht zu eliminieren sucht, sind nun aber die, die man erhalten muß, um Samen zu gewinnen. Sie zeichnen sich häufig durch überzählige Blumenblätter in einzelnen Blüthen aus und geben sich dadurch als Minusvarianten einer gefüllt-

blühenden Rasse zu erkennen. Sie allein dienen als Samenträger und ergeben bis zu 50 oder 60% gefülltblüthige Stöcke. Den Versuch einer Erklärung dieses Verhaltens nach den Mendelschen Spaltungsregeln findet man bei Baur. Bei der Ernte schneiden die Gärtner das obere Drittel der Schote weg, weil sie glauben dadurch den Procentsatz an gefüllten Individuen zu erhöhen. Darüber und über mancherlei andere Meinungen der Praktiker kann man sich in dem Büchlein von E. Chaté fils (Culture pratique des Giroflées, Paris ohne Jahreszahl) unterrichten.

Da man nun, wie oben ausgeführt, das Auftreten von Mutationen einfach abwarten muß und da die Neigung zum Mutieren im gegebenen Zeitmoment bei verschiedenen Species eine sehr verschiedene ist, so würde der Gartenbau solchen Pflanzen gegenüber, die gerade wenig zum Mutieren geneigt sind, offenbar in eine sehr üble Lage gerathen, wenn es nicht, in sehr vielen Fällen wenigstens, ein Mittel gäbe, die Neigung zur Bildung von Mutationen zu verstärken. Dieses Mittel besteht darin, daß man die Art, von der man Mutation zu erzielen wünscht, mit anderen nahe verwandten Species kreuzt. Das setzt freilich die Existenz von dergleichen verwandten Arten voraus, es fehlt daher diese Möglichkeit bei monotypen Formen wie Wulfenia carinthiaca, Horminum pyrenaicum und vielen anderen. Für dergleichen Pflanzen ist man also gänzlich aufs Abwarten angewiesen und manche derselben hat auch trotz lange dauernder Gartenkultur noch keine Mutante hervorgebracht, dann nämlich, wenn sie sich nicht gerade nach de Vries' Ausdrucksweise in einer Mutationsperiode befindet.

Wenden wir uns nun zur Betrachtung der Progenies aus den Kreuzungen verschiedener Arten, so lehrt die Erfahrung, daß diese, wenn sie, was nicht immer der Fall, erzielt werden kann, je nach dem Einzelfall ein sehr verschiedenes Verhalten zur Schau trägt. Nach der Anschauung der älteren Autoren sollte der Bastard zweier Arten in erster Generation stets eine mehr oder minder genaue Mittelstellung zwischen diesen einhalten oder doch zwei verschiedene Mittelstellungen, je nachdem man als Mutter die eine oder die andere Art verwendet hatte. Wir wissen jetzt, daß das in vielen Fällen ungefähr zutrifft, daß es sich aber bei anderen Arten auch wesentlich anders verhalten kann. Denn die erste Bastardgeneration kann unter Umständen vollständig dem einen oder dem anderen Elter gleichen (hybridation sans croisement), wie das z. B. für Erdbeerarten von Millardet (Mém. de la soc. d. sc. phys. et nat. de Bordeaux 1894) nachgewiesen und von mir bestätigt worden ist. Auf der anderen Seite können die einzelnen Individuen, die einer Kreuzung entsprossen, ganz verschieden aussehen, verschiedene Merkmalscombinationen zur Schau tragen. Und es können in dieser Individuenreihe sogar, neben mannigfaltigen Zwischengliedern zwischen beiden Eltern, auch solche auftreten die dem Vater und der Mutter andererseits bis zur Ununterscheidbarkeit nahestehen, wie denn z. B. aus der Kreuzung Fuchsia splendens × cordifolia Individuen der in Mittelamerika wild gefundenen Mittelform F. intermedia Hemsley und neben ihnen andere erwachsen, die mehr oder weniger vollständig mit der einen und mit der anderen dieser beiden Stammformen übereinstimmen.

Bestäubt man nun die Bastardindividuen einer Kreuzung mit eigenem Pollen, so erhält man, soweit bekannt, in der zweiten Generation stets ein buntes Gemenge ganz verschiedener Combinationen der elterlichen Merkmale, auch wenn die erste Generation von einheitlichem Character war. Und wenn diese oder einzelne von ihnen weiterhin constante und gleichbleibende Nachkommenschaft ergeben, was vorkommt, wenn schon es die neuere Mendelforschung nicht gelten lassen will, so sind dann eben so viele neue hybridogene Species entstanden, die indess doch durch gelegentlich auftretende Rückschläge nach den Stammformen ihren Character zu erkennen geben mögen. Auf die theoretischen Folgerungen, die in neuester Zeit zumal von den Anhängern Mendels an das Verhalten der Bastarde in fortgesetzter Kultur geknüpft worden sind, kann in diesem, den Ziergewächsen gewidmeten Abschnitt natürlich nicht eingegangen werden. Man vergleiche dafür unter Bastardierung.

Wenn man sich nun mit der Geschichte der Kulturblumen beschäftigt, so entsteht, wie aus dem Gesagten ersichtlich, immer wieder von neuem die eine Hauptfrage: haben wir es in den Kulturderivaten unserer Gärten mit Formen zu thun, die aus der Mutation einzelner reiner Arten hervorgegangen sind, oder vielmehr mit solchen, die der Kreuzung zweier oder mehrerer Species ihren Ursprung verdanken? Und diese ist in vielen Fällen schwer oder gar nicht zu entscheiden. Das liegt an der Unvollkommenheit und theilweisen Unzuverlässigkeit der gärtnerischen Ueberlieferung, auf die man in früheren Zeiten wenig Gewicht legte und die erst neuerdings in den Händen der wissenschaftlich gebildeten Leiter einiger großen Gartenfirmen einen anderen Character angenommen hat. Immerhin zeigt es sich, daß weitaus in der Mehrzahl der Fälle bei unseren Zierpflanzen hybridogene Veränderung vorliegt und daß Beispiele für eine solche, die an reinen Arten Platz gegriffen hat, nur in geringer Zahl mit einiger Sicherheit festgestellt werden können.

Zunächst sollen ein paar Beispiele für Artveränderung ohne vorgängige Kreuzung angeführt werden.

Reseda odorata. In allererster Linie unter diesen steht die Reseda. Denn man kann in diesem Fall ohne weiteres und mit aller Bestimmtheit sagen, daß nie eine Kreuzung der Rassenzüchtung zugrunde gelegen hat, weil nämlich die unscheinbare Blume mit der einzigen Eigenschaft, der sie ihre Aufnahme in die Gärten verdankt, ihrem Wohlgeruch, in der ganzen Gattung allein steht und mithin jede Bastardierung derselben nur eine Verschlechterung bedeutet haben würde.

Die Herkunft der Reseda war bis 1910 mit den größten Zweifeln behaftet. Man wußte mit Sicherheit nur, daß deren Samen von Granger, der 1733 nach dem Orient gereist und in Basra 1737 gestorben war, vor der Mitte des 18. Jahrhunderts aus Aegypten nach Frankreich gesandt worden waren, von wo sie schon 1742 an Richard Bateman in Windsor gelangten. Nun hat im Jahr 1909 Dr. Taubert diese Art in dem Wadi Derna der Cyrenaica in Menge und in anscheinend völlig wildem Zustand gefunden. Und an demselben Ort entdeckte er den unbekannten Fundort der Stachys rosea, die bis dahin nur in einem einzigen unetikettierten von Granger gesammelten Exemplar des Herbarium Jussieu bekannt war. Da wir nun wissen, daß Granger einen Ausflug nach der Cyrenaica gemacht hat, so wird er ebendort die Stachys sowohl als auch die Samen der Reseda, die in Aegypten durchaus unbekannt, gesammelt haben. Vgl. die Abhandlung Aschersons in Naturw. Wochenschr. N. F. 1910. Die erste mir bekannte Abbildung wurde von P. Miller (Figures of the most beautiful, useful etc. plants. descr. in the Gardeners dictionary 1760 v. II t. 217) gegeben, sie stellt eine schwache niedergestreckte krautige Pflanze dar, mit kurzem lockerem Blüthenstand. Auch heute noch finden sich ähnliche Sorten vielfach in den Gärten vor. Im Jahr 1817 war dann in Lüttich festgestellt worden (Bot. Reg. t. 227), daß man die Pflanze, wenn man ihre Fruchtstände zeitig abschneidet, mehrjährig und holzig machen kann. Aber erst in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts scheinen vielerlei verbesserte Sorten erzogen worden zu sein, die indess nur mit Schwierigkeit vor den Einflüssen ihrer Gartennachbarn bewahrt werden können. Die Veränderung bewegt sich dabei in sehr verschiedener Richtung. Wir haben die Zwergformen bekommen und solche mit starkem steifem aufrechtem Stamm, die sehr von dem Typus abweichen. Wir haben weiter solche mit großen und mit kleinen, ja sogar mit gefüllten Blüthen. Deren Antheren sind röthlich oder goldgelb (Golden Queen); wenn sie, was bei manchen Sorten der Fall, verkümmern, dann erscheinen die Blumen rein weiß. Eine genaue Untersuchung aller dieser Formen behufs der Bestimmung der Grenzen, innerhalb deren die Art sich verändern kann, wäre wohl ein recht dankenswerthes Unternehmen. Man vgl. Hemsley, Gard. Chron. 1886 p. 776, sowie eine Aufzählung der 1882 bekannten Sorten in Gard. Chron. 1882 II p. 41.

Eine ganz eigenthümliche Sorte ist durch Balchin 1881 verbreitet worden, über die Henslow Gard. Chron. 1881 II p. 181 als proliferous double mignonette berichtet hat. Bei ihr durchwächst jede Blüthe, sofort an der Achsenspitze eine neue Blüthe producierend, so daß diese in größerer Zahl wie die Perlen eines Colliers an gemeinsamer Achse aufgereiht stehen. Da nun häufig aus einer Blüthe zwei Sprosse entspringen, so wird die Inflorescenz bald zu einer ansehnlich verzweigten Rispe, die große Dimensionen annimmt und zahlreiche wohlriechende Einzelblüthen umschließt. Leider kann diese Form keine Früchte bringen. Ich habe sie mehrere Jahre kultiviert, sie ist aber schließlich, infolge der Schwierigkeit ihrer Vermehrung, die nur durch Stecklinge erfolgen kann, wieder verloren gegangen. Man vgl. Penzig v. I p. 279 und Henslow, Journ. Lin. soc. 19 (1882) t. 32.

Primula sinensis. Diese heute eine so wichtige Rolle spielende Kulturblume ist etwa im Jahr 1820 aus den chinesischen Gärten nach Europa gelangt. Bereits damals wurden zwei verschiedene Sorten gleichzeitig eingeführt (Gard. Chron. 1889 Jan. 26). Heute sind davon eine ungezählte Menge vorhanden. Es gibt solche mit rundlichen fast pedatifiden und mit federartig verlängerten, exquisit pinnatifiden Blättern. Alle möglichen Varianten der Blüthengröße und Blüthenfüllung kommen vor; und deren Farben wechseln von weiß durch rosa zu roth und zu violett. Die Corollenzipfel ihrerseits sind ganzrandig oder lappig gekerbt, bei gewissen neueren Sorten auch zierlich gekräuselt.

Bis in die neuere Zeit wußte man nicht, wo die Pflanze eigentlich wild vorkommt, bis es Ende der achtziger Jahre dem Abbé Delavay und Dr. Henry gelang, sie in dem Gebirgsdurchbruch des Jangtsekiang in Hupeh auf trockenen Kalkfelsen in Menge zu finden. Es ist eine kleinblüthige, nicht von fern mit unseren jetzigen Rassen zu vergleichende Pflanze (Bot. Mag. t. 7579, Gard. Chron. April 26 1902), aus der indess ohne irgendwelche Kreuzung bereits nach einjähriger Kultur in England eine schöne großblumige Sorte den Ursprung nahm.

Cyclamen persicum. Von allen Saubrotarten unserer Gärten ist diese die wich-

tigste. Sie ist wahrscheinlich aus Syrien, nicht aus Persien, wo sie überhaupt nicht vorkommt, um 1731 nach Lille eingeführt und 1768 von Miller unter diesem Namen beschrieben worden. Thiselton Dyer hat eine Monographie ihrer Gartenvarietäten geschrieben (Proc. Roy. Soc. 61, 1897), der ich folgendes entnehme. Vor allem wird betont, daß alle Veränderungen, die die Art erlitten, bei steter Selbstbestäubung ohne irgendwelche Kreuzung entstanden sind. Fremdbestäubung ist eben nach Hildebrand (Die Gattung Cyclamen 1898) hier nur schwer möglich und es sind nur wenige und unsichere Bastarde in der Gattung bekannt. Schon im Bot. Reg. t. 1095 ist eine ausgebreitete Blüthe mit gezähnten Saumlappen als Vorläufer unserer heutigen „spreading"- und „butterfly"- Rassen abgebildet. Aber erst seit 1860 ist die Verbesserung der Species systematisch in Angriff genommen worden. Sie bezog sich zunächst auf die Größe und Farbe der Einzelblumen; hernach erhielt man die „spreading"- Formen mit horizontal abstehenden Saumzipfeln, und es wurden auch Füllungen erzielt, die sich freilich nur auf Vermehrung der Corollenglieder beschränkten. Die oben erwähnten Butterflyrassen, die sich durch ausgebreitete und am Rand zierlich gezähnte und gekräuselte Corollenzipfel auszeichnen, wurden zu Anfang der 80er Jahre in Belgien erzogen. Ganz eigenthümlich sind endlich die sogenannten „crested"-Sorten (Abb. bei Dyer), die bei Hugh Low and son im Jahr 1885 den Ursprung genommen haben. Man bemerkte zuerst einen Längswulst in der Mediane jedes Zipfels und dieser blieb bei Isolierung und Weiterzüchtung in der Nachkommenschaft nicht nur erhalten, sondern verstärkte sich und producierte eine Menge kleiner flächenhafter lanzettlicher Zähnchen auf seinem Rücken. Das zeigt uns, wie groß der Veränderungsspielraum bei dieser Species ausfällt.

Die **Gloxinien,** Sinningia (Ligeria) speciosa. Die fälschlich so genannten Gloxinien unserer Gewächshaus- und Zimmerkulturen, von deren ursprünglichem Zustand Bot. Reg. t. 213 eine Vorstellung gibt, sind um 1817 aus Brasilien nach England eingeführt worden. Ursprünglich blau mit dunklerem Schlund haben sie bis 1845 rothe und weiße sowie mehrfarbige Rassen entstehen lassen. Um diese Zeit aber trat in einer Aussaat bei John Fyfe in Rothesay ein Individuum mit aufrechten, nicht nickenden, vollkommen pelorischen Blumen auf, deren fünftes Stamen vollkommen ausgebildet war. Seine Blüthenfarbe war weißlich mit violettem Schlund. Abb. bei Lemaire, Fl. des serres et des jardins IV p. 311. Ob diese Sorte sich gleich constant erwies, ist aus der Literatur nicht zu ersehen, jedenfalls sind die schon früher erzielten Farbenvarianten sehr bald durch Kreuzung auf sie übertragen worden. Diese S. speciosa Fyfiana ist nun die Stammmutter aller unserer heutigen durchweg pelorischen Gloxinien geworden. Die ursprüngliche zygomorphe Form, deren ich mich sehr wohl erinnere, ist derart aus den Gärten verschwunden, daß sie trotz aller Bemühungen der letzten 10 Jahre für den Straßburger botanischen Garten nicht wieder hat erworben werden können.

Schließen wir an diese Beispiele gleich einige Fälle hybridogener Mutation an. Aus der großen Zahl können nur ein paar der characteristischsten und lehrreichsten ausgewählt werden.

Die **Scarletpelargonien,** Pelargonium zonale × inquinans. Die große Gattung Pelargonium, deren meiste Repräsentanten der capischen Flora angehören, zerfällt in viele Sectionen, von denen einige wichtige Bereicherungen unserer Gartenflora ergeben haben. Unzählige Bastarde sind bei Sweet, Geranium 1820 bis 1830 beschrieben, vgl. auch Focke und Knuth, Engl. Jahrb. 44 p. 1. Die blumistisch wichtigsten derselben entfallen auf Pelargium, Dibrachya und Ciconium. Die Pelargien, von denen eine ganze Anzahl von Arten seit dem Anfang des vorigen Jahrhunderts gekreuzt worden sind, haben die zahllosen großblumigen Pelargonien ergeben, die Purpurflecken auf den beiden oberen Petalen zeigen. Dibrachya, deren Typus P. peltatum darstellt, ist der Ausgangspunkt der so beliebten epheublättrigen Sorten geworden. Die Scarletpelargonien endlich, über die wir gut unterrichtet sind und die deshalb etwas eingehender besprochen sein mögen, gehören zu Ciconium. Sie entstammen wesentlich der Kreuzung zweier Arten, des P. zonale, welches seit 1710 und des P. inquinans, welches seit 1714 in England eingeführt ist (Aiton). Ersteres ist wenig drüsig, hat Blätter, die in der Nähe des Randes eine bräunliche Zone aufweisen, und lange schmale feuerrothe Petala. Die andere Art ist stark drüsenhaarig und entbehrt der dunklen Zone auf den Blättern; ihre Petala sind breiter und stumpf gerundet. Heutzutage ist keine von beiden mehr in ursprünglichem Zustand in den Gärten zu finden, sie sind durch vielfache Kreuzungen zu einem unentwirrbaren Chaos von Formen verschmolzen. Die Hauptquelle für das, was man über die Verbesserung der Scarlets weiß, sind zwei Aufsätze in Gard. Chron. 1841 Oct. 2 und 1880 July 3, sowie Grieves Abhandlung über die buntblättrigen Formen in Hamburger Gartenzeitung 1869. Ihre Resultate hat Focke in aller Kürze zusammengestellt.

Die älteste, von Sweet t. 226 abgebildete Bastardform beider Arten ist P.

Fothergilli. Sie wurde mit diesen zurückgekreuzt und man erzielte allmählich, zumal seit 1840 eine Menge von Sorten guter Bestockung, die reichlich Blüthenstände von schöner Farbe brachten. General Tom Thumb war eine der bekanntesten derselben. Seit 1866 hat man auch gefüllte Scarlets, deren erstes, Gloire de Nancy, im Namen seinen Entstehungsort verräth. Eine Züchtungsreihe in ganz anderer Richtung hat zu den heute so beliebten buntblättrigen Sorten geführt, von denen die dreifarbigen die schönsten und geschätztesten, aber auch in Anzucht und Kultur die empfindlichsten sind. Man hatte schon seit 1822 einzelne Sorten mit gelbgerandeten Blättern, später kamen weißrandige hinzu. Aber man weiß durchaus nicht, ob diese als Sämlinge oder als Sporttriebe grüner Pflanzen entstanden sind (Regel, Gartenflora 1867 p. 93). In den Händen Mr. Kinghorns machte 1844 die Sache einen bedeutenden Fortschritt. Er kreuzte eine Form mit dunkler Blattzone (Cottage Maid) mit einer gelbrandigen (Golden Chain) und erhielt bei der Aussaat Flower of the day, die beide Eigenschaften vereinigte. Mit der weißrandigen Attraction verbunden, gab sie der ersten echt dreifarbigen Form „Emperor of the French" den Ursprung. Weitere Kreuzungen verbesserten die Formenreihe; ihnen entstammten unter anderen Sunset und Mistress Pollock. Ueber die Resultate der Aussaat aus solchen Kreuzungen haben wir Nachrichten von Regel und von Baur (Zeitschr. f. Abstammungs- und Vererbungslehre I 1909). Erstere sind leider nicht brauchbar, weil das Aussaatmaterial den durcheinander gesammelten Samen verschiedener Kreuzungen entstammte. Baur hat aber nachgewiesen, daß die weißrandigen Pflanzen, ob alle ist freilich nicht sicher, Periclinalchimären sind, daß sie bei der Verzweigung diesen ihren Character beibehalten, daß ferner ihre aus Selbstbestäubung erzielten Samen weißen Pflanzen den Ursprung geben, die nur durch Pfropfung auf grüne Individuen am Leben erhalten werden können. Kreuzt man sie aber mit grünblättrigen Stöcken, so bekommt man marmorierte Keimlinge, wie solche auch Regel in vielen Fällen erzogen hat. Und an diesen treten grüne, reinweiße, sowie als Sectorialchimären ausgebildete Sprosse hervor, je nachdem die Knospen, die ihnen den Ursprung geben, auf grünem oder weißem Gebiet oder auf der Grenzlinie zwischen beiden entstanden. Die Goldfarbe der gelbrandigen Formen dagegen verhält sich Baur zufolge ganz anders und soll den Mendelschen Regeln folgen.

Rhododendron. Wenn die Scarletpelargonien aus der Kreuzung nur zweier Species abstammen, so haben wir es in den Rhododendren unserer heutigen Gärten vielfach mit Kreuzungsproducten von mehreren, drei ja vier Species zu thun. Die artenreiche Gattung zerfällt in mehrere Sectionen. Aber die Kreuzungsfähigkeit der Species greift vielfach über die Sectionsgrenzen hinaus, wie denn Herbert im Anfang des vorigen Jahrhunderts eine ganze Anzahl solcher Bastarde von Eurhododendron und Azalea produciert hatte. Diese beiden Sectionen sind es denn auch, die den Rhododendron- und Azaleenflor der Gärten geliefert haben. Was zunächst die Azaleen betrifft, so bilden diese ein Chaos von Formen, die sich auf sechs oder sieben kaukasische, chinesisch-japanische und amerikanische Arten und deren vielfache Kreuzung zurückführen lassen, dessen Entstehung man aber nicht im einzelnen nachzugehen vermag.

Besser steht es mit Eurhododendron. Von seinen Arten sind in ganz Westeuropa das pontisch-mediterrane Rh. ponticum und das amerikanische Rh. Catawbiense winterhart, während das bei dem gleichfalls amerikanischen Rh. maximum in viel minderem Grade der Fall ist. Schon im Anfang des vorigen Jahrhunderts waren diese drei einander sehr verwandten Arten in mannigfaltiger Weise gekreuzt und verschmolzen worden. Als nun 1825 die erste der prachtvoll blühenden himalayanischen Arten, Rh. arboreum, welches aber selbst in England, geschweige denn auf dem Continent dem Frost erliegt, zur Blüthe kam, erwuchs dem Earl of Carnaervon zu Highclere der glückliche Gedanke, einen der alten Rh. ponticum Bastarde mit seinem Pollen zu bestäuben. Er setzte dabei voraus, man könne so vielleicht Bastarde erzielen, die die Winterhärte dieser Art mit der Blüthenpracht des Rh. arboreum vereinigen würden. Und schon 1826 führte Gowen, sein Obergärtner, diesen Versuch mit dem besten Erfolg aus. Es ist also hier zum ersten Male die Kreuzung zweier Arten bewußtermaßen zur Erreichung eines ganz bestimmten Zweckes ausgeführt worden. Bei der Schwierigkeit der Anzucht der Rhododendren aus den winzigen Samen und bei der Länge der Zeit, die gewöhnlich erfordert wird, um die Sämlinge bis zur Blüthe zu bringen, die oft 10 bis 15 Jahre beträgt, war es ein Glücksfall, daß eine von Gowens Pflanzen bereits 1831 zur Blüthe gelangte. Sie wurde von Lindley als Rh. Altaclarae beschrieben und im Bot. Reg. t. 1414 sowie Bot. Mag. 3423 abgebildet und entspricht der Zusammensetzung: Rh. (Catawbiense ♀ × ponticum ♂) × arboreum ♂. Durch Rückkreuzung mit Rh. ponticum sind dann mit der Zeit noch härtere und doch schönblumige Bastarde entstanden, die auch die westdeutschen Winter aushalten, wozu das Rh. Altaclarae nicht befähigt war.

Gladiolus. Diese in neuerer Zeit so be-

liebt gewordenen prachtvollen Zierblumen sind, ihrer Entstehung nach, dank einer Publication ihres hauptsächlichsten Züchters E. Lemoine zu Nancy (Journ. Roy. Hort. Soc. Nr. 12 (1890) p. 549) sehr genau bekannt geworden. Schon um die Wende des 18. Jahrhunderts waren vom Cap, wo die Gattung ihr Hauptverbreitungscentrum hat, eine Anzahl Arten eingeführt und von verschiedenen Interessenten, zumal von Herbert, miteinander gekreuzt worden. Manche dieser Hybriden haben sich lange in den englischen Gärten gehalten, ohne indess die allgemeine Aufmerksamkeit zu erregen. Da brachte 1841 Louis van Houtte eine Kreuzung in den Handel, die, aller Wahrscheinlichkeit nach, zwischen Gl. cardinalis und psittacinus gefallen, als Gl. gandavensis verbreitet wurde und die Züchter auf die Verbesserungsfähigkeit dieser Blumen aufmerksam machte. Durch Vereinigung der neuen Form mit anderen Species, wie Gl. blandus und Gl. ramosus, wurden von mehreren französischen Züchtern härtere und verschiedenfarbige weitere Sorten erzielt. Aber erst die Introduction des Gl. purpureo-auratus (Bot. Mag. t. 5944), die 1870 erfolgte, gab den Anstoß zur Entwickelung der ganzen Pracht, die wir heute bewundern. Die Blumen dieser Art sind blaßschwefelgelb mit je einem purpurnen Fleck auf den unteren Perigonsegmenten. Sie benutzte Lemoine als Mutter, indem er sie mit verschiedenen Sorten des Gl. Gandavensis bestäubte und er konnte die Resultate dessen bereits 1878 in zwei verschiedengefärbten Sorten, Lemoinei und Marie Lemoine genannt, in Paris ausstellen. Aber deren Farben kamen nicht an den Glanz des Gl. Gandavensis heran, und um sie zu verbessern, mußte nun andauernd mit den besten und schönsten Gandavensissorten fortgekreuzt werden. Dabei war darauf zu achten, zur Nachzucht nur solche Individuen zu wählen, die die Härte des Lemoinei mit der leuchtenden Farbe der anderen Bastardgruppe vereinigten. Da mußten denn natürlich unzählige schön blühende neu entstandene Sorten, weil sie diesem Anspruch nicht genügten, ohne Gnade zum Opfer fallen und vernichtet werden. In der so erzogenen großblumigen und verschiedenartig gefleckten Formenreihe, die man als Gl. Nanceyanus bezeichnete, kam endlich noch in den 80er Jahren durch Lemoine eine weitere Verbesserung zustande. Sie basierte auf der Einführung des Gl. Saundersii in die schon so complicierte Bastardcombination. Es ist das eine schwache, niedrige, wenigblüthige Pflanze, die aber durch die Größe ihrer scharlachrothen und weiß und dunkelroth gefleckten Blumen sich auszeichnet. Sie kam 1877 aus Natal nach England (Bot. Mag. t. 5873, und wurde zuerst von Leichtlin in Baden, dann auch von Lemoine mit Gl. Gandavensis gekreuzt. Die Verbindung ergab in beiderlei Geschlechtsrichtungen neue Sorten, in der einen mit Saundersii als Mutter nur wenige, weil diese Art nur ungern und wenig Samen bringt. Und diese Sorten erwiesen sich als Verbesserungen, nicht nur nach Größe und Farbe ihrer Blumen, sondern auch insofern, als sie in jedem Boden, ob schwer oder leicht, trocken oder feucht gleich gut gediehen, was bei den früheren Sortenreihen in dem Maße nicht der Fall war. Zu allerletzt sind dann noch Arten wie G. dracocephalus und G. cruentus in die Combination eingeführt worden, wofür man die Descendenztafel Ph. de Vilmorins (Revue horticole 1904 p. 208) vergleichen kann.

Chrysanthemum. Diese ausgezeichnete Blume, die uns jetzt im Oktober und November mit ihrem mannigfaltigen Flor erfreut, haben wir wie so viele andere der vollendeten Gartenkunst der Chinesen und Japaner zu verdanken, bei welchen sie heute und seit undenklichen Zeiten Hauptzier- und Modepflanze war und auch jetzt noch in hohen Ehren steht, wovon das Kikufest und der Chrysanthemumorden der Japaner Zeugniss ablegen. Hayashi sagt (R. Hort. Soc. London 31 1906), daß die Kultur dieser Blumen in Japan bis 300 v. Chr. zurückgehe und daß sie bereits im 16. Jahrhundert dort ihren Höhepunkt erreicht habe. Nach Bretschneider ist auch in China der Name derselben Kü bereits in dem um 500 v. Chr. geschriebenen Rh-ya zu finden. Unter solchen Umständen ist es nicht zu verwundern, daß die Blume von Anfang an in verschiedenen Kultursorten aus den chinesischen Gärten zu uns gelangte und daß ihre wahrscheinlichen Stammeltern erst Ende des vorigen Jahrhunderts aus der Gegend von Ichang am Yangtsekiang, aus welcher auch Primula sinensis stammt, bekannt wurden. Es sind deren nach Augustine Henry, der sie wild sah und als competent erscheint, zwei, die aber freilich von manchen Autoren zusammengezogen worden sind (Abb. Gard. Chron. May 10, 1902). Erstens nämlich Ch. indicum mit stark gelappten Blättern und kleinen reingelben Köpfchen mit kurzen Ligulae (Bot. Reg. 1287) und zweitens Ch. morifolium (sinense) mit weniger getheiltem Laub, grösseren Köpfen mit gelber Scheibe und weißem Strahl. Ob aber wirklich und wie aus diesen wilden Formen unsere Kulturblumen entstanden sind, das wissen wir nicht näher.

Ueber die Einführung in unsere Gärten haben wir eine gute Zusammenstellung bei Burbidge, The Chrysanthemum 1885. Die ersten Exemplare kamen danach 1680 nach England, gingen aber bald wieder verloren, und erst seit dem Ende des 18. Jahrhunderts

begann die neue Einwanderung aus China und die definitive Festsetzung der Pflanzen in den europäischen Gärten. Man konnte bald ein paar Hauptgruppen von Rassen unterscheiden, nämlich die mit unveränderten Discusblüthen versehenen „anemone flowered“ Sorten, die „incurved“ Sorten, die im Köpfchen ausschließlich nach innen eingebogene Strahlblüthen aufweisen und die gleichfalls ganz gefüllten „recurved“ Formen, bei denen man auf die innere Fläche der zurückgeschlagenen Zungenblüthen sieht, endlich noch die „quilled“ Sorten, bei welchen die Strahlblüthen, allein vorhanden, nicht zungenförmig, sondern röhrenartig ausgebildet erscheinen. Diese alle schließen sich in ihren Kennzeichen im wesentlichen dem Ch. morifolium an. Characteristische Abbildungen derselben gibt Credner, The Chrysanthemum 1889. Die kleinköpfigen, mehr an C. indicum erinnernden Pomponrassen kamen viel später. Sie entstammen der Weiterzüchtung der sogenannten Chusan Daisy, die R. Fortune 1842 von der chinesischen Insel Chusan herüberbrachte. Ebenso kamen durch Fortunes Bemühungen eine Anzahl japanische Sorten nach Europa, die sich durch außerordentlich barocke Formen auszeichnen, obschon sie sich nach ihren Characteren den älteren Gruppen ganz gut einreihen lassen.

Die Erziehung neuer Sorten kommt auf zweierlei Wegen zustande. Einmal durch Samen. Die gefüllten Köpfe enthalten hier und da Blüthen mit ausgebildeten Geschlechtsorganen, die, wenn Befruchtung statt hat, Samen ergeben. So kann man in China und Japan neue Sorten gewinnen und auch in Italien und Südfrankreich hat man diesen Weg mit Erfolg beschritten. In dem kühlen feuchten Klima Englands freilich werden Früchte an den winterblüthigen Pflanzen sogut wie nicht ausgebildet und es erfordert bestimmte gärtnerische Kunstgriffe, die darauf hinauslaufen, die Blüthezeit ins Frühjahr zu verschieben, um sie zu erzielen. So ist es aber auch dort möglich geworden den Weg der Aussaat mit Erfolg zu betreten. Der andere Weg beruht darauf, daß die Chrysanthemen zuweilen sogenannte Sporttriebe liefern, die Blumen anderer Farbe und Beschaffenheit tragen. Man muß sie freilich einfach abwarten, kann sie aber, einmal vorhanden, durch Stecklinge vermehren. Es wird von den Züchtern behauptet, daß besonders violett blühende Sorten zum Sporten nach orange und weiß neigen. Und 1880 ist sogar ein Sport erschienen, bei dessen Blüthen die eine Hälfte farbig, die andere weiß war (Burbidge l. c. p. 59). Im übrigen ist das Sporten selten, ich habe es an den zahlreichen Chrysanthemen des Botanischen Gartens zu Straßburg niemals beobachtet und die Züchter bewahren Pflanzen, die dergleichen einmal hervorbrachten, mit äußerster Sorgfalt, weil es sich an einem solchen Stock sehr gern wiederholen soll.

2. Herkunft und Geschichte. Im bisherigen haben wir ausschließlich davon gehandelt, wie die jetzigen Zierblumen aus den ursprünglich in Kultur gebrachten Species sich entwickelt haben und wir haben das durch einige wenige geeignete Beispiele belegt. Es gibt aber noch einen anderen Gesichtspunkt, unter dem man die Bevölkerung der Ziergärten betrachten muß. Derselbe ist rein historischer Natur und betrifft die Frage: Woher stammen die Gartenblumen und seit wann befinden sie sich im Bereich der Kultur? Ueber diese Fragestellung nun liegen ausgezeichnete Untersuchungen von G. Kraus vor, denen in principieller Hinsicht kaum noch etwas hinzugefügt werden kann, so daß in dieser Richtung in allen wesentlichen Punkten auf seine Ausführungen verwiesen werden darf und nur Ausführungen im einzelnen erübrigen.

Ueber den Bestand an Blumen in den Gärten des römischen Alterthums sind wir sehr unvollkommen unterrichtet, einmal, weil die Deutung so vieler bei Dioscorides, Plinius, Columella u. a. vorkommenden Namen theils überhaupt unmöglich, theils über die Maßen zweifelhaft ist, dann auch weil in diesen Schriften, die ihr Augenmerk nur auf das Nützliche richten, die Blumen als bloße Accidentien und sehr kurz und flüchtig gestreift werden. Man darf also nicht erwarten deren ganzen Bestand aufgeführt zu finden; nur die allerwichtigsten derselben werden hervorgehoben worden sein. Gar manche Blume unserer Bauerngärten, die Gesner verzeichnet, mag, wie schon Kerner hervorgehoben hat, aus den Kulturen des Alterthums herstammen, ohne daß wir das beweisen können. In dem folgenden kurzen Verzeichnis habe ich dasjenige zusammengestellt was mir einigermaßen gesichert erschienen ist, doch kann dasselbe keinen Anspruch auf Vollständigkeit machen.

Wir haben denn also Rosa, Lilium, Narcissus (Fischer Benzon), Iris (Fischer Benzon), Papaver, wohl mehr als Nutz- denn als Zierpflanze cultiviert, Viola odorata, Matthiola, Cheiranthus Cheiri, d. h. die verschiedenen Sorten des griechischen ἴον, Antirrhinum (et hiantis saeva leonis ora feri. Columella X), Calendula officinalis, wenn wirklich „et flaventia lumina Calthae“ (Columella) sich auf diese Pflanze bezieht. Bei der heiligen Hildegard kommt Calendula schon mit ihrem heutigen Namen als „Ringula“ vor, muß also allerdings jedenfalls sehr alt sein. Chrysanthemum coronarium soll nach Fischer-Benzon auf einem Wand-

gemälde der Villa der Livia bei Rom zu erkennen sein. Leider habe ich dieses nicht eingesehen. Ueber Rose und Lilie und die Iris als die wichtigsten von diesen Blumen mögen noch ein paar Worte hinzugefügt werden, Matthiola ist schon oben besprochen worden.

Unter allen diesen Blumen nimmt bei weitem die erste Stelle die Rose ein und zwar ist es nach Ansicht aller sachverständigen Autoren (vgl. Ascherson-Graebener, Syn. VI p. 50) hauptsächlich und vielleicht allein die Centifolie gewesen, die damals ihrer Schönheit und ihres Wohlgeruchs halber gezogen wurde. Die ῥόδα ἑκατοντόφυλλα des Theophrast werden auf sie gedeutet. Bei solchem Alter ist natürlich direct nichts über deren Abstammung zu ermitteln. Immerhin schließen die Rosenkenner aus ihren Characteren, daß sie von der im mittleren und südlichen Europa weit verbreiteten R. gallica abstamme. Aehnlich dürfte es sich mit R. damascena verhalten, zu deren Formen die ostrumelischen Oelrosen gehören, die erst im 16. Jahrhundert in Europa eingeführt sein sollen. Auch für sie kann an der Abkunft von R. gallica kein Zweifel obwalten. Eine weitere sehr alte, in Bauerngärten und auf Kirchhöfen cultivierte und stets gefüllt blühende Rose ist R. alba, die nach Christ und Crépin aus einer Kreuzung der R. gallica mit R. dumetorum entstammen soll, bezüglich welcher Angabe indess begründete Zweifel bestehen. Bastardbildung ist bei den wilden Arten der Gattung bekanntlich so verbreitet, daß diese sich zu einer crux botanicorum herausgebildet hat. Alle die zahlreichen Rosensorten, die die heutigen Gärten zieren, sind sicher auf mannigfaltige Kreuzungen der alten R. gallica mit anderen später eingeführten Arten zurückzuführen. Und in den Culturrosen sind alle diese Arten derart miteinander verbunden, daß der Genealogie der einzelnen Sorten oder Sortengruppen vielfach gar nicht oder doch in sehr allgemeiner Weise nachzukommen ist. Die wichtigste Art, die diesem Verschmelzungsprozeß mit R. gallica unterlag, ist die ostasiatische R. chinensis in ihren beiden Formen R. indica und R. semperflorens. Beide sind als Thee- und Monatsrosen noch in ziemlich ursprünglicher Form in den Gärten vorhanden, sie zeichnen sich durch die lange Dauer ihrer Blüthezeit aus und haben diesen Character des Remontierens auch auf ihre Bastarde übertragen. Ihre Einführung hat um die Wende des 18. Jahrhunderts stattgefunden. Und da es einige Zeit dauerte bis die Sortenzüchtung recht in Gang kam, so ist es sehr characteristisch, daß bei Redouté, Les Roses 1817 bis 1824 neben wilden Arten nur eine nach unseren Begriffen sehr dürftige Auswahl von Gartensorten abgebildet wurden. Neben den noch unveränderten Thee- und Bengalrosen sind das ausschließlich Formen von R. Centifolia und Damascena. Von der Rosa Noisettiana abgesehen ist noch keine Spur von Chinensiskreuzungen zu finden. Nach dem durch seine botanischen Notizen brauchbaren Katalog der Firma Peter Lambert zu Trier sollen der Ueberlieferung zufolge die sogenannten Bourbonrosen auf der Insel Bourbon aus der Kreuzung der Monatsrose mit R. Damascena entstanden sein, die Noisetterosen dagegen aus der mit R. moschata. Die Zahl der erzogenen Chinensisbastarde ist seit der Mitte des vorigen Jahrhunderts Legion geworden; die allbekannte und beliebte „La France" datiert aus den sechziger Jahren desselben.

Die starkwüchsigen Kletterrosen, die man zur Bekleidung von Gittern und Hauswänden verwendet, führen nach Focke und Lambert ihren Ursprung auf Kreuzungen älterer Sorten zurück, bei denen die europäischen R. sempervirens, arvensis und alpina sowie vor allem die chinesisch-japanische R. multiflora und die amerikanische R. setigera betheiligt wurden. Bastarde mit R. multiflora sind uns aus Japan mehrfach in fertiger Form und ohne daß man ihre Entstehungsgeschichte kennen würde, zugekommen, so z. B. der so beliebte Crimson Rambler, der sich seit seiner 1893 erfolgten Einführung weit verbreitet und seinerseits durch Kreuzung mit der inzwischen gekommenen R. Wichuraeana einer Gruppe reizender, reichblühender Kletterrosen den Ursprung gegeben hat. Die Sorten „Leuchtstern", „Hiawata" mögen als Beispiele genannt sein. Die Ayrshire-Rosen endlich sollen nach Focke aus Kreuzung von R. arvensis und sempervirens stammen; die sogenannten Prairierosen lassen sich von der Verbindung von R. setigera mit Noisetterosen herleiten.

Die gelben Rosen, die nicht oder unangenehm riechen und früher mehr als heute gezogen wurden, stammen aus Kleinasien und Persien. Die wichtigste ist die einfach blühende R. lutea und ihre Form R. Eglanteria mit innen dunkelorangenen Petalen. In Bauerngärten sieht man noch zuweilen eine gefüllte als „Persian yellow" bekannte Form der ähnlichen R. sulfurea. Nach Sweet war erstere schon 1596, letztere 1629 in England in Cultur.

Die Lilie Lilium candidum. Nach Plinius und Columella spielt die Lilie ihrer Schönheit und der ihr zugeschriebenen Heilkräfte halber eine große Rolle. Im Capitulare de villis Karls des Großen wird ihr Anbau vorgeschrieben und stets behält sie ihren alten Namen. Für ihr hohes Alter als Culturgewächs spricht auch der Umstand, daß wir über ihr, gewöhnlich in Syrien gesuchtes, Vaterland sehr mangelhaft unterrichtet sind, wie

dies bei so vielen derartigen sehr alten Culturpflanzen gleichfalls der Fall. Boissier, Fl. Or. drückt sich darüber mit äußerstem Zweifel aus. Wenn Plinius auch rothe Lilien erwähnt, dürfen darunter wohl unter keinen Umständen die Feuerlilien verstanden werden. Denn diese sind dem Mittelmeergebiet fremd und gehören den Alpen an. Lilium chalcedonicum dagegen könnte recht wohl gemeint sein, da es ein gewöhnlicher Bewohner der östlichen Mittelmeerländer z. B. der Balkanhalbinsel ist.

Die Iris. Ueber diese ist leider wenig zu sagen. Es scheint, als ob die ältesten cultivierten Arten I. germanica und I. florentina gewesen seien, die ja auch als Lieferanten der vielbegehrten Veilchenwurzel sich empfehlen mochten. I. florentina ist noch heute auf Italien beschränkt; I. germanica dagegen ist, sicherlich infolge ihrer Verbreitung durch die Benediktinerklöster, durch die wärmeren Theile Deutschlands und durch Frankreich überallhin verführt worden, wo sie vorzüglich an Weinbergmauern so reichlich vorkommt, daß sie, von neueren Autoren noch, für wirklich einheimisch gehalten werden konnte. Eine brauchbare Monographie der unendlich schwierigen Gattung thäte wohl noth, würde aber die Cultur der Pflanzen im Garten erfordern, die von allen ihren ursprünglichen Fundorten geholt werden müßten, da nur auf diesem Weg der störende Einfluß von Hybriden eliminiert werden kann. Aus der Aehnlichkeit der Blumen mit den fleurs de lys des französischen Wappens hat man geschlossen, daß diese Blume nicht die Lilie, sondern die Iris gewesen sein möge. Das ist möglich, aber nicht sicher, da noch andere Ableitungen dieser stilisierten Blume bestehen, ein Beweis nach der einen oder der anderen Richtung noch ausstehen dürfte.

Eine reichere Ausbeute an Gartenblumen finden wir bei K. Gesner 1560 vor. Hier haben wir neben den bekannten antiken noch viele andere. Von diesen sind die meisten einheimisch und ihrer Schönheit halber in die Gärten verpflanzt. Wann und wie das geschehen ist meist nicht auszufinden, doch wird man dafür wiederum die Klöster, die einzigen Zufluchtsorte der Wissenschaft und Kunst in jenen rohen Zeiten des Mittelalters, verantwortlich machen dürfen. Die anderen stammen aus dem Süden und sind ebenso wie jene den klösterlichen Beziehungen zu Italien zu verdanken (Kerner). Auf den ersten Blick scheint es erstaunlich, daß Karls des Großen Capitulare de villis von ihnen allen nur Lilie, Rose und Iris aufführt. Aber Kerner begründet das wohl mit Recht mit dem rein practisch gerichteten Sinn jener Zeit und weist darauf hin, daß diese im Geruch großer Heilkraft standen und daß thatsächlich in den Klostergärten wohl auch noch andere gezogen worden seien. Das wird sehr wahrscheinlich, wenn man beachtet, daß bei der heiligen Hildegard, die im 12. Jahrhundert bei Bingen schrieb, neben Iris und Calendula Paeonia erwähnt wird, von der das Capitulare nichts weiß und die die Aebtissin doch nur im Garten gesehen haben konnte, daß ferner von Froissart (Poësies publ. par Scheler t. I p. 240, 627; II 90 u. 195), einem Nordfranzosen der 2. Hälfte des 14. Jahrhunderts Gedichte existieren, die die damaligen Lieblingsblumen aufführen. Eines derselben lautet: „Sur toutes les flours tient on la Rose belle — et en après je crois la violette. — La flour de lys est plaisans et parfette; — et li pluisour aiment moult l'anquelie (Aquilegia, auch bei Hildegard vorhanden). — Le pyonier, le muget, la soussie (Calendula). — Cascune flour a par li sa merite. — Mes je vous dis tant que pour ma partie, — sur toutes les flours j'aimme la margherite.“ Und unter den Gartenpflanzen des Glossarium Helmstadiense, dem 13. oder 14. Jahrhundert entstammend, haben wir wiederum Aquilegia, Viola tricolor, Cheiranthus Cheiri zu registrieren (Kerner). Auch Stephanus, der, älter als K. Gesner, 1539 schrieb, hat Rosa, Buxus, Silybum (Carduus beatae Mariae), Matthiola, Cheiranthus, Viola, sowie Viola autumnalis (menue pensée, viola trinitatis), oeillet in vielerlei Farben, Narcissus poëticus (calicemque veluti purpureum habet), Calendula, Lilium, Convallaria, Iris, Jovisflamma (Lychnis coronaria), Anemone, Consolida minor (Marguerite).

Jedermann kennt die geschmackvolle Schilderung des Erwachens des Hochgebirgscultus im 16. Jahrhundert, wie sie Kerner gegeben hat. Er führt dieses wesentlich auf Clusius und den Kreis seiner Freunde zurück. Aber schon etwa 20 Jahre vorher finden sich die Anfänge solcher Reiselust in der Schweiz, wofür man die 1559 erfolgte Besteigung des Calanda bei Chur durch J. Fabricius vergleichen möge, die eine Aufzählung der dort gesammelten Pflanzen enthält. Und 1560 bestieg B. Aretius das Stockhorn und den Niesen. Alle diese Berichte sind bei Gesner zu finden, der selbst auch den Pilatus erklimmt hat, und Alpenpflanzen, darunter solche vom Monte Generoso, in seinem kleinen Züricher Garten cultivierte. Durch diese Bestrebungen wurde die Aufmerksamkeit auf seltene Funde, zumal auf gefüllte oder sonstwie veränderte Blumen und Abänderungen der Blätter gelenkt, und wurden derartige Stöcke mit Sorgfalt cultiviert und vermehrt, wie Kerner ausführt. Manches hat sich seit jener Zeit in altmodischen Gärten, zumal auch den botanischen, erhalten, wofür auf gefüllte Ranunkeln, Hepatica und auf die monströse

Form des Muscari comosum verwiesen sein mag, die statt Blüthen, blumenkohlähnliche, hellblaue, mit winzigen Blättchen besetzte Sproßsysteme trägt. Gute Abbildung derselben bereits bei Parkinson.

Außer den einheimischen kommen nun aber, wie gesagt, bei Gesner noch Pflanzen des Mediterrangebiets, zumal des östlichen, hinzu, sowie endlich ein paar Ausländer aus Indien und Amerika, die nachher mit anderen gleichen Vaterlands, deren Vorläufer sie waren, zu erwähnen sein werden.

Zu Gesners einheimischen Blumen und Sträuchern gehören die folgenden: Aconitum, Trollius, Dictamnus, Myosotis, Viola tricolor, Digitalis purpurea, die gelbe Primula Auricula, Polemonium (Phu peregrinum), Feuerlilie, Maiblume, Bellis, auch roth, Centaurea Cyanus in allen Farben, Delphinium, 3 Arten, darunter auch D. Ajacis, Cytisus Laburnum, Cotinus, Colutea, Lonicera Periclymenum, Schneeball (Sambucus aquatica). Von der zweiten mediterranen Reihe mögen erwähnt werden: Lychnis chalcedonica (ocymoides peregrinum, später flos Constantinopolitanus, aus Südrußland stammend, „e Dacia allatum audeo“); Lychnis coronaria (Flammula Jovis), Dianthus Caryophyllus (vetonica), von Gesner bei C. Lycosthenes in Basel gefüllt und in vielen Farben gesehen, Nigella damascena, Nerium, Althaea rosea, Acanthus mollis, Papaver flore multiplici, italische Anemonen. Die gleiche Genossenschaft hat auch Joachim Camerarius, nur durch eine größere Anzahl von Exoten bereichert. Auch in England hat es zur Tudorzeit mit Gartenblumen ganz ähnlich ausgesehen, wofür auf die Liste bei Alicia Amherst p. 88 verwiesen sein mag.

Für die Nelke und das Stiefmütterchen mag dem Gesagten noch einiges wenige beigefügt werden.

Die Nelke (Dianthus Caryophyllus). Daß die Nelke als Culturblume dem Alterthum und dem frühen Mittelalter bekannt gewesen wäre, dafür haben wir nicht den geringsten Anhaltspunkt. Denn wir finden sie nicht im Capitulare de villis und bei der heiligen Hildegard kommt „caryophylli“ nur in der Bedeutung der indischen Gewürznelken vor. So ist es denn auch wenig wahrscheinlich, daß sie etwa unter den vielen nicht deutbaren Pflanzennamen der antiken Schriftsteller sich berge. Alles was neuere Autoren (de Ponsort, Monographie du genre oeillet 1844, Ragonnot Godefroy, Traité de la culture des oeillets 1844, Ch. Morren, Les oeillets nains de Verviers et de Spa, La Belgique horticole v. I 1851) über ihre Geschichte beibringen, ist dürftig und beschränkt sich auf die Reproduction einer Sage, wonach Ludwig IX. der Heilige mit einem Extract von Nelken seine vor Tunis 1270 schwer erkrankten Kreuzfahrer geheilt habe, worauf diese dann die heilkräftige Blume mit nach der Heimat gebracht hätten. Morren citiert als Quelle hierfür Joinville, ich habe aber sowohl dessen Buch (Joinville, Hist. de St. Louis 1309, Nouv. coll. de mém. p. servir à l'hist. de France par Michaud et Poujoulat 1836) als auch Sternfeld, R. Ludwig des Heiligen Kreuzzug nach Tunis, in Ebering, Hist. Studien Heft II 1896 durchgesehen und keine Spur von diesem Histörchen gefunden, das auch, soviel ich sehe von keinem der botanischen Autoren des 16. Jahrhunderts erwähnt wird, also wohl verhältnismäßig später Entstehung sein dürfte, wennschon ich freilich sein Alter und seine Herkunft bislang nicht habe sicher eruieren können.

Genau dieselbe Geschichte wird nun aber mit der Einführung ganz anderer Pflanzen, der Tagetes erecta und patula verknüpft, nur daß es sich dabei nicht um den Kreuzzug Ludwigs des Heiligen, vielmehr um den Feldzug Karls V. in Tunis handelt, der 1535 statthatte. Dafür ist freilich die erste Erwähnung in der Literatur schon sehr früh, 1554 nämlich, nur 19 Jahre nach dem Ereigniss, bei Dodoëns (Cruydtboek) zu finden, aus dem Morren die betreffende Stelle wörtlich wieder abgedruckt hat. Noch bei Parkinson und Bauhin erscheint sie in derselben Fassung, ohne daß das afrikanische Vaterland der Pflanze auf ernsthaften Zweifel stieße. Und doch hatte Dodoëns bereits bemerkt: „a Germanis e Peru Americae provincia, primum in Europam illatus creditus est.“. Und ungefähr gleichzeitig mit Bauhin war durch Hernandez, Rer. med. nov. Hisp. Thesaurus 1651, die mexicanische Herkunft der T. erecta klargelegt worden; er hatte dafür den altmexicanischen Namen Campoaxochitl citiert. Da unter solchen Umständen also von der tunesischen Herkunft gar nicht die Rede sein kann, die Pflanze aber doch ihre Verbreitung in Europa zur Zeit Karls V. gefunden hat, so wird man nicht fehl gehen, wenn man den Kern der Erzählung darin sucht, daß die Pflanzen von den Spaniern eingeführt und wie so viele andere mit willkürlichen Vaterlandsbezeichnungen versehen worden waren. Nach all dem Gesagten kann nun gar kein Zweifel bestehen, daß bezüglich der in Frage stehenden Historie eine Uebertragung von Tagetes auf die Nelke stattgehabt hat. Eine solche lag um so näher, als erstere Blume schon zu des Dodoëns Zeiten in Frankreich „oeillet d'Inde“ hieß, welcher Name ihr bekanntlich bis zum heutigen Tage erhalten geblieben ist. Morren meint: „la même fleur passe en France, on y éloigne, comme de juste, le souvenir du vainqueur de Francois I et on change le nom de fleur de Thunis en

oeillet d'Inde". Auf der anderen Seite heißt die Nelke bei den früheren Autoren des 16. Jahrhunderts, so bei K. Gesner, vetonica, erst gegen Ende desselben treten als Namen derselben Tunica, flos tunicus auf, in offenbarer Anlehnung an die auf ihre Einführung bezügliche Legende, und ich möchte mit Dalechamp (Hist. pl. Lug) annehmen, daß diese neue Bezeichnung lediglich einer Verkürzung des Wortes vetonica entsprungen sein möge. Denn dieser sagt (I p. 806): „Matthiolus cum aliis Vetonicam, officinae detractis duabus prioribus a betonica literis Tunicam esse tradit." Bei Mathioli habe ich freilich eine solche Angabe nicht finden können. Dabei mußte ja ein solcher an Tunis anklingender Name der in Rede stehenden Uebertragung nach rückwärts durchaus günstig sein. Eine eingehendere philologische Studie über alle in Frage kommenden Namen des 16. Jahrhunderts, die hier natürlich nicht gegeben werden kann, würde die erwähnte Uebertragung wohl zur Evidenz bringen können. Auch der Ursprung des Wortes oeillet und seine etwaige Beziehung zu ocellus gehört hierher.

Daß die Nelke zu des Clusius Zeiten bereits seit langer Zeit in Europa eingebürgert war, steht vollkommen fest. Das ergibt sich einmal aus der Menge verschiedener Sorten, die sich damals schon in den Gärten vorfanden, und dann aus den datierten Porträts, auf denen als Beigaben Nelken figurieren. Ein solches des Georg Gisse, 1532 von Hans Holbein gemalt bietet drei Blumen von ganz verschiedener Farbe, ein anderes, von Jan van Eick, im Berliner Museum als „Mann mit Nelke" bezeichnet, soll zwischen 1430 und 1440 gesetzt werden müssen. Man vergleiche vieles derart in Kronfeld, Gesch. d. Gartennelke, Oesterr. Gartenzeitg. VII 1912. Das ursprüngliche Vaterland unserer Blume muß allen Autoren zufolge Italien nebst den begleitenden Inseln und der dalmatischen Küste sein; in Frankreich wächst sie nur an der Westküste an Mauern, d. h. unter verdächtigen Umständen. Dagegen soll sie vielerorts in Spanien vorkommen. Bei der Schwierigkeit der Artenunterscheidung wäre eine neue speciell auf diesen Punkt gerichtete Untersuchung zu wünschen. Und dem Ostbecken des Mittelmeeres fehlt sie nach Boissier gänzlich. Auch für ihre Existenz an der afrikanischen Nordküste habe ich keine sicheren Belege finden können. Sie wird also zweifelsohne auch von Italien aus ihren Einzug in die nördlichen Länder gehalten haben, der sehr wohl in die Zeit der Kreuzzüge zurückreichen und eventuell durch heimkehrende Ritter über Genua und Venedig vermittelt worden sein kann. Vielleicht hängt es damit zusammen, daß die Vervollkommnung der Blume gleichzeitig in verschiedenen Ländern erfolgt zu sein scheint, wie denn Clusius remontierende Nelken, aus Schlesien stammend, zuerst in Wien gesehen, wie solche der Engländer Gerarde (The Herball 1597) aus Polen erhalten zu haben angibt.

Die Nelkenbilder der alten Autoren zeigen samt und sonders gezähnte Blumenblätter, die ganzrandigen sind also, wie schon Morren angibt, Producte späterer Züchtung. Bei Parkinson werden 1629 bereits 48 verschiedene Sorten eingehend beschrieben und unter diesen findet sich zum ersten Male eine mit ganzrandigen Petalen. Sie war einfarbig hellroth und wird S. 313 f. 12 als caryophyllus roseus rotundus magistri Tuggie bezeichnet. Es heißt von ihr, sie sei aus Samen einer gewöhnlichen rothen Nelke aufgegangen, unterscheide sich aber von allen anderen durch ihre runden Blumenblätter. Man sieht, daß die Nelkenzucht in England schon am Anfang des 17. Jahrhunderts in Blüthe war, sie hat bis zum Anfang des 18. noch weitere Fortschritte gemacht, wofür John Reas' Buch 1702 den besten Beweis liefert, denn dieser unterschied 360 Varietäten, die er in flakes, bizarres und picotees eintheilt. Bei den flakes und picotees sind die petala ganzrandig, bei den ersteren zweifarbig, weißgrundig, mit breitem, das ganze petalum durchziehenden Farbenstreif; bei den picotees dagegen sind sie bunt gebändert und eventuell auch gefleckt. Was man heute flamands nennt, sind in Flandern entstandene Derivate neueren Datums (vgl. die schöne farbige Abbildung des oeillet Laure de St. Vincent bei Ponsort), die wohl von flakes herstammen werden, von denen sie sich wesentlich dadurch unterscheiden, daß sie, breitstreifig wie jene, nicht eine sondern zwei Farben in der rein weißgrundigen Blüthe aufweisen. Für diese flamands hat man in Nordfrankreich um die Mitte des vorigen Jahrhunderts in solcher Ausschließlichkeit geschwärmt, daß alle anderen Sorten mißachtet wurden.

Die Stiefmütterchen, Viola tricolor und V. lutea waren schon Gesner wohlbekannt. Seine V. montana ist sicher eine Form der V. lutea gewesen. Eine ausführliche Monographie der daraus entwickelten Gartenpensées verdanken wir Wittrock (Acta horti Bergiani II 1892 bis 1897), in der auch in eingehender Weise die illustrierten Gartenkataloge berücksichtigt werden, was bei derartigen Arbeiten allgemein zu wünschen wäre und eigentlich unumgänglich ist. Er zeigt, daß vom 16. bis zum Beginn des 19. Jahrhunderts nur Formen von V. tricolor und lutea und deren Bastarde in Cultur waren. Aber von 1820 an nahm die Cultur in England durch die Einführung der kurzspornigen V. altaica einen neuen Aufschwung, indem diese nun in die Bastardverbindungen

eintrat. Seit 1860 etwa kreuzte man ferner die bisher erzielten Formen auch mit der langspornigen V. cornuta der Pyrenäen, und endlich mit der alpinen V. calcarata und erzielte so eine Reihe langsporniger gedrängtwüchsiger Rassen (tufted pansies), von denen ein Theil, der V. cornuta folgend, der Strichzeichnung auf der Basis der unteren Petalen gänzlich entbehrt. Die Arbeit enthält offenbar eine Menge interessanter Details, und derjenige, der zufällig schwedisch kann, wird sie mit großem Interesse lesen und besser verstehen können, als das mir möglich.

An Gesner schließt sich unmittelbar der große Clusius an, der, seit 1573 in Wien weilend, die Gärten Deutschlands und Flanderns mit zahlreichen einheimischen und östlichen Pflanzen bereicherte und es sich besonders angelegen sein ließ, die Alpenblumen von ihren Bergen zu holen, zu cultivieren und seinen zahlreichen Correspondenten mitzutheilen. Nach ihm ist für die große Gartencultur, zum wenigsten an einheimischen Blumen, nicht mehr viel hinzugekommen. Er war ferner auch der hauptsächlichste Promotor des Einzuges der orientalischen Prachtblumen, der nach Kraus etwa die Zeit von 1560 bis 1620 umfaßt. Und die nahen Beziehungen, die seine flandrische Heimath mit England unterhielt, haben es bewirkt, daß alle die Bereicherungen, die er den Gärten zuführte, in sehr kurzer Zeit auch dorthin vorgedrungen sind, wovon man sich bei Durchsicht von Parkinson leicht überzeugt.

Unter den einheimischen Pflanzen, die unsere Gärten Clusius verdanken, ist der erfreulichsten und wichtigsten eine die Gartenaurikel Primula Auricula × viscosa. Sie entstammt den Alpen, die der großen Cultur sonst wenig geliefert haben, und wir sind über ihre Geschichte durch Kerners schöne darauf bezügliche Abhandlung recht genau unterrichtet. Bei Clusius werden eine ganze Reihe alpiner Aurikeln unter dem Gesamtnamen Auricula Ursi aufgeführt, die einzelnen werden näher nur durch Nummern bezeichnet. So ist Auricula Ursi I die gewöhnliche wilde gelbblühende Form. Aber seine buntblühende Auricula Ursi II, die, wie Kerner nachweist, die Stammutter aller Gartenaurikeln darstellt, hatte er nicht selbst gefunden, sondern 1582 im Garten seines Freundes Aichholtz gesehen, dem sie von einer Gräfin Trautmannsdorff, die den Sommer bei Matrei am Brenner zu verbringen pflegte, zugesandt worden war (Amthor, Alpenfreund X p. 178). Es sollte fast 200 Jahre dauern, bis diese Pflanze als Zierblume der Bauerngärten im Pustertal durch Wulfen wiedergefunden und von Jacquin unter dem Namen Pr. pubescens beschrieben wurde. Inzwischen hatte sie Clusius vermehrt und seinen deutschen und niederländischen Freunden zugesandt, sie war 1595 in Straßburg, 1640 in mehreren differenten Sorten in Eichstädt in Cultur (Hort. Eystettensis 1612). Früh schon kam sie über Holland nach England. Schon 1640 hat Parkinson 25 Sorten davon. Nach Horne (Gard. Chron. XV 1881 I p. 527) scheint ihre Cultur in größerem Maßstab, so daß sie völlig Modeblume wurde, durch vlämische Wollenweber betrieben worden zu sein. Diese übersiedelten 1670 nach Lancashire und Norwich und unter ihren Händen blühte die Aurikelzucht etwa bis 1830, wo dann Dampfmaschinen und Fabrikbetrieb sie durch Zusammendrängung der Weber in große Städte lahm legte. Mit der Zeit sind nun in diesen Hauptculturcentren zwei besondere Rassen, die Luyker und die englischen Aurikeln entstanden, von welchen erstere sich durch glatte zweifarbige Blumen characterisieren (vgl. E. Morren, Auricules liégeoises Belgique horticole V 1855 p. 321), während die anderen mit feinem Mehlstaub bepudert sind. Und diese Rassen bestehen noch heute, wennschon zumal die Luyker Aurikeln infolge der veränderten Moden selten geworden sind.

Aber erst im Jahr 1867 gelang es Kerner, den ursprünglichen Fundort der Pflanze im Gschnitztal oberhalb Innsbruck aufzufinden. Dort wird das Schiefergebirge vielfach von Dolomitmassen durchsetzt. Auf den Dolomiten wächst reichlich die kalkliebende gelbe Pr. Auricula, auf dem Schiefer die kalkfliehende violette P. viscosa. Zwischen beiden steht die Prim. pubescens, die demgemäß von Kerner sofort als Bastard derselben angesprochen wurde. Dazu stimmt die Blüthenfarbe, die leichte Cultivierbarkeit, die den alpinen Primeln sonst völlig abgeht, und die bei so vielen Bastarden bekannte Robustheit der Vegetationsorgane. Ihre Aussaat ergibt verschiedene Farbennuancen, darunter gelegentlich auch rein gelbe Rückschläge nach P. Auricula. Infolgedessen kann, obwohl das experimentum crucis meines Wissens noch aussteht, an der Richtigkeit von Kerners Herleitung der Pflanze gar nicht gezweifelt werden.

Man begreift leicht, daß die Aurikel als alpine Blume sich zur Cultur im Mediterrangebiet nicht eignet. Es wäre aber zu versuchen, ob man nicht Rassen derselben erziehen könnte, die der Wärme und Trockenheit sich besser anpassen würden. Man müßte dazu unsere Gartenaurikel mit der nahe verwandten Primula Palinuri kreuzen, die auf dem Cabo Palinuro Calabriens gedeiht und sonst wohl nirgends vorkommt. Gelingt diese Kreuzung, woran bei der nahen Verwandtschaft beider kein Grund zum Zweifel

vorliegt, so würde man derlei Formen erwarten dürfen.

Nicht in dem Maße wie für die Gartenaurikel ist die Herkunft der gewöhnlichen rothbunten Polyanthusprimel bekannt. Nach Kerner soll sie bereits mehrere Decennien vor der Aurikel entstanden und aus England zu uns gekommen sein, weshalb sie im 17. und 18. Jahrhundert meist unter dem Namen Pr. anglica gehe. Dieser Name geht auf Lobelius p. 567 zurück, bezieht sich aber auf eine gefüllte gelbblühende Pflanze, wie denn alle Autoren bis zu Bauhin, soviel ich sehe, nur gelbblüthige Schlüsselblumen kennen. Wo bei ihnen eine rothe erwähnt wird, wächst sie stets in Sumpfwiesen und erweist sich so als Pr. farinosa. Es ist nun durch Godron und Focke ziemlich sicher gestellt, daß die Polyanthusprimel von einer Bastardform zwischen P. officinalis und P. acaulis abstammt, die als P. brevistyla oder variabilis bekannt ist. Von P. elatior, der sie ähnelt, unterscheiden sie sofort die verlängerten nach allen Seiten divergierenden nicht nickenden Blüthenstiele. Pr. brevistyla aber kommt in Deutschland, des Fehlens der P. acaulis halber, nicht vor und es kann ihr Derivat also eigentlich nur aus Nordfrankreich oder England herkommen. Wo und wann aber bei diesem die rothe Farbe aufgetreten, darauf gibt die ältere Literatur wie gesagt keine Antwort. Neuere Autoren wie Pax (Nat Pflanzenfamilien) möchten das einfach aus Kreuzung von P. officinalis mit rothblüthigen Rassen der P. acaulis ableiten. Da indeß die bunte Primel schon lange existiert, so ist mir das deshalb nicht wahrscheinlich, weil letztere Art nur in wenigen und entlegenen Gegenden (Konstantinopel, Normandie) rothblüthig vorkommt, aus denen den Züchtern zu ihrer Entstehungszeit wohl kaum Material vorgelegen haben dürfte. Auch die heute in unseren Gärten so häufigen buntblühenden acaulis-Formen, zu denen unter anderen die berühmte blaue Primel der neuesten Zeit gehört, werden von Pax einfach als Varietäten aufgeführt; ich möchte sie eher für abgeleitete und der acaulis angenäherte officinalis-Bastarde halten. Nur genauere Studien über ihre Nachkommenschaft können hier den Weg weisen.

Da wir nun aber wissen, daß der Primelstamm in der Mehrzahl seiner lebenden Repräsentanten roth blüht, daß gelbe Farbe nur bei einigen Sectionen, worunter Primulastrum, auftritt, so wird man wohl annehmen dürfen, daß jene Farbe die ursprüngliche, diese die abgeleitete ist. Und dann kann es kaum wundernehmen, daß die ältere Farbe gelegentlich als Rückschlagscharacter auftritt, wofür die der P. elatior nahe schön rothe P. amoena des Kaukasus als weiteres Beispiel erwähnt sein mag.

Zu den Clusianischen Importen aus dem Orient und dem Südosten Europas, soweit sie über Konstantinopel bezogen wurden, gehört in erster Linie die Gartentulpe (Tulipa Gesneriana L.). Sie wurde 1554 von A. G. Busbequius, der als Gesandter Kaiser Ferdinands I. zum Sultan reiste, in einem Garten bei Adrianopel zum ersten Male blühend gesehen. Schon 1559 hatte sie H. Herwarth in Augsburg in Blüthe mit schön rother Farbe; vermuthlich aus Samen, die er von Busbequius erhalten, erwachsen. Clusius, der 1573 nach Wien kam, hat, wie er selbst sagt, ein großes Packet Samen derselben von Busbequius erhalten, aus deren Aussaat sich ihm Blumen verschiedenster Färbung ergaben. Da nun einerseits niemals jemand die Gartentulpe im Orient hat wild finden können und da wir aus einem türkischen Manuscript genau wissen, daß sie damals schon in den Gärten zu Konstantinopel in differenten Farbennuancen vorhanden war, so ist sonnenklar, daß sie bereits zu ihrer Entdeckungszeit eine ältere türkische Culturblume gewesen ist, die ursprünglich wahrscheinlich aus Kreuzung verschiedener orientalischer Wildtulpen hervorgegangen, keine ältere Geschichte haben kann. Wußte doch schon Linné, als er im Hortus Cliffortianus seine Tulipa Gesneriana schuf, der Fülle von Farben und Formen gegenüber, nicht ob und wie er unterscheiden sollte, so daß ihm diese seine Species mehr ein Compromiß mit sich selbst bedeutet.

Im 17. Jahrhundert hatte die Tulpenliebhaberei in Holland außergewöhnliche Ausdehnung gewonnen und war zu einem Speculationsschwindel ausgeartet, der freilich nur von kurzer Dauer sein konnte. Man unterschied damals, wie noch heute, erstens einfarbige Tulpen (couleurs), dann bunte oder parangonierte. Letztere zerfallen wieder in bizarde mit gelbem Grund und verschiedenartiger Panachierung und in weißgrundige mit Violett (bijbloemen), oder mit Roth (roses). In Holland ließ die Mode nur weißgrundige Tulpen gelten, die man auf den alten Stillleben der dortigen Maler allein dargestellt findet. In Frankreich waren dagegen auch die bizarden geschätzt, zu denen als Extremformen die sogenannten Papageitulpen gehören. Nun sind aber nach allen Erfahrungen der Tulpenzüchter die parangonierten mehrfarbigen Sorten bloß vegetative Sports der einfarbigen und zwar sollen diese, sobald die Basis ihrer Petalen gelblich, unweigerlich bizarden, sobald sie reinweiß, bijbloemen oder roses ergeben. Vielerlei andere Dinge können hier nicht berührt werden, es mag dafür auf Solms, Weizen und Tulpe 1898 verwiesen sein.

An die Tulpe schließen sich an die Kaiserkrone, Fritillaria imperialis, Tusai des

Clusius, den Gebirgen Persiens entstammend, zahlreiche Narcissen und Tazzetten, die, wie uns ein türkisches Manuscript lehrt, zu den Lieblingsblumen Konstantinopels gehörten und die jetzt zu den wenigen schon von den alten Römern geschätzten Formen hinzukamen. Wir haben ferner die damals eingeführten asiatischen Ranunkeln (Ran. asiaticus), nach Boissier in Kleinasien und auf den Inseln heimisch, die bei Clusius l. c. p. 243 mit mannigfach gefüllten und verschieden gefärbten Blumen erwähnt werden. Das gleiche gilt endlich von der Hyacinthe (Hyacinthus orientalis). Im wilden Zustand ist diese nach Boissier nur für Syrien und Cilicien bekannt; im westlichen Mediterrangebiet kommt sie nur verwildert vor. Daß sie den Alten unbekannt war, steht fest. Was deren ὑακίνθος gewesen, bleibt durchaus zweifelhaft.

Hier muß weiter von der Syringe gehandelt werden. Die erstbekannte Art der Gattung, S. vulgaris, hat schon Matthioli 1554 abgebildet. Busbequius hatte sie aus Konstantinopel gebracht. Erst später ist als ihr Heimathland Siebenbürgen und Serbien bekannt geworden. Eine andere, jetzt in unseren Gärten häufige Art, S. persica, soll nach Aiton zuerst von Tradescant um 1640 cultiviert worden sein. Aber ihre Fundorte in Persien und Afghanistan sind erst ganz neuerdings sicher gestellt worden (Knapp, Oesterr. bot. Ztschr. **39** (1889), p. 431). Sie kommt in zwei Formen vor, deren eine einfache eilanzettliche Blätter, die andere tiefpinnasecte trägt. Und im Anfang des vorigen Jahrhunderts erschien eine Form, die zwischen S. vulgaris und persica mitten inne steht und die von Willdenow, im Glauben sie stamme aus China, den Namen S. chinensis erhielt. Etwas später hieß sie S. dubia, in Frankreich aber Lilas Varin. Es hieß, sie sei in Rouen 1777 vom Gärtner Varin aus Samen der S. vulgaris erzogen. Wenn das richtig, mußte sie aus einer Kreuzung dieser mit S. persica hervorgegangen sein. Eine ähnliche supponierte Bastardform beschrieb endlich A. Braun als S. correlata, Bot. Ztg. 1873 p. 664, die aber in den Blüthen viel näher an S. vulgaris herankommt. Diese vielfachen Zweifel zu lösen und den Beweis des hybriden Ursprungs des Lilas Varin zu liefern, ist erst in neuester Zeit Lemoine in Nancy gelungen (Journ. hortic. Soc. London vol. XXIV (1900) Hybrid Conf. Rep.). Er verwendete zu seinen Versuchen anfangs die einfachblättrige Form der S. persica, konnte aber, weil sie nicht fruchtete, durch eine Reihe von Jahren kein Resultat erzielen. Als er nun aber die pinnatifide Form derselben mit S. vulgaris bestäubt hatte, erhielt er zahlreiche Sämlinge mit meist einfachen Blättern und den Blüthen des Lilas Varin, so daß nun alle Zweifel an der Bastardnatur des letzteren behoben waren. Durch Sportbildung hat Lemoine von seinen Hybriden verschiedene, auf vegetativem Wege vermehrte Sorten erhalten. Auch gibt A. Braun an, an seiner S. correlata in einem Fall ein paar Sportblüthen beobachtet zu haben, die ganz an die des Lilas Varin herankamen. Demnach dürfte also auch diese Form A. Brauns wirklich zu den Derivaten der Kreuzung von S. vulgaris und persica gehören.

Philadelphus coronarius. Mit der Syringe tritt dieser Strauch in den europäischen Gärten auf. Er stammt aus dem Südosten und kommt westlich bis Siebenbürgen vor. Er ist aber nicht den Weg der übrigen Importen des Clusius gegangen, sondern dieser hat ihn zuerst in Belgien gesehen (frutex coronarius nescio unde delatus). Und also muß er dorthin auf uns unbekannten Wegen gelangt sein. Schnell verbreitet, war er schon Anfang des 17. Jahrhunderts überall in den Gärten zu finden. Viel später ist nach Aiton die erste der großblumigen schwachriechenden Arten, 1738, aus Amerika zu uns gekommen.

Genau dasselbe wie für Philadelphus gilt auch für Clematis Viticella Clus. p. 122. Sie fand er in Belgien cultiviert, während er C. integrifolia aus Ungarn dorthin brachte.

Der Kirschlorbeer Prunus Laurocerasus war aus Konstantinopel bezogen (Kraus); Spiraea salicifolia, die in Sibirien heimisch, verbreitete wiederum Clusius, nachdem er sie 1586 von Sebitz aus Brieg in Oberschlesien erhalten hatte. Alle übrigen Spiraeaceen sind später eingerückt. Daß wir auch die Roßkastanie, die in Griechenlands Wäldern zu Hause, Busbequius und Clusius verdanken, ist allbekannt, wennschon man sich jetzt Gärten und Anlagen ohne diesen Baum und die verwandten amerikanischen Paviaarten, deren erste, Pavia rubra, 1711 (Aiton) introduciert wurde, nicht mehr vorstellen kann. Eine sehr bemerkenswerthe gefüllt blühende Sorte des Roßkastanienbaumes hat Morren (Belgique horticole IV 1854) beschrieben und abgebildet. Auf p. 216 des gleichen Bandes hat dann A. N. Baumann in Bollweiler mitgetheilt, daß diese Sorte von einem Sportast abstammt, den er in Genf an einem gewöhnlichen Baume gefunden und vermehrt hatte.

Mit der Clusianischen Zeit erscheint wie gesagt die Einführung einheimischer und mediterraner Gewächse in die Gärten im wesentlichen abgeschlossen, wennschon immerhin einige Nachzügler registriert werden können. Unter diesen seien hervorgehoben: Lavatera trimestris 1623 (Aiton); Malope malacoides 1710 (Aiton), Lathyrus odoratus (Sweet pea der Engländer) aus Sicilien 1700

(Aiton), Reseda odorata v. supra, Linum grandiflorum, Algerien, zweite Hälfte des 19. Jahrhunderts. Scabiosa atropurpurea soll von der sicilischen Sc. maritima abstammen, sie soll nach Aiton schon 1621 in den Gärten gewesen sein. Ob aber Parkinsons Bild, auf das sich die Angabe stützt, richtig gedeutet wurde, ist mir zweifelhaft.

Nachdem einmal der Seeweg nach Indien, nachdem einmal Amerika entdeckt war, konnte es natürlich kaum ausbleiben, daß man gelegentlich mancherlei Sämereien tropischer Gewächse importierte, zunächst natürlich nach Spanien und Portugal, von wo sie dann, falls sie überhaupt gediehen, ins übrige Europa, vielfach auf dem Weg über Rom, verbreitet wurden. Es konnten das aber nur einzelne Arten sein, die es in unseren Sommern zur Bildung von Früchten zu bringen vermochten. So kommt es, daß schon das 16. Jahrhundert eine Anzahl tropischer Blumen kennt, die ganz allgemeinhin als indisch oder spanisch bezeichnet werden und die zum Theil aus Ostindien, zum Theil aus dem tropischen Amerika stammen. Schon Stephanus hat 1539 drei solche Gewächse, nämlich Amaranthus, unseren Fuchsschwanz, eine ostindische Culturblume, die gar nirgends in wildem Zustand bekannt ist. Auch Celosia cristata, für die genau das gleiche gilt, ist nach Aiton schon 1570 eingeführt worden. Dann zwei Schlinggewächse, die nur in ihren Früchten gärtnerischen Werth haben, nämlich Momordica Balsamina und Cardiospermum Halicacabum, beide unverkennbar beschrieben und im Garten des Renatus Belaius zu Paris von ihm gesehen. Bei Gesner und Camerarius kommen hinzu: Impatiens Balsamina, ostindisch, Tagetes patula (Caryophyllus indicus), von dem die Sage ging, er sei durch Karl V. aus Tunis introduciert, weshalb er später flos africanus hieß. In Wahrheit stammt er aus Mexico. Ferner Canna indica aus Südamerika. Diese ist die erste ihrer Gattung, später sind zahlreiche andere gekommen, schon Aiton hat deren vier. Sie sind aber theils wieder verschwunden, theils derart miteinander zu einem Bastardierungsgemisch verschmolzen, daß heute eine historische und systematische Behandlung der Gattung ein Ding der Unmöglichkeit sein dürfte. Des weiteren erscheinen zu dieser Zeit Helianthus annuus, angeblich aus Peru 1560 eingeführt (Schlechtendal Bot. Ztg. 1858 p. 121), sowie Tropaeolum, dessen Geschichte wir durch Buchenau kennen. Die erste Art, die um 1570 aus Peru herüberkam, war Tr. minus; Tr. majus kam erst 1687. Bastarde beider bilden den Stamm der heutigen Kapuzinerkressen, in welchen später, Mitte des 19. Jahrhunderts, noch das neu eingeführte T. peltophorum (Lobbianum Hort.) eingeschmolzen wurde. Weiter gehören hierher noch Mirabilis Jalapa aus Mexico, Pharbitis Nil und hispida aus dem tropischen Südamerika, schon von Parkinson erwähnt, und endlich die aus Mexico um 1658 (Aiton) eingeführte Sprekelia formosissima.

Natürlicherweise ist die Introduction von Gewächsen des mexicanisch-südamerikanischen Florengebiets seit jener Zeit nicht zum Stillstand gekommen. Die wichtigsten der daher stammenden Gartenblumen, die wir demgemäß auch zuerst behandeln wollen, sind die Dahlien und die Knollenbegonien des 18. und 19. Jahrhunderts. Die Dahlie war freilich schon Hernandez (Edit. Romana 1648) bekannt und hat er mehrere Abbildungen davon gegeben, von denen eine eine gefüllte Blume zeigt, woraus zu schließen, daß dieselbe schon lange im Vaterland in Gartencultur sich befunden hat. Aber erst 1789 sind ihre Knollen durch Cervantes aus Mexico zur Cultur an Cavanilles nach Madrid gesandt worden. Für die weitere Geschichte halten wir uns an Hemsley (Gard. Chron. Oct. 4, 1879), Gerhard, Gesch., Cult. u. Classific. der Dahlien (1836) und Wittmack, Herbstflora (Gartenflora 56, 1907). Von Madrid kam unsere Blume 1802 nach Paris und 1804 nach England. Nach Berlin gelangte sie 1804 direct aus Mexico durch Samen, die dort in der Nähe des Vulkans Jorullo an den wilden auf sandigen Wiesen wachsenden Pflanzen von Humboldt und Bonpland gesammelt worden waren. Von Anfang an erschien sie bei uns in zwei oder drei verschiedenen Formen, die man für Arten ansah, die aber schon den damaligen Autoren (Salisbury, Transact. Royal Hort. Soc. I p. 84) bezüglich ihrer Characterisierung Schwierigkeiten bereiteten. Und Hemsley, der die alten Exemplare des Kew-Herbars mit den heutigen Cultursorten vergleichen konnte, spricht sich dahin aus, daß die Unterschiede dieser supponierten Arten gar nicht constant und stichhaltig seien. Er möchte dieselben (D. variabilis und D. coccinea) deshalb miteinander vereinigt sehen. Zunächst waren die Köpfchen der eingeführten Pflanzen normal und mit gelben Scheibenblüthen versehen, so wie sie heute die Mode von neuem bevorzugt. Aber bald traten „gefüllte", ausschließlich strahlblüthige Sorten auf, die zuerst von Donckelaer in Löwen erzielt sein sollen. Ueberhaupt hat die Cultur dieser Blumen sich zunächst auf dem Continent entwickelt, um erst später nach England übertragen zu werden. Zwei große Gruppen von Dahlien waren der Erfolg, einmal die großen flachköpfigen und dann die kleineren Pomponformen mit fast kugelförmig gerundeten Köpfen und dicht an-

einanderschließenden tutenförmig gehöhlten Strahlblumen. Ein eingehenderes Studium der Gartenjournale und Handelskataloge, welches mir zurzeit nicht zu Gebote steht, wird wohl noch eine Menge Details über den Gang der Vervollkommnung unserer Blume ergeben können. In Deutschland waren mit dieser vor allem Breiter in Leipzig und Christian Deegen und Sieckmann in Köstritz beschäftigt. Zum Schluß mag nur noch der neuerdings erschienenen Cactusdahlien gedacht werden, die sich durch ihre mehr zungenförmigen allein vorhandenen Strahlblüthen auszeichnen, die dadurch spitz zu enden scheinen, daß ihr Rand nach unten zurückgeschlagen ist. Sie sind von van der Bergh in Jutphaas bei Utrecht verbreitet worden, der sie mit mancherlei anderen Zwiebeln und Knollen in fertiger Form direct aus Mexico erhalten hatte (Gard. Chron. 1879 p. 433). Zuerst purpurn, sind sie bald auch in allen möglichen Farbennuancen im Handel erschienen (C. G. Wyatt, Journ. hort. Soc. London v. XXVI p. 467). In Neu-England ist die Dahliencultur erst in neuester Zeit in Aufnahme gekommen, hat aber dann großes Interesse erregt. Sie war ja schon früher versucht worden, hatte aber wegen der großen Hitzeperioden des Sommers wenig günstige Resultate ergeben. Durch späteres Auspflanzen der Knollen, zu Ende Juni, hat man jetzt indes diese Schwierigkeit zu überwinden gelernt.

Von allen Erwerbungen für die Freilandcultur unserer Gärten als die neueste und doch eine der allerbedeutendsten, haben wir die Knollenbegonien zu bezeichnen, die durch ihre Farbenpracht und Blüthengröße in kürzester Zeit zu ungeheurer Verbreitung gelangt sind. Die stellen das Resultat sehr zahlreicher Kreuzungen dar, an denen nicht weniger als sechs verschiedene Species betheiligt sind, die zu den beiden Sectionen Barya und Huszia gehören. Beheimathet sind alle diese Arten in den hohen Andes von Peru und Bolivia, wo sie bis zu Höhen von 10 000 bis 12 000 Fuß hinansteigen. Die erste derselben, B. (Barya) boliviensis, war 1864 von dem unermüdlichen Reisenden Pearce aus Bolivia an Veitch gesandt worden. Ihre Abbildung gibt Bot. Mag. 5657. Ihr folgte 1865, von ebendort stammend, B. (Huszia) Pearcei (Bot. Mag. 5545), durch gelbe Blumen und samtgrüne, unten rothe Blätter ausgezeichnet, ferner B. (Huszia) Veitchii 1867 (Bot. Mag. 5663), mit großen rothen Blumen von rundem Umriß, der sich, als besonders gärtnerisch werthvoller Character, in ausgedehntem Maße auf ihre Bastarde übertragen hat. Weiterhin kam B. (Huszia) rosaeflora 1867 (Bot. Mag. 5680), B. Huszia Davisii 1876 (Bot. Mag. 6252), B. Huszia Clarkei (Bot. Mag. 5675). Zu diesen sechs Arten gesellte sich endlich noch B. (Huszia) Fröbelii mit wollhaarigen Blüthenstielen und kleinen schön rothen Blumen. Diese letztere hat aber deshalb keine Bedeutung erlangt, weil sie sich mit den anderen in keiner Weise kreuzen ließ. Die Geschichte dieser unserer Blumen ist sehr gut und übersichtlich von B. Wynne (The tuberous Begonia 1888, Garden World Ser.) zusammengestellt und mit Bildern der hauptsächlichsten Typen illustriert. Die erste, bei Veitch erzielte Kreuzung war B. Sedeni, die zwischen B. boliviensis und einer nicht näher bekannten Huszia gefallen war. Aus ihrer Rückkreuzung mit B. boliviensis entsprang B. Chelsoni. Seit 1875 wurde nun die Verbesserung der Knollenbegonien durch John Laing in Forest Hill, sowie ein paar Jahre später durch H. Cannell in Swanley mit dem größten Erfolg in die Hand genommen. Ihnen schlossen sich verschiedene Züchter auf dem Continent an, und so vermehrten sich die einfach blühenden Sorten rasch, zum Theil prachtvolle große Blumen ergebend. Neben diesen waren aber schon 1879 zwölf gefüllte Sorten bekannt, die sich von da ab weiter vermehrten. Ihnen allen war und ist noch heute eigen, daß nur die ♂ Blumen Füllung aufweisen, daß dagegen die ♀ stets ganz unverändert bleiben. Aber die Art und Weise dieser Füllung kann verschiedenartig ausfallen, so daß man in dieser Richtung mehrere differente Typen zu unterscheiden hat. Einmal nämlich die Stockrosenblüthigen, bei denen auf eine Anzahl basaler, flach ausgebreiteter Perigonglieder eine dichte, mittlere Masse von mannigfach gefalteten inneren folgt. Daran schließen sich die Camellienblüthigen an, bei denen die überzähligen Perigonglieder flach, schuppenartig übereinander ausgebreitet liegen. Und endlich folgen die Pelargoniumblüthigen, bei welchen die sonst nickende Blume eine aufrechte Stellung bekommt und durch Seitensproßbildung zwischen ihren Gliedern in ein dichtes fast kugelförmiges Aggregat gefüllter Einzelblüthen verwandelt wird. Freilich gehen mit solcher Vervollkommnung auch unerwünschte Veränderungen Hand in Hand, indem die stark gefüllten Sorten sich als sehr empfindlich erweisen, fürs freie Land fast unbrauchbar werden und auch unter Glas nur bei äußerster Sorgfalt und bester Cultur zu wirklich guter Ausbildung gebracht werden können.

Alle diese aus andinen Arten derivierenden Sorten sind nun wesentlich sommerblüthig und bedürfen einer winterlichen Ruheperiode. Da hatte nun Balfour 1880 von der Insel Socotra eine neue Begonie, die B. socotrana gebracht. Sie gehört der afrikanischen Section Augustia an und entwickelt sich in jedem Jahr aus Brutknospen der alten Pflanze. Es war also eigentlich kaum zu erhoffen, daß

man Kreuzungen von ihr mit den Huszien erzielen könne. Aber die Aussicht winterblüthige Knollenbegonien zu erhalten reizte doch zu dem Versuch, der, nach mannigfachen Fehlschlägen, in Veitchs Etablissement 1885 gelang und die nach ihrem Erzeuger genannte Sorte John Heal ergab, die wirklich winterblüthig war. Man hat dann dort auf dieser Basis weitergearbeitet und ist es so mit der Zeit gelungen, eine große Anzahl derartiger Sorten zu erzielen, über die der Hortus Veitchii 1906 Auskunft gewährt, ein Werk, welches ich, da es leider nicht im Buchhandel, nur aus Gözes Referat in Gartenflora 56 kenne.

Weiter wären hier noch die folgenden Introductionen zu erwähnen: Heliotropium peruvianum aus Peru 1757 (Aiton), Ligeria speciosa cf. supra, Portulaca grandiflora aus Brasilien, Petunia violacea und nyctaginiflora nebst ihren Bastardderivaten, aus Südbrasilien stammend; die Verbenen (V. Melindres) aus Argentinien; die Zinnien aus Mexico 1796 (Aiton). Salvia splendens, brasilianischen Ursprungs, jetzt zu den beliebtesten Zierblumen gehörig, wurde nach Wittmack (Gartenflora 56) durch Sello entdeckt und 1822 nach Berlin gebracht. Im gleichen Jahr kam sie auch nach England (Bot. Reg. 687). Aus dem chilenischen Florengebiete kamen die Calceolarien, aus mehreren miteinander verschmolzenen Arten der Gattung entstanden (Focke). Zuletzt wären noch die chilenisch-südbrasilianischen Fuchsien zu erwähnen. Von ihnen kommen aus Chile F. macrostemma und coccinea. Unter deren zahlreichen Bastarden ist F. gracilis oder virgata der Gärten zu erwähnen, die ich selbst durch Kreuzung beider Mutterarten von neuem erzogen habe. An der Bildung unserer Gartenfuchsien sind weiter südbrasilische Species betheiligt, wie F. radicans und F. globosa, deren letztere durch Kreuzung mit einer nicht näher bekannten anderen Form, die härteste aller Fuchsien, die F. Riccartoni geliefert hat, die im westlichen Europa im Freien wächst und noch auf Helgoland gedeiht, wennschon sie dort in harten Wintern bis zum Boden zurückfriert. Weiteres, freilich nicht durchweg zuverlässig, bei Porcher, Le Fuchsia 1857.

Das extratropische Nordamerika, meist als Canada und Virginien bezeichnet, kam bekanntlich bezüglich seiner Aufschließung später als das tropische an die Reihe. Die erste von dorther eingeführte Pflanze, die allen anderen vorausging, dürfte der Lebensbaum Thuya occidentalis gewesen sein. Schon Gesner und Camerarius kannten ihn. Er soll unter Franz I. nach Paris gekommen sein und es ist möglich, daß er durch Cartiers Expedition 1534 heimgebracht wurde. Vgl. Kraus II p. 94. Erst seit dem Anfang des 16. Jahrhunderts beginnt das reichliche Eindringen der Nordamerikaner, die in erster Linie in Paris erschienen. Es waren meist Stauden und Sträucher, weniger Bäume, was wohl mit der Kleinheit der Gärten zusammenhing, in welchen man große Bäume nicht cultivieren konnte. Die Einfuhr der amerikanischen Waldbäume fällt demgemäß später, erst ins 18. Jahrhundert und ist vornehmlich nach England gerichtet, wo diese Hinderungsgründe bei der Ausdehnung der dortigen Parks in Wegfall kamen. Bei Kraus II p. 102 und 129 sind ausgedehnte Listen dieser Gewächse zu finden, hier mögen nur die allerwichtigsten derselben erwähnt sein: dem 17. Jahrhundert gehören an: Liriodendron 1663, Robinia Pseudacacia, Ampelopsis hederacea, Vitis Labrusca, Rubus odoratus, Tecoma radicans, Monarda fistulosa, Asclepias Cornuti, Oenothera biennis, erst nachmals verwildert, Rudbeckia laciniata, Aster und Solidagoarten, Lonicera sempervirens, Crataegus Crus galli. Dem 18. Jahrhundert dagegen Pavia rubra 1711, Amorpha fruticosa 1724, Calycanthus floridus, Catalpa 1726, Symphoricarpus racemosus 1730, Diervilla canadensis 1738, Cornus alba 1741, Robinia hispida 1743 usw.

Gleichzeitig mit den Nordamerikanern hielten auch die Cappflanzen ihren Einzug in die Gärten Europas. Ihnen hat Kraus einen eingehenden Abschnitt gewidmet. Da indeß von diesen Capensern für die große Gartencultur nur wenige, die Pelargonien und die Gladiolen, die oben besprochen wurden, in Betracht kommen, die capischen Ericeen aber, die alle dem 18. Jahrhundert angehören, heute kaum noch eine Rolle spielen, weil ihre Cultur in den eisernen Häusern zu schwierig ist, so können wir uns hier kurz fassen und nur noch zweier Gewächse Erwähnung thun, nämlich des Agapanthus umbellatus 1692 (Aiton) und der Richardia aethiopica 1731 (Aiton). Auch Australien, welches seit dem Ende des 18. Jahrhunderts Gewächse nach Europa liefert, kann hier füglich übergangen werden, da es sich in seinen Producten durchaus um Gewächshauspflanzen handelt, die in der Großcultur keine Rolle spielen.

Nur China und Japan, die als Bezugsquellen für Gartengewächse im 18. Jahrhundert zu dienen anfingen und erst seit dem 19. Jahrhundert wirklich in Betracht kommen, mögen noch erwähnt werden. Von den Chrysanthemen, Hydrangeen, Primeln, Azaleen und Rhododendren, die dorther kommen, ist schon früher geredet worden. Hier mögen noch in Kürze angefügt werden: Paeonia Moutan, schon 1789 durch Joseph Banks introduciert (Aiton). Camellia, schon vor 1739 in England vorhanden, Callistephus chinensis, die Gartenaster, bereits 1731 durch

Ph. Müller in England eingeführt (Aiton), nach Wittmack, Herbstblumen (Gartenflora 56, p. 620), durch d'Incarville 1731 nach Paris gesandt. Leider ist über ihre weitere Geschichte fast nichts bekannt. Forsythia, Glycine chinensis, Magnolien, Paulownia tomentosa, Jasminum nudiflorum, Lilienarten z. B. L. auratum 1862, Dicentra spectabilis, Saxifraga crassifolia, Evonymus japonicus, Aucuba japonica.

Merkwürdig ist, wie wenig die Inselfloren zur Zierde unserer Gärten zu liefern vermochten. Nur Madeira und die Canaren kommen hier in Betracht. Dorther stammt Jasminum odoratissimum, schon 1656 bei John Tradescant cultiviert (Aiton) und endlich die Cineraria, die doch immerhin als Zierblume eine ziemlich bedeutende Rolle spielt. Sie ist canarischen Ursprungs und gehört einer eigenen auf die makaronesischen Inseln beschränkten Untergattung (Pericallis) des Genus Senecio an, die etwa 9 Arten zählt. Die zunächst in Betracht kommenden von diesen, S. cruentus (Bot. Mag. t. 402), Tussilaginis (Bot. Mag. 3215, Bot. Reg. 1550), beide einjährig, sowie der strauchige S. L'Heritieri stehen in ihren Blumen natürlich weit hinter den heutigen Cinerarien zurück. Sie sind am Ende des 18. Jahrhunderts nach Europa eingeführt und in botanischen Gärten vielfach cultiviert worden. Ueber die Geschichte ihrer Verbesserung sind wir durch einige Aufsätze Batesons (Nature 51, 1894 bis 1895 und 52, 1895) die auch die gesamte Literatur geben, sehr genau unterrichtet. Danach führt Willdenow schon 1809 zwischen S. cruentus und L'Héritieri eine weitere, S. hybridus genannte, Form des Berliner Gartens auf, und diese ergab Bouché eine sehr variable Nachkommenschaft. Hier ist offenbar der erste Anfang der Gartencinerarie zu suchen. Nun hatte Dyer zu beweisen versucht, die Cineraria sei keineswegs hybridogen, sondern einfach aus reinem S. cruentus durch successive, allmähliche Verbesserung entstanden. Das gab Anlaß zu einer lebhaften Discussion, in welcher Bateson seine Meinung mit so gewichtigen historischen Belegen stützte, daß sie nahezu unanfechtbar erschien. Er zeigte auch bereits, daß jedenfalls auch S. Tussilaginis bei den vorangegangenen Kreuzungen betheiligt sein werde. Es ist sehr zu bedauern, daß man über die Begrenzung der wilden Mutterarten so wenig genau unterrichtet ist, so daß dadurch der Stammbaum der Gartenblumen in seiner Klarheit einigermaßen beeinträchtigt wird.

Immerhin ist in diesem Fall für Batesons Darlegungen nachher auch der experimentelle Beweis in einwandfreier Art geführt worden. Zuerst durch James in Woodside, der Rolfe (Gard. Chron. Aug. 6, 1898) eine Menge von ihm selbst gezüchteter Bastarde zwischen S. cruentus und L'Héritieri vorwies, und dadurch diesen, der vorher Dyers Ansicht gewesen, bekehrt hatte. Dann weiter durch Lynch zu Cambridge (Journ. Roy. Hort. Soc. London 24, (1900), p. 269) der eine große Anzahl erfolgreicher Kreuzungen von S. cruentus, Tussilaginis und L'Héritieri selbst ausführte und viele Bastarde erzog, die den alten Gartensorten, wie sie vor 1830 vorhanden waren und von denen wir Bilder haben, durchaus gleichen. Zwischen 1830 und 1840 erreicht die Entwicklung der Culturformen ihren Höhepunkt.

Wenn wir nun schließlich die Zusammenstellungen ins Auge fassen, die im bisherigen von den Gartenblumen und ihren Vaterländern gegeben worden sind, so zeigt sich auf den ersten Blick, wie wenig im großen und ganzen für den Bestand unserer Gärten die sogenannte Acclimatisation geleistet hat. Denn die Gewächse aus tropischen und subtropischen Ländern kommen, von einigen alpinen Formen abgesehen, ihrer Zahl nach dabei kaum in Betracht. Und das gilt auch noch mit einiger Einschränkung für die, die der gemäßigten Zone der Südhemisphäre angehören. Fast die ganze Bevölkerung der Gärten entstammt dem paläarctischen Gebiet der nördlichen Halbkugel. Würden wir freilich über die Gärten des mitteleuropäischen Continentes mit unseren Betrachtungen hinausgehen, so würde die Sache ein ganz anderes Gesicht bekommen. Auf den Kanalinseln und den Scilly Islands würden wir südchilenische und neuseeländische Gewächse in Menge gedeihen, Fagus betuloides z. B. förmliche Bosquete bilden sehen. Ja ein solches chilenisches Gewächs (Gunnera macrophylla) ist an einer Stelle des Hochplateaus von Guernsey derart verwildert, daß es durchaus zur einheimischen Flora zu gehören scheint. Und wieder anders steht es in Palermo und Algier, wo die Capflora mehr als jede andere ihre Repräsentanten in die Gärten liefert, wo Freesien, Aloën, Mesembrianthemen und andere zu den Hauptblumen gehören, wo Richardia aethiopica in jedem Tümpel gedeiht. In der Capkolonie, in Indien, im tropischen Südamerika, überall da wo die Civilisation eingedrungen, sind Gärten von großem Reichthum entstanden, die aber mit jeweils ganz anderen Materialien als die unseren arbeiten müssen. Sie sind jung, die in ihnen gezogenen Pflanzen sind noch verhältnismäßig wenig von ihrem Naturzustand entfernt; hier wird man, wenn man darauf achtet, die Heranbildung neuer Cultursorten viel besser zu studieren imstande sein, als das, der kümmerlichen Ueberlieferung halber, bei den viel älteren unseren möglich ist.

Wie anders die Verhältnisse in solchen

Fällen liegen, wird jedem so recht klar geworden sein, der einmal Buitenzorg besucht hat. Dort sind zum Beispiel Rosen ein sehr gesuchter und gut bezahlter Artikel, es gibt indessen nur wenige Sorten, die ordentlich blühen, und deren Vermehrung durch Marcottieren ist mühsam, wennschon sie eifrig betrieben wird. Auf der anderen Seite sieht man dort Teppichbeete von Sonneratien, Caladien und anderen extrem hygrophilen Pflanzen, deren Cultur bei uns nur in den gespanntesten Warmhäusern möglich ist. Auch dort sind schon mancherlei gärtnerische Neuheiten erzogen worden, es möge an die zahllosen Codiaeumsorten mit ihren barockgeformten und gefärbten Blättern erinnert werden, ohne die in den Tropen Ostasiens der Garten eines reichen Chinesen gar nicht denkbar ist.

Literatur. **Aiton,** *Hortus Kewensis, ed. II* 1810 *bis* 1813. — **A. Amherst,** *A history of the gardening in England, ed. II, 1896.* — **L. H. Bailey,** *The survival of the unlike, 1896.* — **Besler,** *Hortus Eystettensis, 1613.* — **L. Bourdeau,** *Conquête du monde végétal, Paris 1893.* — **Bretschneider,** *The study and value of Chinese bot. works, Chinese recorder Foochoo 1871, p. 219, 292.* — **J. Bauhin,** *Historia plantarum universalis, 1650.* — **E. Baur,** *Einführung in die experimentelle Vererbungslehre 1910.* — **J. Camerarius,** *Hortus medicus et philosophicus, 1588.* — **E. A. Carrière,** *Production et fixation des variations dans les végétaux, 1865.* — **Clusius,** *Rariorum plantarum historia, 1583.* — **F. Cohn,** *Dr. Laurentius Scholz von Rosenau, ein Arzt und Botaniker der Renaissance. Deutsche Rundschau von J. Rodenberg, Bd. 63 (1890), p. 109.* — **P. J. S. Cramer,** *Kritische Uebersicht der bekannten Fälle von Knospenvariation. Natuurk. Verhandel. van de Hollandsche Maatschappij der Wetensk. Haarlem Verz. III v. VI (1908).* — **Fischer-Benzon,** *Altdeutsche Gartenflora, 1894.* — **W. O. Focke,** *Die Pflanzenmischlinge, 1881.* — **K. F. Gärtner,** *Beiträge zur Kenntnis der Befruchtung. Versuche und Beobachtungen über Bastarderzeugung, 1849.* — **K. Gesner,** *De hortis Germaniae, 1561.* — **W. Herbert,** *Amaryllidaceae, 1837.* — **Kerner,** *Flora der Bauerngärten. Verh. d. zool. bot. Ges. zu Wien V, 1855, S. 787.* — **Derselbe,** *Geschichte der Aurikel. Zeitschr. d. deutsch-österr. Alpenvereins VI, 1875.* — **Korschinsky,** *Heterogenesis und Evolution. Flora Bd. 89 (1901), p. 240 ff.* — **G. Kraus,** *Der botanische Garten der Universität Halle II, 1894.* — **D. Lauenstein,** *Der deutsche Garten des Mittelalters. Diss. inaug. Göttingen 1900.* — **P. Lauremberg,** *Apparatus plantarius, 1654.* — **G. Lobelius,** *Plantarum seu stérpium icones, 1581.* — **Loudon,** *Arboretum et fruticetum britannicum, 1838.* — **I. Lynch,** *The evolution of plants. Journ. Roy. Hort. Soc. XXV, 1900.* — **P. A. Matthiolus,** *Commentarii in 6 libros Dioscoridis 1565.* — **P. Miller,** *Figures of the most beautiful, useful and uncommon plants described in the Gardeners Dictionary, vol. II, London 1760.* — **A. Munting,** *Waare Oeffening der Planten, 1672.* — **Parkinson,** *Paradisus terrestris, 1629.* — **O. Penzig,** *Pflanzenteratologie, 1890 bis 1894.* — **J. Rea,** *Flora seu de florum cultura, ed. III, 1702.* — **Th. Schube,** *Schlesiens Culturpflanzen im Zeitalter der Renaissance. Breslau 1896.* — **Steinvorth,** *Die fränkischen Kaisergärten. Jahreshefte des naturw. Vereins für das Fürstentum Lüneburg XI, 1888/89, p. 31 bis 66.* — **Ch. Stephanus** *(Estienne), De re hortensi libellus, 1535.* — **Sweet,** *Hortus britannicus III, 1839.* — **B. Verlot,** *Production et fixation des variétés, 1865.* — **Vilmorin,** *Les fleurs de pleine terre, ed. V, 1909.* — **Derselbe,** *L'amélioration des plantes par le semis, ed. II, 1886.* — **de Vries,** *Die Mutationstheorie, I 1901, II 1903. Plant breeding 1907.* — **v. Wettstein,** *Der Saisondimorphismus als Ausgangspunkt für die Bildung neuer Arten. Ber. deutsch. bot. Ges. XIII, 1895.*

H. Graf zu Solms-Laubach.

Zinin

Nicolaus.

Durch die Schule Liebigs gegangen, hat dieser namhafte Forscher, geboren am 25. August 1912, gestorben am 18. Februar 1880 in Petersburg, der zuerst in Kasan, dann in Petersburg als Professor der Chemie wirkte, wesentlich zur Hebung des wissenschaftlich chemischen Unterrichtes in Rußland beigetragen. Seine bedeutendsten Forschungen, die sämtlich dem Gebiete der organischen Chemie angehören, betreffen die Produkte der Reduktion von Nitrobenzol und ähnlichen Verbindungen. Er entdeckte das Azo- und Azoxybenzol sowie die wichtige Bildung von Anilin aus Nitrobenzol und schuf damit neue, allgemein gültige Darstellungsmethoden; auch untersuchte er viele andere wichtige aromatische Verbindungen.

Literatur. *Vergleiche Poggendorffs Biograph. literar. Handwörterbuch II, 1415; III, 1486, sowie* **A. W. von Hofmann,** *Ber.* **13**, *449.*

E. v. Meyer.

Zirkel

Ferdinand.

Geboren am 20. Mai 1838 in Bonn; gestorben ebenda am 11. Juni 1912. Im Herbst 1855 bezog er die Universität Bonn, um Chemie und Mineralogie zu studieren und sich auf die bergmännische Laufbahn vorzubereiten. Mit Unterbrechungen durch praktische bergmännische Tätigkeit in den Bergwerken der Rheinlande setzte er diese Studien bis 1859 fort. In den Jahren 1859 und 1860 unternahm er mit Preyer eine Forschungsreise nach den Farör und Island, deren wissenschaftliche Ergebnisse in seiner Dissertation (1861) niedergelegt sind. 1861 und 1862 war er dann an der geologischen Reichsanstalt in Wien tätig und arbeitete in den reichen Sammlungen des Hofmineralienkabinetts. Im

Herbst 1862 lernte er H. C. Sorby und seine Methode der mikroskopischen Untersuchung von Gesteinsdünnschliffen kennen. Nach Wien zurückgekehrt begann er sofort mikroskopisch-petrographische Untersuchungen, die ihm schon 1863 einen Ruf als außerordentlicher Professor nach Lemberg eintrugen. Kurze Zeit später (1865) wurde er dort Ordinarius für Mineralogie und Geologie, unternahm dann mehrere Studienreisen nach Frankreich, den Pyrenäen, Schottland und Italien, ging 1868 als ordentlicher Professor nach Kiel und wurde 1870 als Nachfolger von C. F. Naumann als Lehrer der Mineralogie und Geognosie nach Leipzig berufen. Seit 1904 war er auch Sekretär der Königl. Gesellsch. d. Wissensch.; am 1. Oktober 1909 trat er in den Ruhestand und verlebte seine letzten Jahre wieder in Bonn.

Sein Hauptverdienst ist es, die besonders von Sorby aber auch von Oschatz zuerst angewandte mikroskopische Untersuchungsmethode von Gesteinsdünnschliffen, die trotz der zahlreichen vorzüglichen Beschreibungen Sorbys sowohl in England wie in Deutschland ziemlich unbeachtet geblieben war, durch seine eigenen Arbeiten zur allgemeinen Geltung gebracht zu haben. Durch den systematischen Ausbau dieser Methode hat er außerordentlich viel zur Erweiterung und Vertiefung unserer Kenntnis von Gesteinen und Mineralien beigetragen und der mikroskopischen Petrographie zu einem ungeahnten Aufschwung verholfen, so daß man ihn wohl mit Recht als ihren Begründer bezeichnet. — Außer seinen zahlreichen Abhandlungen auf diesem Gebiete sind folgende größere Arbeiten zu nennen: „Lehrbuch der Petrographie“ (1866, Bonn; 1893 bis 1894 Leipzig); „Untersuchungen über die mikroskopische Zusammensetzung und Struktur der Basaltgesteine“ (Bonn 1870). Außerdem führte er C. F. Naumanns Werk „Elemente der Mineralogie“ nach dessen Tode fort (10. bis 15. Aufl. 1877 bis 1907).

Literatur. ***Poggendorffs*** *Biogr. lit. Handw. 3II u. 4II.* — ***R. Brauns*** *Zentralbl. f. Min. etc. 1912, 513.* — ***P. Groth,*** *Jahrb. d. K. Bayr. Akad. d. W. 1913, 81.*

K. Spangenberg.

Zittel

Karl Alfred von.

Als Sohn eines Pfarrers zu Bahlingen am Kaiserstuhl in Baden am 25. September 1839 geboren, zeigte Karl Alfred Zittel schon frühzeitig Neigung für die Naturwissenschaften. In Heidelberg, wohin sein Vater später übersiedelte, verbrachte er als Gymnasiast fast alle seine Freistunden in dem Lommel'schen Mineralienkontor in der Sandgasse, mit Ordnen und Bestimmen versteinerter Muscheln und Schnecken beschäftigt. Im Herbst 1857 bezog er die dortige Universität, um sich dem Studium der Naturwissenschaften zu widmen. Die Paläontologie war auch hier sein bevorzugtes Fach. Nach seiner Promotion ging er 1860 nach Paris, wo er ein Jahr lang seine Studien fortsetzte, um 1861 die Universität Wien aufzusuchen, die damals in bezug auf Geologie und Paläontologie die führende Rolle inne hatte. Er trat als Volontär der k. k. Geol. Reichsanstalt bei und beteiligte sich 1862 an der geologischen Erforschung des dalmatinischen Küsten- und Inselgebietes. 1863, erst 23 Jahre alt, habilitierte er sich für Geologie und Paläontologie an der Wiener Universität und nahm noch im gleichen Jahre einen Ruf an die polytechnische Schule in Karlsruhe als Professor für Mineralogie, Geognosie und Petrefaktenkunde an. In Karlsruhe lehrte er drei Jahre. Neben seinen paläontologischen Studien war er bei der geologischen Kartierung Badens tätig. 1865 verheiratete er sich mit Ida Schirmer, einer Tochter des Direktors der Karlsruher Kunstschule. 1866 folgte er, kaum 27 Jahre alt, einem Ruf als Ordinarius für Paläontologie nach München, wo durch den Tod Oppel's dieser einzige Lehrstuhl für Paläontologie in Deutschland frei geworden war. Zugleich wurde er Konservator der Paläontologischen Sammlung des Staates. In München lehrte und wirkte er über 37 Jahre mit einem Erfolge, wie er nur selten einem Gelehrten zuteil wird. 1880 erhielt er auch den Lehrauftrag für Geologie. Nach Schafhäutl's Tod ernannte man ihn 1890 zum Konservator der Geologischen Staatssammlung. Zahlreiche Ehren, Anerkennungen und Auszeichnungen wurden dem hochverdienten Gelehrten zuteil. 1885 bekam er den persönlichen Adel. 1899 wurde er zum Präsidenten der Akademie der Wissenschaften und Generalkonservator der wissenschaftlichen Sammlungen des bayrischen Staates ernannt. Er starb am 5. Januar 1904 an einem Herzleiden.

Zittel ist der „Altmeister“ der Paläontologie, die durch ihn erst zu einer selbständigen Wissenschaft erhoben wurde. Sein größtes und hervorragendstes Werk ist das Handbuch der Paläontologie, das er von 1876 bis 1893 in 4 Bd. herausgab. Die Bedeutung dieses eine Riesenarbeit erfordernden Buches ist grundlegend für die Entwickelung der Paläontologie. 1895 folgte diesem Hauptwerke eine kürzer gefaßte Neubearbeitung, die „Grundzüge der Paläontologie“ (Paläozoologie). Zahlreiche paläontologische Abhandlungen finden wir in der „Palaeontographica, Beiträge zur Naturgeschichte der Vorzeit“, die er seit 1885 allein redigierte. Auch auf dem Gebiet der Geologie hat er Wertvolles geleistet. Auf einer Reise durch Südschweden (1873) erkannte er die Aehnlichkeit dieser Glaziallandschaft mit der der oberbayrischen Hochebene. Durch eingehende Studien konnte er nachweisen, daß zur Diluvialzeit gewaltige Alpengletscher dieses Bild der bayrischen Hochebene geschaffen haben. Im Winter 1873 bis 1874 begleitete er als Geologe eine wissenschaftliche Expedition durch die Libische Wüste. Er konnte das Alter der die Wüste zusammensetzenden Schichten als tertiär bestimmen und feststellen, daß ein diluviales Saharameer niemals existiert hatte. Die Alpengeologie ist weiter durch ihn mächtig gefördert worden. Ein verdienstvolles Werk ist seine „Geschichte der Geologie und Paläontologie bis Ende des 19. Jahrhunderts“ (1889), die er im Auftrage der Münchener Akademie in glänzender Weise bearbeitete. Durch seine unermüdliche Tätigkeit wurde die Münchener Paläontologische Sammlung zur größten und reichhaltigsten des europäischen Kontinents. Ebenso wurde die

Geologische Sammlung stark vermehrt. Zittel war nicht nur der hervorragende Gelehrte, sondern auch der bedeutende Lehrer und zahlreiche Paläontologen und Geologen, die Deutschlands Hochschulen zieren, sind aus seiner Schule hervorgegangen. Für den Unterricht schuf er die „paläontologischen und geologischen Wandtafeln", die ein unentbehrliches Hilfsmittel geworden sind.

Literatur. *K. Th.* ***Heigel***, *Karl von Zittel, München 1904.* — ***J. F. Pompeckj***, *Karl Alfred von Zittel. 25. Sept. 1839 bis 5. Jan. 1904. Palaeontographica, Stuttgart 50 (1904).* — ***A. Klautsch***, *Karl Alfred von Zittel †, Nachruf. Natw. Rundsch. Braunschweig 19 (1904), S. 65—66.* — ***A. Rothpletz***, *Karl Alfred von Zittel †, Mitt. d. Alpenv., München 30 (1904), S. 2—3.* — ***O. Jaekel***, *K. A. v. Zittel, der Altmeister der Paläontologie. Natw. Wochenschrift, Jena 19 (1904), S. 359—361.* — ***W. Branco***, *† Karl Alfred v. Zittel, Monatsb. d. deutsch. geol. Ges. 1904, Nr. 1, S. 1—7.* — ***C. Diener***, *Zur Erinnerung an K. A. v. Zittel, Beil. z. Wiener Ztg., Jan. 1904.*

O. Marschall.

Zoellner

Johann Carl Friedrich.

Geboren am 8. November 1834 in Berlin, gestorben am 25. April 1882 in Leipzig. Er studierte in Berlin und Basel, habilitierte sich 1865 in Leipzig, wurde dort 1866 außerordentlicher und 1872 ordentlicher Professor für Astrophysik. Der Dissertation, einer theoretischen Untersuchung über die Lichtstärke der Mondphasen, folgte bald die berühmte Untersuchung über die physische Beschaffenheit der Himmelskörper, mit besonderer Berücksichtigung der Photometrie. Zahlreiche physikalische und astrophysikalische Abhandlungen entstammen seiner Feder. Das von ihm erfundene Astrophotometer trägt seinen Namen. In späteren Jahren ergab er sich mehr spiritistischen Spekulationen und vertrat eine vierdimensionale Raumanschauung.

E. Drude.

Zonengesetze.

Vgl. den Artikel „Kristallformen".

Zoogeographie.

A. Allgemeines über Tierverbreitung und Tierregionen.

Die Tiergeographie beschäftigt sich mit dem Wohnkreis der Tiere, dessen tatsächliche Erscheinungen sie festzustellen und zu erklären hat. Dieser Wohnkreis nimmt zunächst die ganze Erdoberfläche ein, erstreckt sich von hier zwar nur in geringe Tiefen, erhebt sich aber zum wenigsten als zeitweiser Aufenthaltsort darüber in die Luft bis in tausende von Metern. Er umfaßt ferner die gesamten Wassermassen der Erde, Tierleben findet sich in allen Binnengewässern und allen Meeren von der Oberfläche bis zu den größten Tiefen. Daraus ergeben sich zwei große Lebensbezirke der Tierwelt, einmal der Lebensbezirk der Festländer, welcher neben den Binnengewässern auch noch die darüber lagernde Lufthülle umschließt, und sodann der Lebensbezirk der Ozeane mit seinen durchaus selbständigen und eigenartigen Lebensbedingungen.

1. Ausbreitungsmittel. Jede Tierart oder jede Tiergruppe sucht sich in dem Raum, in dem sie sich befindet, so weit als irgend möglich auszubreiten, um, gedrängt von der sich mehrenden Individuenzahl, neuen Raum und neue Nahrungsquellen zu erlangen. Die Weite dieser Ausdehnung hängt in erster Linie ab von den Ausbreitungsmitteln, welche der betreffenden Tierform zur Verfügung stehen. Von ihnen lassen sich zwei

große Gruppen unterscheiden, die willkürlichen oder aktiven und die passiven Verbreitungsmittel.

1 a) Aktive Ausbreitungsmittel. Willkürliche Ortsbewegung besitzen die weitaus meisten Tiere, von den Protozoen angefangen bis zu den Säugetieren, doch sind die zur Verfügung stehenden Mittel in ihrer Leistungsfähigkeit ganz außerordentlich verschieden. Die primitivste Fortbewegungsart auf dem Lande ist die kriechende, aber schon sie zeigt sehr beträchtliche Verschiedenheiten ihrer Leistungen, wenn wir etwa die Fortbewegung eines Regenwurmes mit der einer Schnecke oder einer Schlange vergleichen. Sehr viel vollkommener ist die schreitende und laufende Bewegung, die in Waldregionen einen vollen Ersatz durch die Kletterfähigkeit erhält. Säugetiere können sich mit deren Hilfe über ganze Kontinente mit Leichtigkeit ausdehnen. Die vollendetste Bewegungsform ist der Flug. In höchster Ausbildung besitzen diese Fähigkeit die Insekten und die Vögel. Insekten können zuweilen Entfernungen von ungeheurer Ausdehnung im Fluge zurücklegen, namentlich wenn Winde und Stürme als fördernde tragende Kräfte mitwirken. Albatrosse und Möven, die sich tagelang in der Luft halten können, vermögen sich über weite Ozeane völlig gleichmäßig auszudehnen, viele unserer Zugvögel wandern alljährlich von ihren innerhalb der gemäßigten Zone gelegenen Brutorten bis weit über den Aequator hinaus nach Süden. Auf weit vom Festlande abgelegene Inseln können Vögel über die trennenden Meeresflächen hinweg vordringen. Unter den Säugetieren sind dann noch die Fledermäuse mit Flugvermögen ausgestattet; fliegende Hunde können Entfernungen von über 50 km in einer Nacht zurücklegen, Fledermäuse vermögen über hunderte von Kilometern hinweg ozeanische Inseln zu besiedeln.

Nicht weniger mannigfach sind die Fortbewegungsformen der Tiere im Wasser. Auch hier ist die niederste Stufe die kriechende Fortbewegung, bald aber treten besondere Organe in Form von Geißeln, Wimpern, Rudern, Flossen auf, die sich zu einem unendlichen Formenreichtum von Werkzeugen der Fortbewegung entwickelt haben. Sind Wassertiere festsitzend geworden, wie es nicht selten der Fall ist, so sind wenigstens die Larvenformen frei beweglich geblieben und häufig mit sehr vollkommenen Schwärmeinrichtungen ausgestattet, so bei Schwämmen, Korallen, Crinoiden, Muscheln, Manteltieren.

1 b) Passive Ausbreitungsmittel. Dieselben sind in ihren Hauptformen, als passive Wanderung und Verschleppung, nicht weniger wirksam als die aktiven. Von großem Einfluß sind zunächst die Winde. Sie führen die eingetrockneten Cysten von Infusorien, Dauereier von Rädertieren und Krebstierchen mit sich, worauf wohl in erster Linie die große Gleichartigkeit der Süßwasserfaunen der ganzen Erde beruht; sie können fliegende Tiere, wie Insekten und Vögel weithin verschlagen, so daß typische Landformen derselben hunderte von Kilometern von jeglichem Land entfernt mitten auf den Ozeanen angetroffen werden können. Eine wichtige Rolle spielen ferner Meeresströmungen; sie sind zunächst von größtem Einfluß auf die Verbreitung des Planktons, sie können aber auch auf die Verbreitung von Landorganismen einwirken, wenn ein besonderes Substrat denselben einen längeren Aufenthalt innerhalb der Strömungen gestattet. Die weite Verbreitung des Scheidenvogels (Chionis) über die subantarktischen Inselgruppen hat man auf eine Verschleppung großer flottierender Tangmassen durch die Westwindtrift zurückgeführt. Für Landformen das wichtigste Substrat ist aber Treibholz. Schwimmende Baumstämme können in ihrem Inneren Eier, Larven und Puppen von Insekten, Tausendfüße, Asseln, kleine Schnecken bergen und an ferne Küsten verschlagen, und die weltweite Verbreitung vieler Käferfamilien, wie etwa der Cerambyciden, mag daraus erklärt werden. Auch größere Tierformen, wie Reptilien oder selbst kleine Säugetiere, mögen durch treibende Pflanzen weitab von ihrem ursprünglichen Verbreitungsgebiet geführt worden sein. In polaren Gebieten übernimmt die Rolle des Treibholzes das Treibeis. Die mehr oder weniger zirkumpolare Verbreitung vieler Polartiere über die weit auseinander liegenden arktischen Inseln, wie des Eisbären, des Eisfuchsen, des Lemmings, des Moschusochsen, ist wohl sicher darauf zurückzuführen. Für kleine Wasserbewohner ist die Möglichkeit eines passiven Transports von einem Gewässer zum anderen ferner durch Wasser- und Schwimmvögel gegeben, indem sie selbst oder ihre Eier, Larven, Dauerzustände an dem Gefieder und den Beinen derselben kleben bleiben und so in lebensfähigem Zustande weithin verschleppt werden. Infusorien, Rädertiere, Wurmformen, Krebstierchen werden in erster Linie einen solchen Transport auszuhalten vermögen, die schon erwähnte Gleichartigkeit der Süßwasserfauna der Erde findet wenigstens zum Teil auch dadurch ihre Erklärung. Schmarotzer, wie Läuse und Milben, können mit ihren Trägern weithin verbreitet werden. Und endlich liefern passive Transportmittel noch die Kultureinrichtungen des Menschen. Die Wanderratte ist durch den Schiffsverkehr über die ganze Erde verbreitet worden, unsere Ackerschnecke (Agriolimax agrestis)

ist in alle Kulturländer verschleppt und eine mittelgroße Schnirkelschnecke Ostasiens (Eulotella similaris) ist mit lebenden Pflanzen und Reissäcken über die ganzen Tropen und Subtropen ausgebreitet worden. Einfuhr und Einschleppung durch den Verkehr kann das Faunenbild ganzer Länder verändern, wie es mit Neuseeland geschehen ist, wo die heimische Fauna vor der völligen Vernichtung steht und dafür zahlreiche Tierformen der nördlichen gemäßigten Zone sich einbürgern und massenhaft vermehren.

2. **Ausbreitungshemmnisse.** Das Verbreitungsgebiet einer Tierart oder Tiergruppe hängt dann zweitens in seiner Ausdehnung ab von den Hemmungen, welche sich einer Betätigung der Ausbreitungsmittel entgegenstellen. Als ein erstes solches Hemmnis müssen wir das Klima ansehen, scheint es doch überall da den Verbreitungsbezirk einzuschränken, wo Tiere auf eine der Temperaturzonen der Erde beschränkt sind. So gehören die Affen und Papageien im wesentlichen tropischen und subtropischen Gebieten an, andere, wie Eisbär und Walroß im Norden, Pinguine im Süden, bewohnen nur kühle oder kalte Wassergebiete. Indessen ist es wohl in vielen Fällen nicht das Klima selbst, welches hemmend wirkt, als vielmehr von ihm abhängige Erscheinungen, etwa die zur Nahrung der betreffenden Tiere notwendigen Pflanzenformen. Und so wird dieser Einfluß des Klimas nicht selten aufgehoben: einzelne Affen haben sich kälteren Wohngebieten anzupassen vermocht, welche sie zwingen, zeitweise im Schnee zu leben; der Tiger, ein typisches Tropenraubtier, bewohnt zugleich ständig die kalten Ebenen der Mandschurei und des Amurgebietes; Elefanten und Rhinocerosse fanden während des Diluviums im ganzen nördlichen Eurasien ihr Fortkommen. In sehr hohem Maße vom Klima, besonders der Temperatur, abhängig sind andererseits die Reptilien. Schon die Eidechsen bevorzugen durchaus die wärmeren Gebiete, noch mehr tun dies die Schlangen, welche nach den gemäßigten und kalten Zonen hin immer spärlicher werden und jenseits von 62° n. Br. ganz fehlen. In anderer Weise äußert sich der Einfluß des Klimas bei Steppentieren. Das gewohnte trockene kontinentale Klima hat sie überaus empfindlich gemacht gegen die Luftfeuchtigkeit und die Niederschlagsmengen küstennaher Gebiete.

Hemmnisse werden dann ferner vor allem durch das Oberflächenrelief der Erde gegeben. Zunächst durch die Verteilung des Wassers. Für fliegende Formen wie Fledermäuse, Vögel, Insekten werden im allgemeinen nur die großen Ozeanbecken eine trennende Schranke bilden, doch können für Vögel auch schon schmälere Meeresstraßen hindernd sein. So besitzen die Galapagos auf einer Anzahl ihrer Inseln besondere Arten der Vogelgattungen Nesomimus, Certhidea; auf den Antillen weisen ebenso die einzelnen Inseln je besondere Arten von Papageien (Conurus und Chrysotis), von Coereba und Todus auf; ähnliche Verhältnisse bietet die Verbreitung der Papageiengattung Coryllis auf Inseln des indoaustralischen Archipels; ähnliches zeigen die Vogelgattungen der Sandwichinseln, wo fast jede Insel ihre eigenen Arten von Hemignathus, Drepanis usw. hat. Noch schärfer müssen diese Schranken natürlich auf Landtiere einwirken, und es ist so leicht erklärlich, daß auf den Galapagosinseln die Eidechsengattung Tropidurus auf jeder Insel eine besondere Form entwickelt hat, ohne daß sie sich mischen. Ebenso sind auf den Seychellen die Geckos je in einer besonderen Form auf jeder Insel ausgebildet, das gleiche gilt für einzelne Nacktschnecken (Agriolimax, Amalia usw.) auf den südeuropäischen Inseln. Isolierung förderte die Ausbildung der einzelnen Arten, verhinderte aber zugleich ihre weitere Ausbreitung.

Aber die örtliche Trennung kann auch schon durch weniger schroffe Schranken durchgeführt werden, Wasserläufe des Festlandes können sehr wirksam als Isolierungsmittel sein. Der Amazonenstrom scheidet einzelne Arten der Affengattung Pithecia als Bewohner der gegenseitigen Ufer durchaus voneinander, der Parana die Gürteltiere. Und dies kann selbst für Schmetterlinge und Vögel wirksam werden, wie z. B. die sieben Arten des Trompetervogels (Psophia) im Amazonasgebiet durch Flußläufe geschieden werden. Und bei uns trennt selbst die Elbe schon im wesentlichen Rabenkrähe und Nebelkrähe voneinander.

Weitere Hemmnisse bilden Wasserscheiden und Gebirgsketten. Erstere können schon bei ganz geringer Höhe auf Lebewesen, die höhere Ansprüche an das Substrat stellen oder wenig beweglich sind, einwirken. Die Kardinäle (Paroaria) Südamerikas scheinen sich in der Verbreitung ihrer einzelnen Arten durchaus nach den Becken der großen Flüsse zu richten. Noch bedeutender ist natürlich der Einfluß hoher Gebirgsketten. Im Kaukasus trennt der Hauptstock des Gebirges zwei Arten des Steinbockes völlig voneinander, westlich findet sich die Capra caucasica, östlich die Capra cylindricornis. Für Gebirgsfaunen werden allerdings in erster Linie angrenzende Niederungen Schranken darstellen, so wie es weiter Wälder für die Ausbreitung von Steppentieren, weite Grasländer und Steppen für die Verbreitung von Waldtieren sind. Am intensivsten sind hier dann Wüstenbildungen wirksam; die Wüste Sahara hielt von Nordafrika die

Fauna des übrigen Afrikas fast vollständig fern.

Ausbreitungshemmnisse können endlich auch biologischer Natur sein. Viele Insekten sind in ihrem Vorkommen durchaus an das Auftreten der Pflanze gebunden, welche ihren Larven zur Nahrung dient, Schmarotzer sind abhängig von der Gegenwart ihrer Wirtstiere.

Nicht immer sind übrigens Besitz von Ausbreitungsmitteln und Möglichkeit ihrer Betätigung für die Verbreitung eines Tieres maßgebend. Das beweisen Tatsachen wie die, daß die Gattung Pteropus, also fliegende Hunde, wohl auf Madagaskar, aber nicht auf dem afrikanischen Kontinent vorkommen, daß die überaus flugkräftigen Geier nicht über die Straße von Malakka hinaus vordringen, daß die in jedem Klima lebenden omnivoren Raben in Südamerika fehlen.

3. Bedeutung der Vergangenheit. Aus dem bisher Gesagten läßt sich leicht erschließen, daß die Verbreitung eines Tieres wohl kaum je ein dauernder Zustand sein wird. Das Tier kann neue Mittel zur Ausbreitung erwerben, mit denen es bisher hinderliche Schranken überwindet; alte Schranken können fallen, neue können auftreten, die das Gebiet gegen seine Umgebung isolieren. Die Verbreitung eines Tieres wird also dann abhängig von seiner Variabilität, abhängig vor allem von der Gestaltung des Substrates, auf dem es lebt. Diese Gestaltung ist nun zweifellos in früheren Erdperioden ganz bedeutenden Wechsel unterworfen gewesen, vielmals hat sich die Verteilung von Wasser und Land, von Niederungen und Hochgebirgen, von Wäldern und Steppen geändert, und damit mußten jeweils ganz abweichende Verhältnisse für die Ausbreitung einer Tierform geboten werden. Jene Verhältnisse müssen also zweifellos an dem Zustandekommen der jetzigen Verbreitungserscheinungen mitgewirkt haben, wir werden in vielen Fällen ohne jene keine volle Erklärung der jetzigen geben können. Wobei wir dann freilich häufig gezwungen sind, umgekehrt aus heutigen Verbreitungserscheinungen auf frühere Gestaltsverhältnisse der Erdoberfläche zu schließen. Und während man früher an einer Permanenz der heutigen Kontinente und Ozeane mit großer Bestimmtheit festhielt, sind wir heute zumeist zu einer ganz entgegengesetzten Auffassung gelangt und lassen Niveauverschiebungen von tausenden von Metern als Erklärung gelten. Wir werden in der spezielleren Darstellung häufig davon zu sprechen haben.

Nach dieser Betrachtungsweise können wir die Tierformen eines Gebiets in zwei Gruppen zerlegen, einmal in solche, welche schon immer an diesem Orte gelebt haben und welche daher als autochthone oder endemische Formen bezeichnet werden, und dann in solche, die von anderen Gebieten hier eingewandert sind als Immigranten. Im ersteren Falle muß der betreffende Ort als das Entwickelungsgebiet oder Entwickelungszentrum der betreffenden Tiere gelten, im letzteren stellt er nur ihr augenblickliches Verbreitungsgebiet dar. So wissen wir beispielsweise, daß das eigentliche Entwickelungszentrum der heutigen großen Säugetiere Afrikas, der Elefanten, Nashörner, Flußpferde, Giraffen, Antilopen, im südlichen Eurasien lag, von wo sie zur Pliocänzeit in südwestlichem Wanderzuge ihr jetziges Verbreitungsgebiet erreichten.

4. Typische Verbreitungsformen. Alles bisher Besprochene hat zusammengewirkt, um einer jeden Tierform schließlich die heute feststellbare Verbreitung zu geben, die natürlich im einzelnen unendlich mannigfach ist. Immerhin lassen sich aber eine größere Zahl allgemeiner typischer Verbreitungsweisen aus den speziellen Verhältnissen ableiten. Solche ergeben sich zunächst nach der geographischen Lage auf der Erdoberfläche. In kosmopolitischer Verbreitung dehnen sich Tiergruppen oder selbst einzelne Tierarten über die ganze Erde aus. Von Tiergruppen wären die echten Fledermäuse (Vespertilioniden) beispielsweise zu nennen, von einzelnen Tieren die Wanderratte, manche Raubvögel, manche Insekten, wie der Distelfalter (Pyrameis cardui). Zonare Verbreitung bedeutet eine Beschränkung auf bestimmte Klimazonen. Sie gilt für viele Tiergruppen der nördlichen gemäßigten Zone, wo die großen zusammenhängenden Landmassen eine solche Verbreitungsform besonders begünstigten. Es wohnen hier ausschließlich die Talpiden, Castoriden, Arvicoliden, Tetraoniden, Salamandriden, Salmoniden, Acipenseriden, Esociden, Carabus. Es sind ferner über den ganzen Tropengürtel manche Vogelfamilien, Reptilien (Krokodile) und Amphibien (Coecilia, Blindwühler), Fisch- und Schmetterlingsfamilien in zonarer Ausdehnung verbreitet. In Küstenlage befinden sich solche Tiere, die nach Lebensweise und Lebensbedingungen an die Küsten der Kontinente gebunden sind, wie Robben, manche Watvögel, Seeschildkröten. Insulare Verbreitung bedeutet Beschränkung auf eine oder mehrere Inseln. Die Beispiele sind zahlreich, wenn man größere Inseln, wie Madagaskar und Neuseeland heranzieht, sie lassen sich aber häufig auch noch auf ganz kleinen Inseln nachweisen. Die Zahntaube (Didunculus) ist auf die Samoainseln beschränkt, Rhinochetus aus der Familie der Kranichvögel auf Neukaledonien, der Beutelwolf (Thylacinus) auf Tasmanien, besondere Vogel- und Reptilienfamilien kommen nur auf den

Galapagosinseln vor. Und die vertikale Verbreitung ergibt sich dann endlich aus der Verteilung der Tiere über die Bodenerhebungen der Erdoberfläche.

Eine zweite Gruppe von Verbreitungsformen ist unabhängig von der geographischen Lage allein aus der tatsächlich bestehenden Verbreitung der Tiere abzuleiten. Da hätten wir zunächst die kontinuierliche Verbreitung, darin bestehend, daß eine Tierform ganz gleichmäßig ohne Unterbrechung über ein mehr oder weniger großes Gebiet sich verbreitet zeigt. Eine besondere Form derselben ist die beschränkte Verbreitung, sich darin ausprägend, daß eine Gattung oder Art auf ein ganz kleines Gebiet beschränkt ist, obwohl ihrer weiteren Ausdehnung keine eigentlichen geographischen Hindernisse im Wege stehen. So ist das chinesische Zwergreh (Hydropotes inermis) nur von Korea und einigen Inseln im Mündungsgebiet des Jangtsekiang bekannt. Einzelne Kolibris halten sich nur auf bestimmten Vulkankegeln oder in bestimmten Tälern der Anden auf. Von Schnecken lebt eine Schließmundschnecke (Laminifera) heute nur noch auf einem Berge der Westpyrenäen, während sie früher im Tertiär über ganz Mitteleuropa verbreitet war. Der kontinuierlichen Verbreitung steht die diskontinuierliche gegenüber, bei der große räumliche Zwischenräume nahe verwandte oder identische Tierformen voneinander scheiden. Die diskontinuierliche Lage kann einmal eine unterbrochene sein, wenn dieselbe Tierform zwei weit auseinander liegende Ausbreitungsgebiete besitzt. Die Tapire treten nur in Südamerika und im indomalaiischen Gebiet auf, die Rüsselspitzmäuse (Myogale) weisen eine Art in Südrußland, eine zweite am Fuß der Pyrenäen auf, Peripatus ist in isolierter Verbreitung auf Südamerika, Südafrika und Australien beschränkt. Eine etwas andere Form diskontinuierlicher Verbreitung ist die abgesonderte Lage, wobei ein kleiner Teil der Tierformen von der Hauptmasse abgesprengt ist. Zwerghirsche (Traguliden) sind im indischen Gebiet häufig und weit verbreitet, eine einzige Form findet sich in Westafrika; ähnliches gilt für die Glanzdrosseln (Pitta). Die meisten Zwergspechte der Gattung Picumnus treten in Südamerika auf, je eine Art aber auch in Indien und Westafrika. Ein Alligator, der sonst typisch amerikanisch ist, lebt in Ostasien. Bei der zerstreuten Lage endlich teilt sich ein Bezirk in mehrere kleinere. Dieser Lage begegnen wir besonders häufig bei Gebirgsformen, wie dann, wenn die altweltlichen Steinböcke und Bergziegen, die Lämmergeier und Alpenmauerläufer (Tichodroma), die Apollofalter auf weit voneinander getrennten Erhebungen der ganzen eurasiatischen Hochgebirgsketten auftreten.

5. Entwickelung des Begriffes von Tierregionen. Der erste für uns maßgebende Versuch, die Erdoberfläche in zoologische Regionen einzuteilen, wurde im Jahre 1858 durch Sclater durchgeführt. Sein Versuch gründete sich hauptsächlich auf die Verbreitung der Sperlingsvögel, für welche er insgesamt sechs Regionen aufstellte:

1. Paläarktische Region: Europa, Nordafrika bis zum Atlas, Nord- und Mittelasien.
2. Aethiopische Region: Afrika südlich vom Atlas, Südarabien und Madagaskar mit den Maskarenen.
3. Indische Region: Indien, Südostasien, die großen Sundainseln.
4. Australische Region: Australien mit Neu-Guinea, Neu-Seeland, Polynesien und mit dem östlichen Teil des indoaustralischen Archipels.
5. Nearktische Region: Nordamerika von Grönland bis Nordmexiko.
6. Neotropische Region: Mittel- und Südamerika nebst Westindien.

Diese Einteilung wurde von Wallace im Jahre 1876 aufgenommen und nun auch auf andere Tiergruppen, vor allem auf die Säugetiere angewandt. Sie hat sich von vornherein dadurch als wertvoll erwiesen, daß ihr die natürlichen geographischen Gebiete der Erde zugrunde liegen.

Zur weiteren Vertiefung der Bedeutung dieser Regionen führte dann die Abschätzung des Wertes der einzelnen Gebiete gegeneinander. Denn es war leicht einzusehen, daß beispielsweise paläarktische und nearktische Region einander näher standen als anderen, daß die australische Region eine scharf ausgeprägte Sonderstellung gegenüber allen übrigen einnahm. Die weitere Gruppierung die noch Sclater selbst vornahm, faßte die vier ersten Regionen als Palaeogaea, die beiden letzten als Neogaea zusammen, sie war wissenschaftlich ohne Wert. Eine andere Gruppierung versuchte Huxley im Jahre 1868. Er ging von der Verbreitung der Hühnervögel aus und teilte die Erde in eine nördliche und eine südliche Hälfte, in Arctogaea und Notogaea. Letztere zerfiel dann weiter in eine neuseeländische, australische und austrokolumbische (= neotropische) Region. Unter Mitverwertung der Verbreitung der Säugetiere gestaltete er selbst dieses System dann 1874 um. Arctogaea blieb erhalten und umfaßte als solches paläarktische, nearktische, orientalische und äthiopische Region. Notogaea zerfiel in drei, mit Arctogaea und untereinander gleichwertige Gebiete, nämlich in Dendrogaea (neotropische Region), Antarctogaea (australische Region), Ornithogaea (Neu-Seeland und Poly-

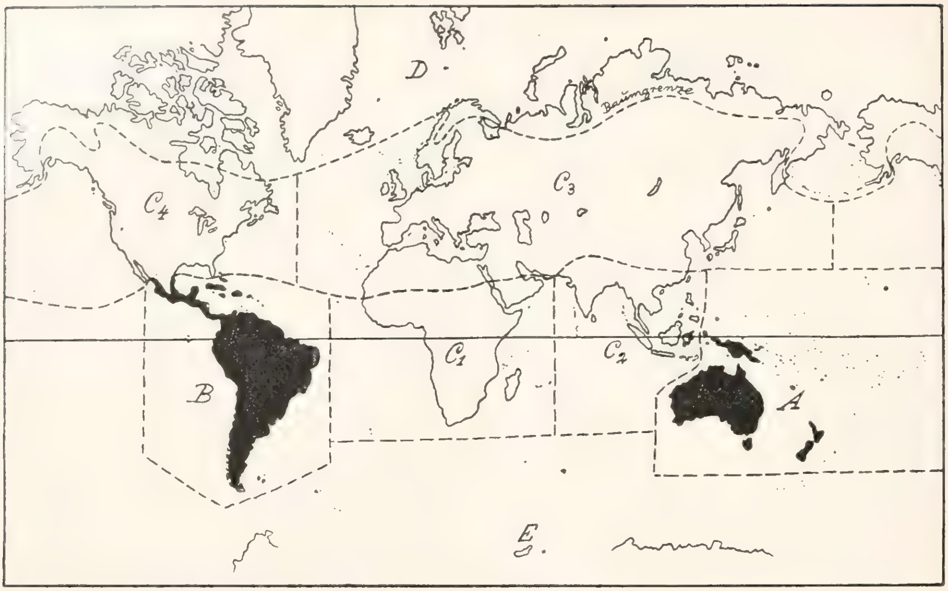


Fig. 1. Uebersicht der Tierregionen der Erde. A Notogaea (schwarz gehalten); B Neogaea (schwarz gehalten); C Arctogaea und zwar: C_1 Aethiopische Region, C_2 Orientalische Region, C_3 Palaearktische Region, C_4 Nearktische Region; D Arktis; E Antarktis.

nesien). Von großer Bedeutung in diesen Versuchen war vor allem die Sonderung einer Arctogaea von allen übrigen Gebieten. Letztere bedurften indessen noch einer schärferen Präzisierung. Diesen Schritt tat Blanford (1890); er unterschied neben dem arktogäischen noch ein australisches und ein südamerikanisches Gebiet, und für diese beiden letzteren bürgerten sich dann in den letzten Jahrzehnten die alten Namen Notogaea und Neogaea ein. Die Erkenntnis dieser drei großen Gebiete, welche also eine übergeordnete Gruppierung der Sclater-Wallaceschen Regionen darstellen, erwies sich als ein überaus wertvoller Fortschritt. Ihre Bedeutung läßt sich besonders klar an der Verbreitung und Entwickelung des Säugetierstammes dartun. Arctogaea bildet das große Entwickelungszentrum der höheren Säuger, die hier von einem Mittelpunkt aus nach allen Seiten hin ausstrahlten. Notogaea enthält in Australien das Entwickelungsgebiet der Beuteltiere, die nach ihrer frühen Isolierung auf diesem Kontinent hier in einer überraschenden Formenmannigfaltigkeit gediehen. Und Noegaea endlich stellt in Südamerika das Entwickelungszentrum der Edentaten (im engeren Sinne nur die Gürteltiere, Ameisenfresser und Faultiere sowie die fossilen Glyptodonten und Megalotherien umfassend) dar, einer Formengruppe, deren Herkunft dunkel ist, die aber stets nur hier gelebt hat. Daneben ist Neogaea noch ein Sonderentwickelungsgebiet eigenartiger Huf- und Nagetierfamilien.

Diese ganze Einteilung stützt sich in erster Linie auf die Verbreitung der Säugetiere und Vögel. Beide stimmen in ihrer Verbreitung ziemlich überein, da ihre hauptsächliche geologische Entwickelung unter ähnlichen Bedingungen im Laufe des Tertiärs erfolgte. Sehr viel schwerer ist es schon, die Verbreitung der Reptilien, deren Hauptentwickelung im Mesozoicum liegt, diesem System einzuordnen, da ihrer Ausbreitung ganz andere Möglichkeiten zu Gebote standen, das gleiche gilt in noch höherem Maße für viele alte Mollusken- und Insektenordnungen. So daß also wohl die Aufstellung eines für alle Tierklassen gleichmäßig gültigen tiergeographischen Systems unmöglich ist.

B. Spezielle Tiergeographie.

1. Tiergeographie des Festlands. 1a) Notogaea. *α*) Allgemeine Charakterisierung. Enthält als Region nur die australische (vgl. Fig. 2). Ihre zentralen und wichtigsten Teile bestehen aus dem Festland von Australien und aus Neu-Guinea, wo die Hauptcharakterzüge des Gebietes voll entwickelt sind. Nach Südosten hin ist weiter in Notogaea Neu-Seeland einzuschließen, nach Osten reicht sie bis zu den Paumotu-, Marquesas- und Hawaii-Inseln, nach Norden umfaßt sie Marshallinseln, Marianen und Karolinen. Schwieriger ist die Grenzlinie im Westen gegen Asien zu ziehen. Wie wir später (1c *γ*) begründen werden, verläuft nach dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse

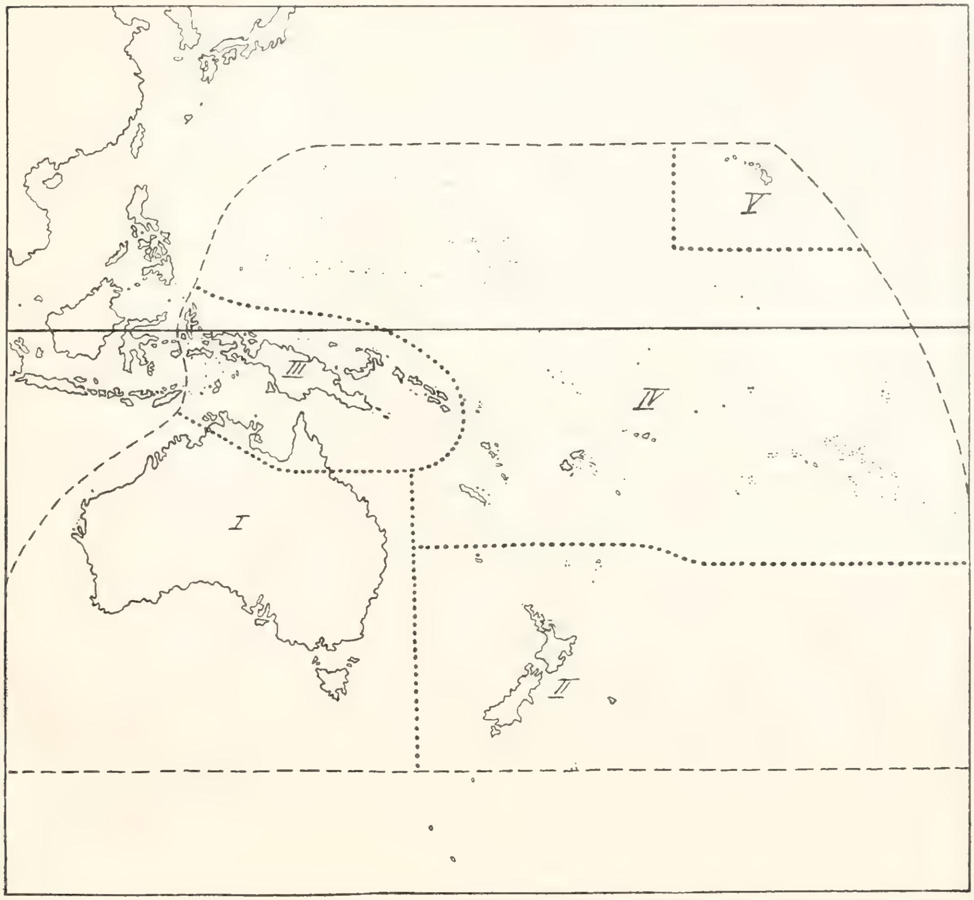


Fig. 2. Notogaea. I Australische Unterregion, II Neuseeländische Unterregion, III Papuanische Unterregion, IV Polynesien, V Hawaische Unterregion.

diese Grenze durch die Molukken-, Buru-, Banda- und Timor-See, so daß also unserem Gebiete noch angehören würden die Molukken, Ceram, Kei- und Aruinseln, nicht mehr dagegen Celebes und Timor.

Topographisch stellt das Festland Australien ein großes Tafelland dar, das im Osten und Südosten gefalteten Gebirgsketten Platz macht. Von Gebirgen erfüllt sind ferner Neu-Guinea und Neuseeland sowie viele der kleineren Inseln. Das Klima ist im allgemeinen tropisch bis subtropisch, nur der Süden des Festlandes, Tasmanien und Neuseeland ragen in die südliche gemäßigte Zone hinein. Die Regenmengen sind im tropischen Gebiet im allgemeinen sehr beträchtlich. Auch Neuseeland ist regenreich, dagegen das subtropische Tafelland des Festlandes außerordentlich trocken, da die ostaustralischen Gebirgsketten die Regenmassen auffangen und an ihrem Ostabhang niederschlagen.

Die Vegetation ist ganz außerordentlich wechselnd und verschiedenartig. Große Gegensätze weist zunächst das Festland auf. Regenwälder bedecken den Küstensaum von Nord- und Nordostaustralien, dehnen sich ferner in etwas anderer Zusammensetzung über die Südostküste und Tasmanien aus. Eigenartige Hartlaubgewächse, bestehend aus immergrünen Sträuchern und niedrigen Bäumen, treten in Süd- und Südwestaustralien auf, den sogenannten Scrub bildend. An den Regenwaldgürtel schließen sich nach innen Savannenwälder von parkartigem Charakter an, bestehend aus Eukalypten, Kasuarinen, Akazien, und diese gehen weiter über in baumfreie Grasflächen und Kulturland. Das eigentliche Innere des Kontinents ist dann endlich etwa in der Hälfte seines Gesamtumfanges von Halbwüsten und Wüsten eingenommen, die nur eine sehr spärliche Vegetation aufweisen. Auch die Inselgebiete besitzen eine sehr verschiedenartige Vegetation. Neu-Guinea, Bismarckarchipel und Salomoninseln sind von tropischem, überaus regenreichen Urwald be-

deckt, Neuseeland weist den Regenwald gemäßigter Zonen auf, der hier besonders reich an Farnen und Schlingpflanzen ist. Ueppige Vegetation zeichnet endlich auch die polynesischen Inseln aus, die entweder jungvulkanischen Ursprungs oder Korallenbauten sind.

Hinsichtlich der Säugetiere unterscheidet sich Notogaea von der ganzen übrigen Erde durch den ausschließlichen Besitz von Monotremen und von typischen diprotodonten Beuteltieren. Zu den Monotremen oder Kloakentieren, die eine besondere Unterklasse der Säugetiere darstellen, gehört einmal das Schnabeltier (Ornithorhynchus), ein dem Wasserleben angepaßtes und nur in Australien (südlich vom 18. Breitengrad) und Tasmanien verbreitetes Tier, gehören weiter die Ameisenigel (Echidniden) von denen Proechidna aus Neu-Guinea beschränkt ist, Echidna von Neu-Guinea über das ganze Festland bis Tasmanien reicht.

Sehr viel größer ist der Formenreichtum an Beuteltieren, von etwa 200 Arten leben hier Dreiviertel. Nach der Beschaffenheit ihres Gebisses zerfallen sie in zwei Unterordnungen, in die Diprotodonten, welche größtenteils reine Pflanzenfresser sind, und in die Polyprotodonten, ausgeprägte Fleisch- und Insektenfresser. Die typischen Diprotodonten kommen ausschließlich in Notogaea vor, nur eine einzige abweichende Gruppe findet sich noch in Neogaea, wogegen die Polyprotodonten auch in letzterem Gebiet zahlreicher sind und im Mesozoikum und frühen Tertiär auch über Arctogaea weit verbreitet waren. Die Beuteltiere spielen in Australien durchaus die Rolle der höheren Säugetiere anderer Gebiete. Frei von der Konkurrenz der letzteren haben sie sich hier den mannigfachsten Existenzbedingungen anzupassen verstanden und haben eine große Zahl eigenartiger Typen erzeugt, die vielfach als ganz überraschende Konvergenzbildungen zu höheren Säugern sich darstellen.

Von Diprotodonten bilden eine der charakteristischsten Familien die Känguruhs (Megapodidae), die vorzugsweise den Ebenen, aber auch Gebirgen und selbst Wäldern sich angepaßt haben. Eine zweite Familie ist die der fast ausschließlich dem Baumleben angepaßten Phalanger (Phalangeridae), eine dritte die der Wombate (Phascolomyidae), die ganz auf Australien und Tasmanien beschränkt sind. Von Polyprotodonten sind als Familien hervorzuheben die Beuteldachse (Peramelidae), die Beutelmarder (Dasyuridae) mit Dasyurus selbst, mit Beutelwolf (Thylacinus, auf Tasmanien), Beutelbilchen (Phascologale), Ameisenbeutlern (Myrmecobius). Eine höchst eigenartige Familie ist endlich die der Beutelmaulwürfe (Notoryctidae), die in äußerer Körpergestalt und unterirdischer Lebensweise eine Konvergenzerscheinung zu unseren Maulwürfen darstellen.

Ganz außerordentlich spärlich sind gegenüber diesem Reichtum die höheren Säugetiere vertreten. Von solchen sind in erster Linie Nagetiere zu nennen, Vertreter der mäuseartigen Formen. Die wichtigsten Gattungen sind Hydromys und Xeromys, die ihre nächsten Verwandten auf der Insel Luzon besitzen — ein Hinweis auf Beziehungen zum südöstlichen Asien — dazu kommen Arten der Gattung Mus, Springmäuse (Conilurus) und andere. Von Raubtieren ist nur eine Hundeart (Canis dingo) bekannt, von ihr hat man lange Zeit angenommen, daß sie durch den Menschen eingeführt sei, aber seit fossile Reste derselben gefunden sind, muß sie wohl als einheimisches Tier angesehen werden. Als letztes Landsäugetier wäre dann noch ein Huftier, eine Schweineart (Sus papuensis) anzuführen, sie ist sehr wahrscheinlich aus dem indoaustralischen Archipel durch den Menschen eingeführt worden. Ganz allgemein ist natürlich das Vorkommen von Chiropteren, von Flughunden und Fledermäusen, denen keine Schranken zur Einwanderung vom indoaustralischen Archipel entgegenstanden, mit dessen Formen sie größtenteils übereinstimmen. Damit wäre die gesamte höhere Säugetierfauna aufgezählt. Die Armut Australiens daran ist für Notogaea nicht weniger charakteristisch als der positive Besitz von Monotremen und Beuteltieren.

Nicht weniger scharf ist das Gebiet zu charakterisieren durch seine Vögel. Zunächst fehlen auch hier zahlreiche, auf der übrigen Erde weit verbreitete Formen, wie die echten Finken, Spechte, Geier, Fasanen, wogegen viele andere Vogelgruppen mehr oder weniger vollständig auf die Region beschränkt sind. Hier wären in erster Linie zu nennen die Kasuare (Casuaridae), Emus (Dromaeidae) und Kiwis (Apteryx) als Vertreter der fluglosen Ratiten, weiter die Leierschwänze (Menuridae), die auf das tropische Urwaldgebiet im Norden beschränkten Paradiesvögel, die mit bürstenartiger Zunge zum Aufnehmen der Blütennahrung versehenen Honigsauger (Meliphagidae), die zahlreichen besonderen Papageienformen, wie die ähnlich den Honigsaugern ausgestatteten pinselzüngigen Papageien (Trichoglossidae), die Kakadus, die Plattschweifsittiche (Platycercidae). Andere die Grenzen des Gebietes überschreitende Familien weisen hier wenigstens besondere Formen auf, so die Großfußhühner (Megapodiidae), die Schwalbenwürger (Artamidae), die Webervögel (Ploceidae), die Eisvögel und die Tauben. Gerade die letzteren haben in den insularen tropischen Bezirken des Gebietes nach Artenzahl wie Formenmannig-

faltigkeit einen Höhenpunkt der Entwickelung erreicht wie sonst nirgends auf der Erde.

Die Reptilienfauna zeigt weniger stark ausgeprägte Eigentümlichkeiten. Groß ist der Reichtum an Giftschlangen (beonders Elapiden), wogegen die Viperiden und Colubriden ganz fehlen. Die Hauptmasse der Eidechsen bilden Skinke und Geckos. Von besonderem Interesse ist das Auftreten einer sehr altertümlichen Reptilienform, von Sphenodon (Hatteria) auf Neuseeland. Von Amphibien fehlen ganz die geschwänzten Formen (Urodelen) und die Blindwühlen (Coecilien), fast ganz die echten Frösche (Raniden). Am besten vertreten sind von Anuren die Cystignathiden und die Hyliden sowie einige eigentümliche Krötengattungen. Von Fischen fehlen die sonst überaus weitverbreiteten Cypriniden und Cyprinodontiden. Endemische Formen sind die Gadopsiden sowie ein Lungenfisch (Ceratodus) aus dem Flußgebiet des Darling.

β) Unterregionen. Die Region zerfällt in fünf Unterregionen. Der Kern wird gebildet von dem Festland von Australien einschließlich Tasmaniens, die Mehrzahl der aufgezählten endemischen Formen kommt hier vor oder ist gar hierauf beschränkt.

Die zweite Unterregion stellt Neuseeland dar, ein sehr wohl charakterisierter Komplex, den man wohl unter Einschluß der benachbarten kleineren Inseln gelegentlich zum Rang einer besonderen Region erhoben hat. Es fehlen die meisten spezifisch australischen Formen, so vor allem Monotremen und Beuteltiere, wie überhaupt die gesamten Säugetiere nur zwei eigentümliche Fledermäuse und eine vielleicht eingeführte Rattenart umfassen. Es fehlen ferner viele australische Vögel, Reptilien, Fische, Insekten. Dagegen sind für die Inselgruppe charakteristisch mehrere fluglose oder wenigstens schlecht fliegende Vögel, so die Kiwis (Apteryx), die ausgestorbenen Moas (Dinornithiden), die eigentümlichen Nestor- und Erdpapageien (Stringops), schlecht fliegende Rallen wie Ocydromus. Hier allein kommt auch Sphenodon vor, früher sehr häufig, jetzt fast ausgerottet.

Die dritte, die papuanische Unterregion, besitzt in Neu-Guinea ihren Mittelpunkt, doch ist außer den benachbarten Inselgruppen auch noch Nordaustralien ihr zuzurechnen. Sie ist im Vergleich zum Festland durch Armut an Säugetieren, dagegen großen Reichtum an prächtig gefärbten Vögeln ausgezeichnet. Paradiesvögel, Tauben, Papageien, Eisvögel, Honigsauger zeigen hier ihre reichste Entfaltung.

Als vierte Unterregion umfaßt Polynesien die Inseln von den Palauinseln und Marianen im Westen bis zu den Marquesas- und Paumotuinseln im Osten. Landsäugetiere fehlen, nur auf den Salomoinseln treten noch einige Mäusearten, ein Beuteltier (Phalanger orientalis) und zwei eigene Fledermausgattungen auf; es fehlen ferner die Ratiten, die Landschlangen, die Eidechsen (mit Ausnahme der Geckotiden von Tahiti), alle Amphibien und Süßwasserfische. Reich ist das Gebiet nur an Vögeln, die aber mit der Entfernung vom Festland stetig an Zahl abnehmen. Sogar spezifische Vogelformen hat das Gebiet hervorgebracht, von ihnen sind vor allem die eigenartigen Zahntauben (Didunculus) von Samoa zu erwähnen.

Eine letzte Unterregion bilden endlich die Hawai-Inseln. Von Säugetieren ist nur eine Fledermausart vorhanden. Zahlreich und eigenartig sind dagegen die Vögel, Mollusken und Insekten, sie zeigen ganz selbständige, auf lange und weit zurückliegende Isolierung hinweisende Charakterzüge. Von Vögeln wären besonders anzuführen die Drepanididae, eine Sperlingsvogelfamilie, von Mollusken die Achatinelliden, eine Landschneckenfamilie. Letztere tritt mit 14 eigentümlichen Gattungen in 300 Arten auf, und ähnlich sind von 428 Käferarten nicht weniger als 352 endemisch, die sich auf 99 einheimische Gattungen verteilen. Im allgemeinen weisen übrigens diese Tiere entsprechend der Lage der Hawai-Inseln bereits auf mancherlei Beziehungen zum Festland von Amerika hin.

γ) Vorgeschichtliches. In früher Zeit, im Mesozoikum, stand wohl Australien irgendwie mit den übrigen Festländern in Verbindung, in einer Zeit, in der es seine Monotremen bezw. deren Vorfahren empfing. Später läßt sich dann etwas klarer eine Verbindungsbrücke mit Südamerika über den pazifischen Ozean hin erkennen, ein großer Südkontinent, über den sich der Austausch der Beuteltiere vollzog. Beim Uebergang zum Tertiär muß dann aber auch diese Brücke geschwunden sein, jedenfalls vor dem Auftreten der höheren Säugetiere, da diese sonst nach Australien hätten gelangen müssen. Aus dem gleichen Grunde muß auch zum mindesten von dieser Zeit an keine Verbindung mit Asien mehr bestanden haben. Sehr früh löste sich dann vom australischen Kontinent Neuseeland mit seinen Nachbarinseln los und entwickelte seine selbständige Fauna. Später brachten die gewaltigen Veränderungen der Erdoberfläche, wie sie mit der Hebung der Faltengebirge Zentralasiens im Miocän verbunden waren, Australien dem asiatischen Festland durch Inselketten wieder näher, ohne daß es jedoch jemals zur Bildung einer festen Landbrücke gekommen wäre. Australien blieb also isoliert und konnte so unbeeinflußt durch die rege fortschreitende Weiterentwickelung der übrigen Tierwelt seine eigenartige Fauna ent-

wickeln, besonders seine Beuteltierfauna, die übrigens im Pleistocän in riesenhaften Formen den Höhepunkt ihrer Entwickelung erreichte und jetzt bereits wieder im Rückschreiten begriffen ist.

1b) Neogaea (vgl. Fig. 3). *a*) Allgemeine Charakterisierung. Umfaßt nur die neotropische Region, d. h. also ganz Süd- und Mittelamerika, die westindischen Inseln und die meeresnahen, zu beiden Seiten der mexikanischen Hochebene gelegenen Tiefländer. Fast ringsherum bildet also der Ozean eine präzise Grenze und nur im Norden läuft die übrigens nicht allzu scharf zu ziehende Grenze über Land.

Im Osten wird Südamerika eingenommen von den Bergländern Brasiliens und Guyanas, im Westen wird ganz Mittel- und Südamerika durchzogen von dem hoch aufsteigenden Faltengebirge der Anden, dazwischen gelagert sind enorm weite Tiefländer. Infolge seiner großen Längserstreckung von Norden nach Süden reicht es von den Tropen bis nahe an die Südpolaris heran, und weist demgemäß die verschiedensten klimatischen Abstufungen auf. Die Niederschläge sind im allgemeinen reichlich. Am regenreichsten sind die Urwälder des Amazonasgebietes, am regenärmsten Argentinien und einige Küstenstreifen in Chile und Peru am Westfuße der Anden, wo direkte Wüstenbildung sich findet. Das tropische Südamerika ist zum größeren Teil von Urwäldern bedeckt. Seine größte Ueppigkeit erreicht der tropische Regenwald im Amazonasgebiet und in Paraguay, in über 1000 m Höhe geht er in tropischen Bergwald über, in dem vor allem die Palmen zurücktreten. Die zweite wichtige Pflanzenformation bilden Grasfluren, die sich zwischen die Urwälder einschieben, bald mehr parkartig, bald als reine Grasflächen, wie die Llanos Venezuelas, die Savannen Guyanas, die Campos des östlichen Brasilien. Von 20° südl. Breite an schwindet der tropische Charakter, es treten in dem Grasland der Pampas Vegetationsformen der gemäßigten Zone auf, und diese machen schließlich öden Buschregionen und Wüstenbildungen in den regenärmsten Gebieten Platz. Westindien ist durchaus tropisch, je nach Höhenlage und Regenmengen begegnet man tropischem Regenwald, Baumsavannen oder Bergwald.

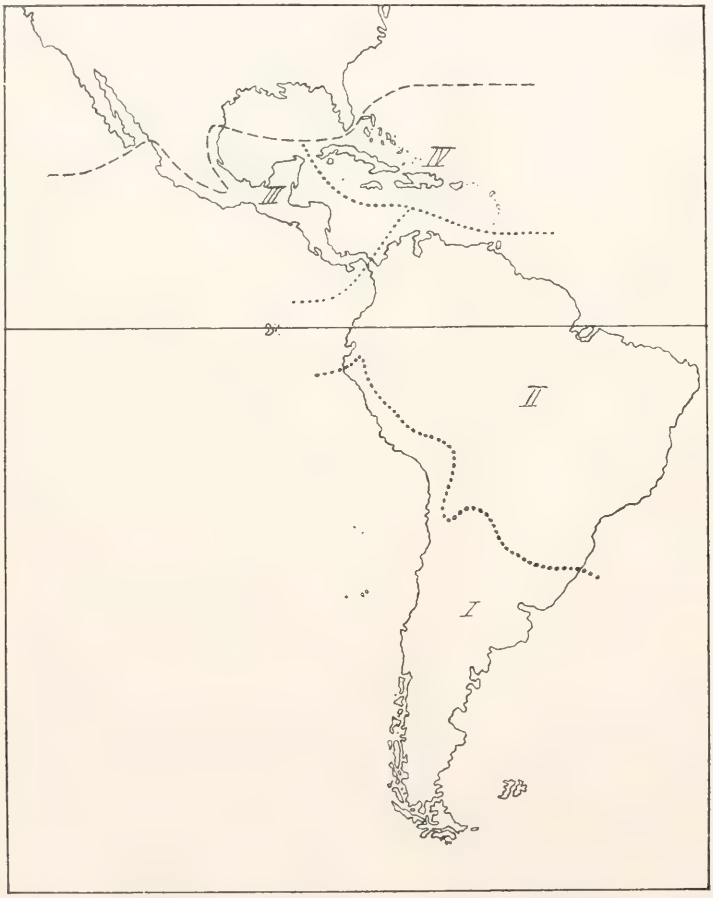


Fig. 3. Neogaea. I Chilenische Unterregion, II Brasilianische Unterregion, III Mexikanische Unterregion, IV Westindische Unterregion.

Auch die Tierwelt von Neogaea ist ganz wie diejenige Notogaeas außerordentlich einheitlich und grundverschieden von derjenigen der übrigen Erde. Unter den Säugetieren stellen eine erste Gruppe von Sonderformen die Beuteltiere dar. Von ihnen ist die Familie der Beutelratten (Didelphyiden) durchaus auf die neue Welt beschränkt und mit einer Ausnahme sogar auf Neogaea. Diese Ausnahme ist das Opossum (Didelphys marsupialis), welches sich nach Nordamerika

bis weit in die Vereinigten Staaten hinein ausgedehnt hat. Dazu kommt dann noch ein diprotodontes Beuteltier (Caenolestes), von dem verwandte Formen sich zahlreicher in älteren geologischen Schichten (Santa Cruz) finden.

Die charakteristischsten Säugetiere des Landes bildet aber eine Gruppe von Edentaten, welche man als Xenarthra zusammenfaßt und welche die Faultiere, Ameisenbären, Gürteltiere in sich enthält. Die beiden ersteren kommen nur in Neogaea vor, die letzteren sind erst in verhältnismäßig später Zeit nordwärts bis Texas vorgedrungen. Und nicht nur jetzt, auch in allen früheren Erdperioden haben diese Xenarthra nur hier in Südamerika gelebt, besitzen also hier ihr wirkliches Entwickelungszentrum. Als gepanzerte Formen treten uns die Gürteltiere entgegen, zunächst die noch lebenden Dasypodiden, deren Panzer in seinen einzelnen Schildern beweglich ist und die neben den heute lebenden kleineren Arten riesenhafte Formen, wie Chlamydotherium, in der Pampasformation hervorgebracht hatten. Gepanzerte Gürteltiere waren auch die Glyptodonten, deren Rückenschild eine unbewegliche feste Panzerplatte darstellte. Sie sind ausgestorben und finden sich massenhaft in fossilführenden Schichten Südamerikas. Die Faultiere (Bradypodidae), plumpe, unbeholfene Baumtiere, sind von Mexiko bis an die Grenze von Paraguay verbreitet, eine ähnliche Verbreitung weisen die Ameisenfresser (Myrmecophagiden) auf. Dazu kommt dann noch die rein fossile Gruppe der Erdfaultiere (Megalotheriiden), ungepanzerte riesenhafte Geschöpfe, die nordwärts bis nach Kentucky sich ausbreiteten.

Von anderen Säugetierordnungen zeigen die meisten Besonderheiten die Nagetiere. Während von Hasen nur 2 Arten auftreten, von eichhornartigen Nagern ebenfalls nur wenige Formen, von mäuseartigen neben den kosmopolitischen Muriden nur noch eine Gattung im nördlichen Uebergangsgebiet, zeigen die stachelschweinartigen Nager oder Hystricomorpha eine ganz außerordentlich hohe Entfaltung. Sämtliche sechs Familien derselben kommen in Neogaea vor und vier davon gehören ihr ausschließlich an. Eine erste derselben bilden die Meerschweinchen (Caviiden) mit Cavia selbst, Hydrochoerus (Wasserschwein); eine zweite die Agutis (Dasyproctiden) mit Dasyprocta, Coelogenys; eine dritte die auf Peru beschränkte Familie der Dinomyiden; eine vierte die Chinchilliden mit Chinchilla, Lagostomus. Die größte Familie der Hystricomorpha ist die der Octodontiden, von ihren 19 Gattungen sind 15 auf Neogaea beschränkt, während die vier übrigen äthiopisch sind. Von den kosmopolitischen Stachelschweinen (Hystriciden) sind in Südamerika zwei Baumstachelschweine vorhanden. Neben Beuteltieren und Xenarthren bilden also die hystricomorphen Nagetiere die charakteristischsten Säugetiere der neotropischen Region.

Als nächstwichtige Ordnung wären dann die Huftiere anzuschließen. Zunächst fehlen zahlreiche Formen, die auf der übrigen Erde weit verbreitet sind, so die echten Schweine (Sus), die Flußpferde, Kamele, Giraffen, die echten Hirsche (Cervus), Antilopen, Schafe, Ziegen, Rinder, weiter Nashörner und echte Elefanten. Sie werden zum Teil wenigstens durch eigenartige endemische Formen vertreten, so die Schweine durch die Pekaris (Dicotyles), die Kamele durch die Lamas, die Hirsche durch Pudua und andere. Die Tapire bieten ein sehr bemerkenswertes Beispiel diskontinuierlicher Verbreitung, eine Art findet sich in der malayischen Region, alle übrigen hier. Pferde fehlten bis zu ihrer neuzeitlichen Einführung, waren aber fossil weit und allgemein verbreitet. Dazu kommen noch drei völlig ausgestorbene Unterordnungen von Huftieren, welche durchaus auf Südamerika beschränkt waren und hier sich in reicher Mannigfaltigkeit entwickelt hatten. Es sind dies die Liptoterna (Macrauchenia), die Astrapotheria und die Toxodontia, von denen Toxodon die Größe eines Nashorns erreichte.

In den wasserreichen Amazonasgebieten leben zwei Wassersäugetiere, ein dem Süßwasserleben angepaßter Delphin (Inia geoffroyi) und der Lamantin (Manatus americanus), der zur Hochwasserzeit von den Küsten aus in die Flüsse emporsteigt.

Die Raubtiere zeigen nur einige wenige charakteristische Vertreter, darunter den Puma (Felis concolor), der allerdings ebenso wie der Jaguar (Felis onca) auch in Nordamerika weit verbreitet ist, ferner die gleichfalls über Nordamerika ausgedehnten Waschbären (Procyon), sowie die Nasenbären (Nasua) und Wickelbären (Cercoleptes), die beide auf das tropische Neogaea beschränkt sind. Dem Gebiet eigentümlich ist eine besondere Hundegattung, Icticyon. Dagegen fehlen Zibethkatzen und Hyänen gänzlich.

Insektenfresser sind nur ganz spärlich vertreten, besondere Eigenarten entfalten dagegen wieder die Fledermäuse. Die altweltlichen Pteropodiden und die Hufeisennasen fehlen ganz, an ihre Stelle sind die Blattnasen (Phyllostomatiden) getreten, deren Heimat Südamerika ist. Und wesentlich verschieden von den Affen der alten Welt sind dann auch die neuweltlichen Affen, als Breitnasen (Platyrrhini) den Schmalnasen (Catarrhini) der alten Welt gegenübergestellt und die Familien der Krallenaffen (Hapaliden), der Rollaffen (Cebiden) und der Schweifaffen (Pitheciden) umfassend.

Noch selbständiger ist die Vogelwelt. Von straußartigen Vögeln haben wir zunächst die dreizehigen Nandus (Rhea), von gänseartigen Vögeln die ganz eigenartige Familie der Palamedeidae, von Raubvögeln die Kondore (Cathartidae), eine sehr primitive Raubvogelgruppe, die sicher ursprünglich rein neotropisch war, sich aber später längs der Kordilleren auch über Nordamerika ausbreitete. Sie vertreten in der neuen Welt die altweltlichen Geier. Eine sehr altertümliche Vogelgruppe, die mit 30 bis 40 Arten ganz auf die neotropische Region beschränkt ist, bilden die Steißhühner (Tinamiden); von Hühnervögeln sind eigentümlich die Hokkos (Cracidae); ganz auf das Gebiet beschränkt sind die eigenartig gebauten Schopfhühner (Opisthocomus) von Guyana und Venezuela, hühnerartige Baumvögel von isolierter systematischer Stellung. Von Kranichen treten die eigenartigen Gattungen Aramus und Psophia auf, ihnen stehen verwandtschaftlich nahe die ebenfalls endemischen Gattungen Cariama, Eurypyga, die sonst nirgends auf der Erde Verwandte besitzen. Auch die Papageien weisen zahlreiche besondere Formen auf, Conurus und Ara gehören zu den charakteristischsten. Die Ziegenmelker sind durch die tagsüber in Höhlen lebende Gattung Steatornis vertreten. Ganz eigentümlich für die neotropische Region muß die Familie der Kolibris (Trochilidae) angesehen werden, wenn auch von ihren 400 bis 500 Arten sich einige wenige allmählich nach Nordamerika vorgeschoben haben. Von spechtartigen Vögeln sind zwei Familien ausschließlich neotropisch; die Galbuliden und die Rhamphastiden (Tukane). Und selbst die Sperlingsvögel weisen ihre eigenen Familien auf in den Tyranniden, Formicariiden und Pteroptochiden, von denen die beiden ersteren Hunderte von Arten entwickelt haben. Dagegen fehlen in dem Gebiet die meisten altweltlichen Singvögel.

Von Reptilien wären zunächst die Krokodile zu erwähnen, von denen Caiman ganz auf das Gebiet beschränkt ist und Alligator nur noch je eine Art in Nordamerika und im Jangtsekiang aufweist. Unter den Eidechsen sind zum mindesten vorzugsweise neotropisch die Teidae und Iguanidae mit ihren zahlreichen Arten, wogegen die altweltlichen Varaniden, Agamiden und Lacertiden ganz fehlen. Von Schlangen seien erwähnt die giftigen Klapperschlangen (Crotalus horridus), Korallenschlangen (Elaps corallinus), Lachesis und die Riesenschlangen Boa constrictor, Anakonda (Eunectes murinus). Von Schildkröten sind besonders charakteristisch Flußschildkröten der Gattung Podocnemis, denen wegen ihres Fleisches und ihrer Eier eifrig nachgestellt wird.

Bei den Amphibien fällt zunächst wieder der fast gänzliche Mangel an geschwänzten Formen (Urodelen) auf, nur einige wenige sind von Norden her in das Gebiet eingedrungen. Ungeschwänzte Amphibien sind dagegen reich vertreten, besonders durch Frösche (Laubfrösche) und Kröten, die zumeist weit verbreiteten Familien angehören, aber zahlreiche eigenartige Gattungen entwickelt haben.

Groß ist der Reichtum an eigentümlichen Süßwasserfischen. Allgemein verbreitet sind die Familien der Characinidae, Chromidae und Cyprinodontidae, charakteristische Formen sind die elektrischen Zitteraale (Gymnotus electricus), der gefräßige Serrasalmo nattereri, die Riesenfische des Amazonas (Arapaima gigas), der Lungenfisch Lepidosiren paradoxa.

Sehr groß ist der Reichtum der Region an Insekten, vor allem an Käfern und Schmetterlingen, die an Formenmannigfaltigkeit wohl alle anderen Regionen übertreffen.

β) Unterregionen. Es lassen sich deren im ganzen vier unterscheiden. Die chilenische Unterregion umfaßt den südlichen gemäßigten Teil von Südamerika, also Chile, Argentinien, Patagonien, Uruguay und Teile von Bolivia und Peru. Eingenommen von offenen Ebenen, Pampas und dem Hochgebirge der Anden. Lamas, Chinchilliden, Octodontiden sind charakteristische Säugetiere, die Nandus endemische Vögel der Ebenen. Im allgemeinen ist die typische neotropische Fauna hier nicht allzu reich entwickelt, es fehlen vor allem die tropischen Urwaldtiere, ein geologisch gesprochen verhältnismäßig junger Zustand, der mit dem Schwinden der Wälder Argentiniens in Verbindung zu bringen ist.

Die brasilianische Unterregion ist gleichbedeutend mit der tropischen Waldregion, außer Brasilien gehören ihr an Guyana, Venezuela, Kolumbien, Ekuador, Paraguay und Teile von Bolivia und Peru. In ihr ist der ganze Reichtum der neotropischen Region entfaltet, fast alle eigentümlichen Gruppen kommen in ihr vor.

Die mexikanische Unterregion umgreift den Isthmus von Panama, Zentralamerika und Südmexiko. Sie stellt ein Uebergangsgebiet zur nearktischen Region, im besonderen zu deren sonorischen Subregion dar. Es fehlen hier schon viele neotropische Formen, während andererseits arktogäische sich einmischen, so von Säugetieren die Spitzmäuse (Soriciden), Füchse und Hasen, von Vögeln Meisen, Baumläufer, Drosseln, Finken, Raben, Eulen, echte Hühnervögel, die alle in dieser Subregion ihre südliche Verbreitungsgrenze finden. Sogar einige Salamander (Amblystoma, Spelerpes) sind bis hierher vorgedrungen.

Der westindischen Unterregion endlich gehören die westindischen Inseln mit Ausnahme einiger festlandsnahen Inseln, wie Trinidad beispielsweise, an. Sie ist außerordentlich arm an Säugetieren, von denen nur Fledermäuse, Insektenfresser (mit der eigentümlichen Gattung Solenodon) und Nagetiere vorhanden sind. Von Vögeln finden sich zahlreiche endemische Formen, sie sind gemischt mit neotropischen Formen und nearktischen Wandervögeln, die hier zum wenigsten den Winter verbringen. Besonders hervorzuheben ist der außerordentliche Formenreichtum an Landschnecken. Feuchtes Klima, Reichtum an Kalksteinen, starke Zerklüftung der Oberfläche der Inseln in isolierte Täler und Grate haben wohl diese hochgradige Differenzierung in zahlreiche Arten hervorgerufen.

γ) Vorgeschichtliches. Neuere Untersuchungen heben fast stets vor, daß das jetzige Südamerika zum mindesten aus zwei früher getrennten Landkomplexen zusammengewachsen ist, aus einem nördlichen Archiguyana (die Hochländer von Guyana und Venezuela umfassend) und einem südlichen Komplex, der die gebirgigen Teile Brasiliens in sich schließt (Archibrasil, Archiplata), beide Landmassen voneinander geschieden ursprünglich durch die vom Meer überflutete Amazonasniederung. Der südliche Landkomplex vermittelte dann weiter eine Verbindung mit Afrika über den atlantischen Ozean (Archhelenis), mit Australien über den pazifischen Ozean (Archinotis). Es bestand ferner in jenen frühen Zeiten (Ende des Mesozoikums, Anfang des Tertiärs etwa) eine Landverbindung mit Nordamerika. Aber dieselbe ging nicht wie jetzt über Mittelamerika, welche Landbrücke in ihrer jetzigen Gestalt verhältnismäßig junger Herkunft ist, sondern lag weiter westwärts und erstreckte sich von Chile über die Galapagos nach Südkalifornien. Die Galapagos-Inseln wären also Reste dieser alten Landbrücke, womit die Ableitung ihrer durch langdauernde Isolierung hochgradig spezialisierten Tierwelt aus kontinentalen Formen in vollem Einklang steht. Und endlich bestand in den gleichen Zeiten eine Landverbindung über Westindien und den nördlichen atlantischen Ozean mit Europa. Erst in der mittleren und späteren Tertiärzeit wurde Südamerika einheitlich und von seiner Umgebung isoliert, und nun erst entwickelte es seine eigenartige Fauna von Edentaten, Nagern und Huftieren. Viel später trat dann eine erneute Verbindung mit Nordamerika, nun über Mittelamerika, ein und es erfolgte ein Austausch der Tierwelt; südliche Formen wanderten nach Norden und umgekehrt nördliche nach Süden. Womit dann gleichzeitig verbunden war ein völliges Verschwinden aller großen Säugetiere Südamerikas, der Erdfaultiere, Glyptodonten, Toxodonten, Mastodonten, Macrauchenien, Säbeltiger und anderer.

1c) Arctogaea. Umfaßt also die ganze übrige Erde (vgl. Fig. 1), in seiner Einheit begründet durch die Entstehungsgeschichte seiner Tierwelt.

1. Aethiopische Region (vgl. Fig. 4). α) Allgemeine Charakterisierung. Wird gebildet von den Teilen Afrikas und Arabiens, die südlich vom Wendekreis des Krebses liegen. Nordafrika gehört noch durchaus der paläarktischen Region an, Sahara und nubische Wüste stellen eine Art Uebergangsgebiet dar, welches noch den typischen Charakter der Tierwelt des Wüstengürtels der Alten Welt zeigt, nur wenig vermischt mit äthiopischen Eindringlingen. Im einzelnen würde also die Nordgrenze am Rande der südlichen Vorwüste einsetzen, am Senegal entlang ziehen, den nördlichsten Punkt des Nigerbogens berühren, Tibesti durchqueren und endlich in der Breite des nördlichen Wendekreises Nil und Rotes Meer sowie Arabien durchschneiden. Von größeren Inselgruppen sind dem Gebiete namentlich Madagaskar und die Maskarenen zuzurechnen.

Das Oberflächenrelief ist im allgemeinen sehr gleichförmig, es herrschen im Inneren durchaus Hochländer vor, wie das von vulkanischen Grabenbrüchen durchzogene Hochland von Ostafrika, wie die Tafelländer Südafrikas, des Kongogebietes, des Sambesilandes. Klimatisch zerfällt die Region in zwei Bezirke, in eine heiße und eine südliche gemäßigte Zone, wobei erstere von weitaus größter Ausdehnung ist, da ja die Südspitze nur wenig über den Wendekreis hinausragt. Sehr regenreich ist die Westküste unter dem Aequator sowie das ganze Kongobecken, überaus regenarm der Südrand der Sahara und Südwestafrika.

Die Vegetationsformen lassen sich in wenigen Typen charakterisieren. Sehr ausgedehnt sind zunächst die Gebiete offenen Weidelandes, die am Südrand der Sahara einen nur schmalen Gürtel bilden, dann aber östlich von 30° östl. Länge sich weit nach Süden bis zu 5° südl. Br. erstrecken, also den größeren Teil Ostafrikas bedecken. Diese Weideländer werden aus Gras und Staudengewächsen gebildet, aus ihnen erheben sich in weiten Abständen einzelne Bäume oder Baumgruppen. Im Süden nimmt diese Landschaft sehr mannigfache und eigenartige Formen an, wie in der immergrünen überaus reichen Kapflora, wie in der fast ganz baumlosen, aus dornigen Gesträuchern, Stauden, Zwiebelgewächsen bestehenden Karrooformation, die schließlich in reine Wüstenbildungen übergehen kann. Und in scharfem Gegensatz dazu liegt zwischen Ostafrika

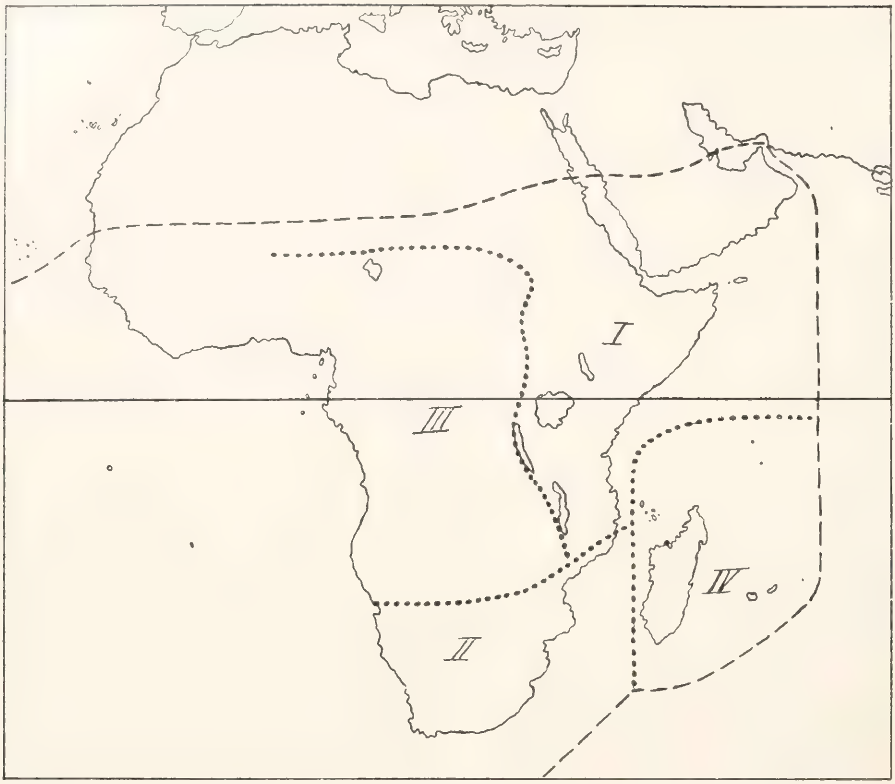


Fig. 4. Aethiopische Region. I Ostafrikanische Unterregion, II Südafrikanische Unterregion, III Westafrikanische Unterregion, IV Madagassische Unterregion.

und dem Atlantischen Ozean ein gewaltiges Urwaldgebiet, welches seinen Mittelpunkt in den undurchdringlichen Wäldern des Kongobeckens hat.

Unter den Säugetieren ist zunächst das Fehlen zahlreicher arktogäischer Formen hervorzuheben, wie der Hirsche (Cervus), der typischen Schweine der Gattung Sus, der Bären, der Ziegen und Schafe, von denen nur einige wenige Arten in den Hochländern Abessiniens und in Südarabien auftreten. Es fehlen die echten Spitzmäuse mit Ausnahme einer der Region eigentümlichen Gattung, es fehlen die Maulwürfe (Talpiden).

Durchaus eigenartig sind dann die positiven Charakterzüge. Es treten hier Menschenaffen auf, die sich im übrigen nur noch in der orientalischen Region finden, und zwar Schimpanse und Gorilla, beide beschränkt auf das äquatoriale Waldgebiet. Daneben finden sich zahlreiche andere eigentümliche Affenformen, wie die Paviane, die Gattungen Cercopithecus, Colobus. Von besonderer Bedeutung sind die Halbaffen, die zwar auf dem Festland nur durch zwei Gattungen (Galago und Pterodicticus) vertreten sind, auf Madagaskar aber eine überaus mächtige Entfaltung mit zahlreichen selbständigen Typen zeigen. Wichtig sind ferner die Insektenfresser, von denen vier Familien eigentümlich sind, die Rohrrüßler (Macroscelididae), die Wasserspitzmäuse (Potamogalidae), die Goldmulle (Chrysochloridae), welche in Südafrika unsere Maulwürfe vertreten, und die auf Madagaskar beschränkten Tanreks (Centetidae). Von Raubtieren sind viele Katzen und Zibethkatzen mit Formen der orientalischen Region identisch oder doch wenigstens nahe verwandt. Eine eigentümliche Raubtierfamilie ist die der Erdwölfe (Proteles), endemisch ist ferner der Hyänenhund (Lycaon pictus) und ein großohriger Fuchs (Otocyon megalotis). Auch die Nagetiere sind vielfach mit arktogäischen Formen verwandt, als eigentümlich wären einzelne Rennmäuse, Springhasen (Pedetes), mehrere Gattungen der Spalaciden anzuführen.

Am charakteristischsten für die Region ist aber wohl das massenhafte Auftreten von Huftieren. Eine große Zahl von Gattungen und zwei Familien sind durchaus auf dieses Gebiet beschränkt. Die beiden endemischen

Familien sind die Flußpferde (Hippopotamiden) und die Giraffen. Die echten Schweine sind vertreten durch die Flußschweine (Potamochoerus) und die Warzenschweine (Phacochoerus), Schafe und Ziegen durch die Antilopen, von denen die meisten Gattungen dem Kontinent eigentümlich sind (Cobus, Connochaetes, Cephalophus, Cervicapra, Antidorcas, Hippotragus, Tragelaphus, Strepsiceros, Orias). Die Rhinozeros-Arten sind von den orientalischen Formen durchaus verschieden, eine Sonderstellung nimmt der afrikanische Elefant ein, hier ist die Heimat der gestreiften Pferde oder Zebras (Hippotigris). Eine besondere Gruppe primitiver Huftiere bilden ferner die Klippschliefer (Procaviiden), sie sind bis auf eine syrische Art ganz auf die Region beschränkt. Durchaus eigenartig sind ferner die früher den Edentaten zugerechneten Erdferkel (Orycteropus).

Weniger groß ist die Zahl der endemischen Vögel, immerhin ist sogar eine Anzahl von Familien eigentümlich, so die Pisangfresser (Musophagidae), die Mäusevögel (Coliidae), die Baumhopfe (Irrisoridae) und die Sekretäre (Serpentariidae). Dazu kommen viele eigentümliche Gattungen aus Familien, welche die Region mit der orientalischen gemeinsam hat; von Staren die Madenhacker (Buphaga) und Glanzstare (Lamprotornis), von Webervögeln viele Formen, welche direkt Charaktervögel des Gebietes darstellen, weiter eigenartig gestaltete Nashornvögel (Tmetoceros), einige Hühnerformen wie die Perlhühner (Numida), einige Wadvögel wie Balaeniceps, Scopus. Die zweizehigen Strauße (Struthio) sind ebenfalls als charakteristische Vogelformen im Gebiet weit verbreitet, greifen aber im Norden über seine Grenzen hinaus. Arm ist die Region an Papageien und Tauben.

Nur wenige Besonderheiten weist die Reptilienfauna auf (einige eigentümliche Eidechsen- und Schlangenfamilien), ebenso wenige die Amphibien, von denen eine eigentümliche Froschgattung (Xenopus) zu erwähnen wäre. Unter den Fischen sind mit Neogaea gemeinsam die Chromiden und Characiniden, daneben besonders vertreten Cyprinoiden, Siluriden, Mormyriden, Kneriiden, Pantodontiden. In allen wärmeren Gewässern heimisch ist ein Lungenfisch, Protopterus.

β) Unterregionen. Die ostafrikanische Unterregion umfaßt die beschriebenen Gebiete offenen Weidelandes, also einen Landstrich südlich der Sahara, Abessinien, Somaliländer, das eigentliche Ostafrika. Dem gleichmäßigen Charakter des Gebietes entspricht eine ebensolche Fauna, hier ist die Heimat vieler Raubtiere, der Nashörner, Giraffen, Zebras, Antilopen, Strauße.

Von ihr wenig scharf geschieden ist die südafrikanische Unterregion, ihre Fauna zeigt enge Beziehungen zur ostafrikanischen, besitzt aber immerhin eine Reihe eigentümlicher Nager und Raubtiere.

Die westafrikanische Unterregion wird von dem tropischen äquatorialen Waldgebiet gebildet. Die Nordgrenze verläuft von Gambia längs des Savannenrandes bis zu den großen ostafrikanischen Seen, die Südgrenze liegt auf etwa 11° s. Br. Hier treffen wir die Menschenaffen an, Halbaffen, Potamogale, Flughörnchen (Anomalurus), Okapi, viele eigentümliche Vogelformen.

Während diese drei Festlandsbezirke nicht allzu scharf voneinander geschieden sind und ihre enge Zusammengehörigkeit überall hervortreten lassen, nimmt das Inselgebiet der madagassischen Unterregion eine durchaus selbständige Stellung ein. Es gehören zu ihr außer Madagaskar noch die Maskarenen, Komoren, Amiranten, Seychellen. Die Fauna dieses Gebietes ist so eigenartig, daß man es häufig, namentlich in neuerer Zeit, zum Range einer besonderen Region erhoben hat. So ist zunächst vom afrikanischen Festland sehr verschieden die Säugetierwelt Madagaskars, eines von üppigen tropischen Wäldern bedeckten Gebirgslandes. Von 28 nichtfliegenden Säugetiergattungen kommen nur einige wenige gleichzeitig in Afrika vor. Von ihnen ist Potamochoerus wohl über den früher engeren Kanal von Mozambique geschwommen, während Crocidura, ein Insektenfresser, durch den Menschen eingeführt sein mag. Vorhanden sind ferner noch einige, eigenen Gattungen angehörende Zibethkatzen und Mangusten, sowie durchaus eigenartige Mäuseformen. Die zahlreichen typisch äthiopischen Säugetiere (Affen, Antilopen usw.) fehlen alle. Dagegen weisen eine überaus hohe Entwickelung die Halbaffen auf, sie bilden die charakteristische Säugetierfauna Madagaskars mit zahlreichen endemischen Gattungen wie Lemur, Chirogale, Propithecus, Indris, Chiromys. Sonst kommen Halbaffen nur noch in der festländisch äthiopischen und in der orientalischen Region vor, erstere stehen den madagassischen näher, sind aber nicht mit ihnen identisch. Vervollständigt werden die Eigentümlichkeiten der Säugetierwelt Madagaskars durch eine Insektenfresserfamilie, die Tanreks (Centetidae), die ihre nächsten Verwandten in dem westindischen Solenodon besitzen. — Auch von Vögeln fehlen viele äthiopische Formen, so die Musophagiden, Coliiden, Bucerotiden, Irrisoriden, an ihrer Stelle treten zahlreiche Sonderformen auf, von denen wohl die merkwürdigsten die fossilen fluglosen Riesenvögel (Aepyornis) Madagaskars sowie die gleichfalls ausgestorbenen, mit den Tauben

verwandten Dididen der Maskarenen sind. Von Reptilien wären endlich die heute nur noch auf den Seychellen vorkommenden, früher aber weit über die Maskarenen verbreiteten riesigen Landschildkröten (Testudo elephantina) anzuführen.

γ) Vorgeschichtliches. In mesozoischer Zeit bildete die Region mit Südamerika einen großen einheitlichen Kontinent, durch Vermittelung der bereits besprochenen Landbrücke über den atlantischen Ozean (Archhelenis). Weiter war eine Verbindung mit Indien über Madagaskar vorhanden, wodurch eine erste Gruppe holarktischer Formen Afrika besiedelte. Dann folgte eine lange Zeit der Isolierung im Tertiär, die nur zeitweise durch Verbindungen mit dem Norden unterbrochen war, eine Zeit, während der (etwa im Miocän) Madagaskar sich loslöste und seine selbständige Fauna entwickelte oder wohl besser die altertümliche Fauna Afrikas in ihrem ursprünglichen Zustand behielt und weiter ausbildete. Das wichtigste Ereignis für die Gestaltung der jetzigen Fauna Afrikas liegt aber im Pliocän. Damals drangen über eine Straße, die von Syrien oder Arabien ins Niltal führte, alle charakteristischen höheren Säuger wie Affen, Antilopen, Giraffen Flußpferde, Nashörner, Elefanten aus nördlichen Gebieten an der Ostseite des Kontinents entlang in Afrika ein. Das Uebergangsgebiet scheint damals ein ungeheures Waldgebiet gewesen zu sein, das Heimatland aller der genannten Tiere war das Land zwischen Südosteuropa und Indien, wo ihre Reste sich massenhaft in den Siwalikschichten am Fuße des Himalaya finden. Sie drängten in der äthiopischen Region die alte, Afrika und Madagaskar gemeinsame Fauna auf dem Festlande ganz zurück, konnten aber nicht mehr zu dem bereits losgelösten Madagaskar hinüber gelangen. Und unter den neuen Verhältnissen entwickelte sich dann die neu eingewanderte Fauna zu dem Formenreichtum, wie wir ihn jetzt von Afrika kennen. Auch mit Europa bestanden um diese Zeit Beziehungen. Aber der Austausch der Tierformen wurde hier durch die Wüste Sahara aufgehalten, das Ergebnis war nur, daß der Nordrand Afrikas vorzugsweise paläarktischen Charakter annahm. Von allen zoologischen Regionen der Erde ist wohl Afrika diejenige, welche zuletzt ihren heutigen Charakter annahm, obwohl der Kontinent selbst einer der ältesten ist und in seiner Bildung zum größeren Teil bis auf das Paläozoikum zurückgeht.

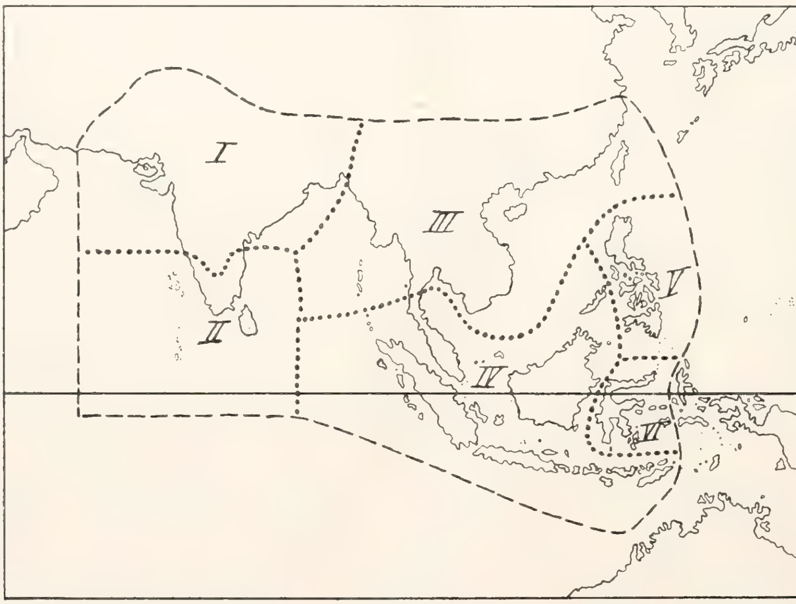


Fig. 5. Orientalische Region. I Vorderindische Unterregion, II Ceylon-Unterregion, III Hinterindische Unterregion, IV Unterregion der Sundainseln, V Philippinen-Unterregion, VI Celebes-Unterregion.

2. Orientalische Region (vgl. Fig. 5). *α*) Allgemeine Charakterisierung. Die orientalische Region umfaßt im wesentlichen Süd- und Südostasien. Im Westen bildet die Grenze das Wüstengebiet zwischen Indien und Afghanistan-Belutschistan, im Norden wird die Region abgeschlossen durch den Himalaya, sowie das südchinesische Bergland,

ohne daß aber gerade in letzteren Bezirk die Grenze allzu scharf zu ziehen wäre (vgl. hierzu 1C 3α, Paläarktische Region). Im Osten fällt die Grenzlinie mit der bereits besprochenen Westgrenze Notogaeas zusammen, wir werden weiter unten nochmals auf sie ausführlicher zurückkommen. Es gehören also der Region an ganz Vorder- und Hinterindien, weiter die Inseln Ceylon, Sumatra, Java, Timor, Celebes, Borneo, Philippinen, Formosa.

Die Region liegt völlig im Bereich der Tropen und Subtropen. Großen topographischen Verschiedenheiten entsprechen ebensolche des Landschaftscharakters. Wüsten treten im nordwestlichen Indien auf, offene Grasebenen und Kulturländer herrschen in Vorderindien vor, im übrigen sind die Südabhänge des Himalaya, die Länder Hinterindiens sowie die Inseln des indoaustralischen Archipels fast überall von üppigen tropischen Wäldern bedeckt.

Die Zahl der eigentümlichen Säugetiere ist geringer als in der äthiopischen Region. Nur vier Familien sind vollständig, einige andere annähernd auf die Region beschränkt. Von menschenähnlichen Affen hausen hier die Orang-Utans auf Borneo und Sumatra, die Gibbons (Hylobatiden) in Hinterindien und auf den großen Sundainseln. Charakteristische Affen sind Macacus und Semnopitheciden, die Halbaffen sind vertreten durch die Loris (Nycticebus, Stenops) aus der Familie der Lemuriden sowie durch die Gattung Tarsius als Repräsentant einer besonderen Familie. Ganz eigentümlich ist die Ordnung der Galeopitheciden, der Flattermakis. Von Insektenfressern tritt uns eine endemische Familie in den Spitzhörnchen (Tupajidae) entgegen, daneben finden sich Igel und Spitzmäuse. Sehr reich ist die Region an katzenartigen Raubtieren. Der Tiger ist eine Charakterform und fast über das ganze Gebiet verbreitet, der Löwe tritt nur noch in Indien auf. Reich ist die Region an Zibethkatzen, spärlicher sind die Hunde vertreten. Drei Arten von Bären sind eigentümlich (Ursus torquatus und malayanus, Melursus ursinus), eigenartige orientalische Raubtiere sind ferner der Katzenbär (Aelurus fulgens), der Stinkdachs (Mydaus), der Schweinedachs (Arctonyx) und andere. Eichhörnchen und Flughörnchen sind häufig, zahlreich sind ferner endemische Ratten- und Mäusearten. Unter den Huftieren treten einige eigentümliche Rinder auf (Bos gaurus, sondaicus, frontalis), mehrere Antilopen sind auf Indien beschränkt (Tetraceros quadricornis, Antilope cervicapra, Boselaphus tragocamelus), echte Ziegen und Schafe kommen dagegen nur an der Nordwestgrenze Indiens vor. Es finden sich zahlreiche eigentümliche Hirscharten hier, weiter die Muntjaks (Cervulus), die Zwergmoschustiere (Tragulus). Besondere Formen gegenüber den äthiopischen weisen ferner die Elefanten und Nashörner auf, eine besondere Form bilden die Tapire. Gemeinsam mit der äthiopischen Region besitzt das Gebiet dann endlich noch Vertreter der Schuppentiere in der Gattung Manis.

Von Vögeln wären unter den Singvögeln die Timaliiden mit zahlreichen Arten anzuführen, weiter die Weberfinken (Ploceiden), eigentümliche Stare in den Gattungen Eulabes und Calornis, eigentümliche Raben und Häher, es wären zu nennen von anderen Vogelgruppen Bartvögel (Megalaema) und Kuckucke, Bienenfresser und Königsfischer, Segler (Dendrochelidon) und Nachtschwalben (Batrachostomus), Nashornvögel und Spechte. Die Papageien gehören vorzugsweise den Edelpapageien (Palaeornis) an, von eigentümlichen Tauben treten besonders Fruchttauben (Carpophagiden) auf. Am auffallendsten ist wohl der Reichtum an charakteristischen Hühnervögeln. Hier ist die Heimat des Bankivahuhns (Gallus ferrugineus), der Stammform unserer Haushühner, in zahlreichen prächtig gefärbten Arten sind die Fasanen und Pfauen entwickelt (Euplocomus, Argus, Polyplectron, Pavo). Raub-, Wat- und Schwimmvögel dagegen zeigen nur wenige Besonderheiten.

Bei den Reptilien ist der große Reichtum an Schlangen hervorzuheben; von Eidechsen sind besonders die Varaniden, Scinciden, Geckotiden und Agamiden reich entwickelt; von Krokodilen ist Crocodilus weit verbreitet, für das Gangesgebiet charakteristisch das Schnabelkrokodil (Gavialidae).

Von Amphibien sind bemerkenswert die Anuren: Kröten aus der Familie der Engystomiden, Baumfrösche aus der Familie der Polypedatiden. Von Süßwasserfischen sind besonders zahlreich vertreten die Cypriniden, Siluriden und Cobitiden, weiter charakteristisch die Ophiocephaliden, die Labyrinthici, die Nandiden und die Mastacembeliden.

β) Unterregionen. Die vorderindische Subregion reicht vom Fuße des Himalaya über ganz Vorderindien bis etwa 15° s. Br., östlich bis jenseits des Ganges-Brahmaputra-Deltas. Für die Subregion charakteristisch ist neben einer typisch orientalischen Fauna der Besitz zahlreicher paläarktischer und äthiopischer Formen, wie Felis leo, Cynaelurus, Mellivora, Hyaena, Erinaceus, Hemitragus, Gazella, Pterocles, Francolinus, vieler paläarktischer Singvögel.

Mit dem südlichen gebirgigen Teil von Vorderindien bildet Ceylon eine zweite, durchaus selbständige Unterregion. Es prägt sich dies aus in dem Fehlen vieler vorderindischer Formen, in dem Besitz zahl-

reicher indoaustralischer Typen sowie mehrerer eigentümlicher Gattungen und zahlreicher eigentümlicher Arten. Von Halbaffen ist Loris auf das Gebiet beschränkt, eigentümlich sind mehrere Arten der Affengattung Presbytes, eigentümlich sind zahlreiche Vogelarten (Fliegenfänger, Hornvögel, Eulen, Hühner). Auch Eidechsen und Schlangen weisen viele besondere Gattungen auf, von letzteren besonders die Familie der Uropeltiden.

Der dritten, der hinterindischen Subregion ist im Norden noch Südchina und Formosa zuzurechnen, im Süden dagegen die Halbinsel Malakka von ihr auszuschließen. Sie ist die reichste aller Unterregionen, zeigt die orientalische Fauna in ihrer typischsten Entwickelung. Viele der fremdartigen Bestandteile Vorderindiens finden sich hier nicht mehr vor, es gehen nach Osten über die Bai von Bengalen nicht hinaus Erinaceus, Felis leo, Felis caracal, Hyaena, Canis aureus, Mellivora, Hemitragus, Antilopen, Equus. Der Subregion gehören auch mehrere Inseln an, so Hainan, das fast ganz festländischen Charakter trägt, weiter Formosa, das bereits viel selbständiger ist und 24% endemische Vogelarten, 37% endemische Säugetiere aufweist. Die Loslösung der letzteren Insel muß also bedeutend früher erfolgt sein. Andamanen und Nikobaren haben ihre nicht allzureiche Tierwelt wahrscheinlich durch Verschleppung vom Festland her erhalten.

Die Unterregion der Sundainseln umfaßt die Halbinsel Malakka sowie die Inseln Sumatra, Java, Borneo nebst deren kleineren Nachbarinseln. Enthält wiederum zahlreiche eigentümliche Formen, wie Orang-Utan, Hylobates siamanga, Tarsius, zahlreiche Nager, zahlreiche Vogelarten und so fort.

Die Philippinen scheiden zunächst negative Merkmale von den vorhergehenden Subregionen, es fehlen die Orang-Utans, die Semnopitheciden, die Lemuriden, Elefanten, Tapire, Nashörner, Schuppentiere, Krokodile. Daneben tritt aber eine eigenartige Säugetierfauna auf, die besonders in den Nagetieren sehr hoch entwickelt ist. Es finden sich in den Bergen von Luzon nicht weniger als sechs endemische Muridengattungen.

Die Verarmung der orientalischen Fauna, wie sie schon auf den Philippinen hervortritt, ist dann im Bereich der letzten Subregion, von Celebes, noch sehr viel stärker ausgeprägt. Die Einbeziehung in die orientalische Region wird gerechtfertigt durch das Auftreten von Cynopitheciden, Tarsiiden, Viverren, Muriden, Sciuriden, Boviden, Cerviden, Suiden. Eigentümlich sind ein Büffel (Anoa) und der Hirscheber (Babirussa). Daneben treten aber auch bereits australische Formen vereinzelt auf, so vor allem die Beuteltiergattung Phalanger, von Vögeln Cacatuiden, Trichoglossiden, Meliphagiden.

γ) Vorgeschichtliches. Ueber die frühere Vorgeschichte vergleiche man das später bei der Betrachtung der paläarktischen Region Angeführte. Die dort näher charakterisierte Siwalikfauna erhielt im Laufe der Pleistocänzeit eine sehr beträchtliche Einbuße durch das Abwandern zahlreicher Typen nach Afrika, wozu vielleicht die herannahende Eiszeit mit eine Ursache abgegeben haben mag. Immerhin blieb ein nicht unbeträchtlicher Bestandteil der Siwalikfauna als Grundstock der heutigen Tierwelt zurück; es sind dies die Formen, welche heute noch Vorderindien bewohnen, östlich von der Bai von Bengalen aber größtenteils fehlen. Mit ihnen gemischt sind ältere Typen, die zum Teil Verwandtschaft mit malayischen, zum Teil mit westafrikanischen Formen zeigen, also auf eine ältere, diesen tropischen Gebieten gemeinsame Fauna hinweisen.

Von besonderem tiergeographischen Interesse ist die Geschichte des indoaustralischen Archipels. Hier berühren sich ja unmittelbar orientalische und australische Faunen und die Lage der Grenzscheide beider Gebiete ist ein seit langem heftig umstrittenes Problem. Wallace zog diese Grenze in der nach ihm benannten Wallaceschen Linie, welche durch die Makassarstraße (zwischen Borneo und Celebes) und die Lombokstraße (zwischen den Inselchen Bali und Lombok) lief. Heute ist diese Auffassung wohl als endgültig widerlegt zu betrachten, die genauere Kenntnis des Aufbaues des Inselgebietes sowie seiner geologischen Vergangenheit läßt darüber keinen Zweifel mehr aufkommen. Ueber die Straße zwischen Bali und Lombok, die zudem von einer Untiefe erfüllt ist, setzt sich die Vulkankette Javas ununterbrochen bis jenseits von Flores fort, es stand ferner einst Celebes mit Java und den kleinen Sundainseln in landfester Verbindung. Die Grenze muß also weiter östlich liegen. Wenn man sie überhaupt fixieren will, so gibt der tektonische Aufbau des Inselgebiets wohl die sichersten Grundlagen dazu. Nach neueren Untersuchungen (Elbert, Sunda-Expedition, 1912) stellte sich der indoaustralische Archipel im Diluvium als ein von hohen Bergketten durchzogenes Festland dar, das dann durch Einbrüche und Senkungen, die negative Niveauverschiebungen um 2800 m zur Folge hatten, wieder zerstückelt wurde, bis dann eine erneute Hebung von etwa 1200 m die heutige Gestalt herbeiführte. Aber selbst eine weitere Hebung um 1000 m würde die Festländer von Asien und Australien nicht in Berührung bringen, es würde sie dann noch eine Meeresstraße, die durch die Molukken-, Buru-, Banda- und Timorsee verläuft, trennen. Hier liegt also die natür-



Fig. 6. Palaearktische Region. I Europäische Unterregion, II Zentralasiatische Unterregion, III Mandschurische Unterregion, IV Mittelländische Unterregion.

liche, auch von uns angenommene Grenze. Im übrigen liegt faunistisch hier ein typisches Uebergangsgebiet vor, das von den Verbreitungsgrenzen vieler Tiergruppen mannigfach durchkreuzt wird. Die drei großen Sundainseln liegen auf einer submarinen Bank von geringer Tiefe, sie standen mit dem Festland bis in geologisch junge Zeit hinein in Verbindung. Zuerst löste sich Borneo von Java, dann dieses von Sumatra und endlich letzteres vom Festlande los. Mit Java im besonderen müssen lange Zeit noch die kleinen Sundainseln in Verbindung gestanden haben, ihre Fauna ist im wesentlichen als eine verarmte indische zu bezeichnen. Bis nach Timor hin kommen von orientalischen Säugetieren vor ein Affe (Macacus cynomolgus), Spitzmäuse (Crocidura), ein Palmenroller (Paradoxurus), eine Zibethkatze (Viverra), Hystrix javanica, Cervus timoriensis, die kosmopolitischen Mäuse; wogegen die australischen Säugetiere nur durch ein Beuteltier (Phalanger orientalis) vertreten sind. Celebes stand nie mit Borneo in Verbindung, wohl aber mit den Philippinen, mit Flores und Java, wodurch seine Tierwelt im wesentlichen asiatischen Charakter erhielt. Andererseits gingen aber auch Verbindungsbrücken nach den Molukken hinüber und von hier bezog Celebes dann die australischen Elemente seiner Fauna. Noch weiter östlich gehören dann endlich Aru- und Kei-Inseln bereits völlig dem australischen Faunengebiet an. Im allgemeinen läßt sich also feststellen — und dies gilt nicht nur für Säuger und Vögel, sondern auch für Reptilien, Amphibien und Flußfische —, daß die indomalayische Tierwelt von Westen nach Osten an Artenzahl abnimmt, während austromalayische Formen in der gleichen Richtung zunehmen, ohne daß jedoch eine scharfe Grenze zwischen beiden Mischungskomponenten zu ziehen wäre.

3. Paläarktische Region (vgl. Fig. 6). α) Allgemeine Charakterisierung. Umfaßt das ganze Gebiet der gemäßigten Zone Eurasiens, erstreckt sich also von den Azoren und Kanaren im Westen bis nach Japan im Osten. Im Norden fällt die Grenze etwa mit der Baumgrenze zusammen, im Süden deckt sie sich zunächst mit der Nordgrenze der äthiopischen Region (vgl. C1α), umschließt dann von Arabien aus ganz Persien, Belutschistan und Afghanistan, zieht auf dem Kamm der Grenzgebirge zwischen jenen Staaten und Indien hin, verfolgt weiter den Kamm des Hindukusch und des Himalaya, durchschneidet die Bergketten, welche die Provinz Sse-tschuan umgeben, überschreitet den Jangtsekiang und erreicht endlich etwas südlich von dessen Mündung die Küste auf etwa 30° n. Br.

Der Landschaftscharakter dieses ungeheueren Gebietes ist ein außerordentlich wechselnder. Wir treffen hier die ausgedehntesten Tief- und Hochländer der Erde an, dazwischen erstrecken sich gewaltige Faltengebirge, deren wichtigstes System von den Pyrenäen über die Alpen, Kaukasus, Himalaya bis nach Ostsibirien reicht. Weite Landstrecken sind unter dem Einfluß des Menschen zu Kulturland geworden, im übrigen herrschen im Westen und Norden Waldgebiete vor, im Osten Steppen, die in Zentralasien sowie im südlichen Westasien vielfach zur reinen Wüste werden.

Von Säugetieren wären zunächst einige wenige Affen (Arten von Macacus und Semnopithecus) zu nennen, die als ein durchaus fremdartiger Bestandteil auf den südlichen Grenzgebieten (Gibraltar, Nordafrika, Japan) in die Region eingedrungen sind. Von Insektenfressern sind die Maulwürfe (Talpiden) fast ganz auf die Region beschränkt, eigentümlich sind ferner die Wasserspitzmäuse (Crossopus), sowie vor allem die Desmane (Myogale), Insektenfresser mit langer, rüsselförmiger Schnauze. Wenige Besonderheiten weisen die Raubtiere auf. In der mittelländischen Unterregion kommen noch Hyaena, Genetta, Herpestes vor; sehr charakteristisch sind die Dachse der Gattung Meles, die von England bis Japan verbreitet sind. Zahlreich sind dagegen die eigentümlichen Nagetiere. Von der Familie der Schlafmäuse sind Myoxus und Muscardinus auf Europa beschränkt, eigentümlich sind zahlreiche Mäusegattungen, so vor allem die Hamster (Cricetus), charakteristische andere Nager sind Blindmaus (Spalax typhlus), die echten Springmäuse (Dipus, Alactaga) und andere. Zahlreich sind ferner in der Region die Huftiere vertreten. Ziegen (Capra) und Schafe (Ovis) erreichen auf den asiatischen Hochländern den Höhepunkt ihrer Entwickelung, besondere Hochgebirgsformen sind die Gemsen (Rupicapra), von Antilopen begegnen wir Saiga, Pantholops, Addax, vielen Gazellenarten, von Cerviden Edel- und Damhirschen, Capreolus, Elaphodus, Hydropotes, Moschus.

Von Vögeln haben wir zu nennen eigentümliche Gattungen unter den Sylviiden (Locustella, Sylvia, Erithacus), unter den Meisen, den Krähen (Pica), den Finken und Ammern (Acanthis, Pyrrhula, Emberiza) unter den Pterocliden oder Flughühnern (Syrrhaptes), unter den Fasanen, Hasel- und Rebhühnern, unter den Trappen (Otis) und so fort. Wogegen die tropische Vogelwelt nun ganz geschwunden ist.

Zahlreich sind ferner die eigentümlichen Formen von Schlangen, Eidechsen, Urodelen (Proteus, Salamandra), Anuren (Bombinator, Pelobates, Alytes, Discoglossus), Süßwasser-

fischen (Acipenseriden, Salmoniden, Esociden, Cypriniden).

β) Unterregionen. Die europäische Unterregion reicht von der Baumgrenze im Norden bis zu einer Linie im Süden, die über Pyrenäen, Alpen, Balkan, die Nordküste des Schwarzen Meeres und Kaukasus verläuft, während ihre Ostgrenze etwa in den Niederungen des Ob-Gebietes gelegen sein mag. Das Gebiet steht größtenteils unter dem Einfluß des Meeres, es fehlen also allzugroße Extreme von Hitze und Kälte. Ebenen und Hügelland herrschen vor, im Norden überwiegen Nadelwälder, im Süden Laubwälder, die wohl früher zum größten Teil das gemäßigte Europa bedeckten, jetzt aber durch Kulturland stark zurückgedrängt sind. Hier leben zahlreiche der typischsten Vertreter der Region: Elentier, Edelhirsch, Reh, Auerochs, Gemse, Dachs, Bär, Wolf, Fuchs, Hase usw., weiter von Vögeln Drosseln, Meisen, Ammer, Sperlinge, Elster, Kreuzschnabel usw.

Die zentralasiatische Unterregion umfaßt die Gebiete, die westlich an die europäische Unterregion angrenzen, also die sibirischen Tiefländer, die Mongolei und das Hochland von Tibet. Die Südgrenze wird von der Hauptkette des Himalaya, die Nordgrenze durch die Baumgrenze, die Ostgrenze durch die mandschurische Subregion gebildet. Im Norden liegt ein breiter Waldgürtel, das Zentrum wird eingenommen von Steppen, Wüsten und Hochländern. Das Klima ist kontinental und zeigt sehr große Temperaturgegensätze. Charakteristische Tierformen sind Springmäuse (Alactaga), Saigaantilope, Gazella gutturosa, Ziesel (Spermophilus), Murmeltiere, Pfeifhasen, besondere Hirsche, Rehe, Ziegen, Schafe. Die Vogelwelt trägt überwiegend europäischen Charakter, Reptilien und Amphibien sind nur schwach vertreten. Einen Sonderbezirk stellt das Hochland von Tibet dar, das man zuweilen direkt als selbständige Subregion abgetrennt hat. Es stellt ein Gebiet von über 4000 m Durchschnittshöhe dar, weist eigene Arten von Canis, Mustela, Meles, Arctomys, Lagomys, Lepus, Ovis, Gazella, Bos (grunniens) auf, eigene Gattungen in dem Insektenfresser Nectogale, in dem Bären Aeluropus, in dem Nager Eupetaurus, in den Huftieren Pantholops, Budorcas. Von Vögeln haben sich hier besonders die Saxaulhäher (Podoces) stark entwickelt. Das ganze Gebiet ragt gewissermaßen wie eine isolierte Insel aus seiner Umgebung empor.

Den östlichsten Bezirk bildet die mandschurische Unterregion, bestehend aus Mandschurei, Korea, Japan, Nordchina; ihre Nordgrenze liegt also am Amur, die Südgrenze auf etwa 30° n. Br. Die Mandschurei ist gebirgig und großenteils bewaldet, Nordchina stellt eine weite Kulturebene dar, Japan ist wieder gebirgig und von üppigem Pflanzenwuchs bedeckt. Wenn wir von der mittelländischen Region absehen, ist die Unterregion durch das Auftreten von Affen (Macacus und Semnopithecus) gegenüber dem ganzen übrigen Gebiet ausgezeichnet. Die charakteristischsten Säugetiere sind wohl die Hirsche (Cervus sica, mantchuricus, hortulorum, mandarianus, Hydropotes, Elaphodus). Von Vögeln sind hier ganz besonders reich die Fasane entfaltet. Nach Süden macht sich eine Beimischung von orientalischen Typen mehr und mehr bemerkbar.

Die mittelländische Unterregion endlich umfaßt außer den nördlich von der äthiopischen Region gelegenen Teilen Afrikas und Arabiens ganz Spanien, Italien, die Balkanländer, Kleinasien, Syrien, Persien, Belutschistan und Afghanistan, dazu noch die atlantischen Inselgruppen der Kanaren, Kapverden und Azoren. Ein reich gegliedertes, fast ganz aus Bergen und Hochländern bestehendes Gebiet, das vielfach wüstenartigen Charakter annimmt. Das Klima ist mild und gemäßigt. Die Säugetiere zeigen nördlich vom Mittelmeer mehr paläarktischen Charakter, in Nordafrika und Syrien mischen sich dem äthiopische und im Osten gar orientalische Typen bei. Wir finden so mit rein paläarktischen Formen wie Ursus, Meles, Putorius, Sus, Cervus, Dama, Capra, Alactaga, gemischt orientalische Typen wie Macacus inuus und gestreifte Hyäne, äthiopische wie Rohrrüßler (Macroscelides), Herpestes, Genetta, Hystrix, Procavia, einige Antilopen. Auf die Subregion beschränkt sind Blindmaus (Spalax typhlus), Addaxantilope, einige Gazellen, Mähnenschaf (Ovis tragelaphus), Mufflon (Ovis musimon), Steinbock, Damhirsche.

Unter den Vögeln treten neben zahlreichen allgemein paläarktischen Formen ebenfalls eigentümliche Gattungen auf, so Pastor unter den Staren, Halcyon und Ceryle unter den Eisvögeln, Fasan und Caccabis unter den Hühnern. Daneben fehlen selbstverständlich auch hier nicht orientalische und äthiopische Ueberläufer. Für Reptilien sind die klimatischen Bedingungen hier günstiger als in irgendeiner anderen Subregion. Als einige wichtige Charaktertypen seien genannt: Psammodromus, Hyalosaurus, Psammosaurus, Scincus, Seps, Agama, Trogonophis (eine Amphisbaene), Rhinechis (eine Viper).

γ) Vorgeschichtliches. Im Miocän beginnen allmählich noch heute lebende Typen aufzutreten, wie es sich in dem Erscheinen von menschenähnlichen Affen, Zibethkatzen, Hunden, echten Eichhörnchen, Stachelschweinen, Suiden, Boviden,

Rüsseltieren ausprägt, wogegen altertümliche Formen wie Creodonten, primitive Nager verschwinden. Die ganze Fauna war einheitlich über Eurasien und noch weiter verbreitet. Im Pliocän erfährt sie eine weitere Differenzierung im einzelnen. Im europäischen und westasiatischen Gebiet kennen wir sie hauptsächlich aus den Ablagerungen von Pikermi und Samos, sie besteht aus einigen Affen, Säbeltigern (Machairodus), echten Katzen der Gattung Felis, Hyänen, Musteliden, Stachelschweinen, echten Schweinen der Gattung Sus, Giraffen, Antilopen, dreizehigen Pferden (Hipparion), Nashörnern, Mastodon, Dinotherium, Orycteropus. Weiter im Osten ist eine ganz ähnlich zusammengesetzte Fauna aus den Siwalikschichten Indiens bekannt, sie dehnte sich von Belutschistan bis nach Java, China und Japan aus. Unterscheidende Merkmale gegenüber der westlichen Fauna sind gegeben in dem Auftreten zahlreicher Affen, unter denen die heute lebenden Menschenaffen bereits vorhanden waren, echter Canis- und Ursus-Arten, der Flußpferde (Hippopotamus), der Kamele (die aus Nordamerika stammten), zahlreicher jetzt äthiopischer Antilopengattungen, der stegodonten Elefanten. Im übrigen ist aber die Siwalikfauna der von Pikermi so nahe verwandt, daß die Annahme einer im unteren Pliocän über Europa, Nordafrika, Kleinasien, Süd- und Ostasien verbreiteten einheitlichen Fauna durchaus berechtigt erscheinen muß. Erst im oberen Pliocän beginnt eine Scheidung in Regionen sich bemerkbar zu machen. Die wenigsten Veränderungen erlitt wohl die orientalische Region, sehr beträchtlich waren die faunistischen Verschiebungen dagegen in der äthiopischen Region (vgl. oben 1c 1γ), bedeutend auch die innerhalb der paläarktischen Region. Zunächst zwar begegnen wir hier noch exotischen Typen wie Nilpferden, Nashörnern, Elefanten, Hyänen, Löwe, Tiger, Makaken, aber mit diesen gemischt finden sich eigenartigerweise Formen, die auf ein arktisches Klima schließen lassen (wie Vielfraß, Renntier, Moschusochse, Polarfuchs), oder die einem Steppengebiet angehören (wie Wühlmäuse, Springmäuse, Pfeifhasen, Saigaantilope). Während der eigentlichen Eiszeiten wanderten alle südlicheren Typen aus oder gingen zugrunde, arktische und Steppenformen gewannen die Oberhand, sich weithin in den Tiefländern von Südwesteuropa ausbreitend. Auch die spätere pleistocäne Fauna scheint übrigens nicht nur über Europa, sondern auch über ganz Nord- und Mittelasien ausgedehnt gewesen zu sein, wie die Ueberreste von Mammuts, Nashörnern und Tigern in Sibirien beweisen. Nach den Eiszeiten und mit dem Eintritt des heute herrschenden Klimas machte sich dann die heutige Waldfauna in Europa breit, während gleichzeitig in Asien sich die rezente Steppen- und Gebirgsfauna fixierte.

Im besonderen sei noch etwas eingehender die Entwickelung der europäischen Fauna behandelt. Von drei Seiten aus strömten von der Peripherie nach den zentralen Teilen je nach den klimatischen Verhältnissen neue Elemente hinzu. Einmal wanderten über eine Landbrücke, die von England über Skandinavien, Spitzbergen, Grönland nach Nordamerika ging, nordische Formen ein, darunter Schneehase, Hermelin, Rentier, Schneehühner, Nebelkrähe, Brachvögel, Lachse, Stichlinge und viele wirbellose Tiere. Eine zweite Gruppe von Lebewesen stammt aus dem Südwesten, Süden und Südosten, so die Haselmaus, der Igel, Wasserstar, Gimpel, Häher, viele Nackt- und Gehäuseschnecken. Diese südnordwärts gerichtete Wanderung ist jetzt noch nicht zum Abschluß gekommen. Der Haussperling nahm auf dieser Straße seinen Weg zugleich mit dem sich ausdehnenden Getreidebau und dringt jetzt noch weiter nach Norden vor; die Haubenlerche folgte ihr unter Ablegung des ursprünglichen Wüstenvogelcharakters; Bienenfresser (Merops apiaster) und Girlitz (Serinus hortulanus) sind in gleicher Wanderrichtung bis jetzt erst in vereinzelten Vorstößen bis nach Mitteldeutschland gelangt, ähnliches gilt von einer kleinen Fledermaus (Miniopterus schreibersii) und von der Würfelnatter. Eine dritte Gruppe endlich kam von Osten. Sie drang zum erstenmal vor, als nach der ersten Eiszeit Europa Steppencharakter annahm und so günstige Bedingungen für Pferde, Antilopen, Pfeifhasen, Springmäuse, Murmeltiere, Ziesel bot, und erreichte schon damals das Garonnetal und Südengland. Mit Eintritt der zweiten Eiszeit gewannen wieder arktische Formen die Oberhand, mit ihnen mischten sich die Steppentiere, deren fossile Reste man so gelegentlich unmittelbar nebeneinander trifft. Als dann nach dem Aufhören der Eiszeiten das Land sich mit Wäldern bedeckte, mußten die Steppentiere bis auf wenige Formen (Hamster, Trappe) nach Norden und Osten zurückweichen. Und erst neuerdings läßt sich wieder ein Vorrücken östlicher Formen nachweisen, da das Land unter dem Einfluß des Getreidebaues und der Gartenkultur sich wieder mehr dem Steppencharakter nähert. Es handelt sich besonders um einige Steppennager und Steppenvögel, es sei nur erinnert an die Vorstöße des Steppenhuhnes (Syrrhaptes paradoxus).

4. Nearktische Region (vgl. Fig. 7). α) Allgemeine Charakterisierung. Die Region umfaßt das gesamte gemäßigte Nordamerika. Im Norden fällt die Grenze wiederum zusammen mit der Baumgrenze, im



Fig. 7. Nearktische Region. I Kanadische Unterregion, II Uebergangszone, III Sonorische Unterregion.

Süden liegt sie in Mexiko, insofern sie das Hochland von Mexiko noch mit umschließt, die zum Meere abfallenden Rändern dagegen der neotropischen Region zuweist. Der Landschaftscharakter ist ein sehr wechselnder. Im Osten ist das Land wellenförmig oder gebirgig, von Wald und Kulturpflanzungen bedeckt, nach Westen geht es allmählich in die weiten Grassteppen der Prärien über und schließlich in die Bergketten und Hochländer des Felsengebirges, die weithin direkten Wüstencharakter tragen. Im Norden haben wir starke Temperaturgegensätze mit sehr kalten Wintern, im Süden herrscht subtropisches Klima.

Unter den Säugetieren finden sich viele mit der paläarktischen Region gemeinsame, worauf wir bald noch ausführlicher zu sprechen kommen. Besondere endemische Formen weisen die Wasserspitzmäuse und die Maulwürfe (Condylura) auf; der alten Welt fehlende Raubtiere sind Stinktier (Mephitis), Waschbär (Bassariscus), Nasenbär (Nasua), ein Dachs (Taxidea). Von Nagetieren ist die Familie der Bergbiber (Haplodontidae) ganz der Region eigentümlich, dazu treten zahlreiche eigentümliche Gattungen, wie Cynomys, der Präriehund, unter den Eichhörnchen, wie Neotoma, Fiber unter den Muriden, wie Erethizon unter den Stachelschweinen. Als eigenartige Huftiere sind vor allem zu nennen Hirsche der Gattung Cariacus, die Gabelgemse Antilocapra, die Bergziege Haploceros.

Von Vögeln sind es eigentlich nur Gattungen, welche der Region eigentümlich sind, erwähnt seien die Wandertaube (Ectopistes), ein Haselhuhn (Cupidonia), der Truthahn (Meleagris), Ortyx, viele Sperlingsvögel. Das gleiche gilt für die Reptilien,

wogegen die Amphibien zahlreiche selbständige Typen entwickelt haben, wie Siren, Menobranchus, Amphiuma. Auch die Süßwasserfische zeigen viel Besonderheiten, an Stelle der altweltlichen Knorpelganoiden treten Knochenganoiden auf (Amia, Lepidosteus), statt der echten Karpfen die Unterfamilie der Catostominen. Eigenartig sind blinde Höhlenfische (Amblyopsis).

β) Unterregionen. Es sind deren im ganzen drei zu unterscheiden. Die kanadische Unterregion schließt im Süden unmittelbar an die arktische Region an und umfaßt im wesentlichen Kanada. Sie erstreckt sich quer durch den ganzen Kontinent und reicht im Osten von der Hudsonbai bis zum Michigansee, im Westen von Alaska bis etwa 45⁰ n. Br. Das Gebiet ist zum weitaus größten Teil von Wald, besonders Nadelwald, bedeckt, dazu von wasserreichen Seen und Strömen durchzogen. Hier treten nördliche Typen auf wie Vielfraß (Gulo), Lemminge, Rentier, Elche, daneben zahlreiche mit der paläarktischen Region gemeinsame Formen von Säugetieren und Vögeln.

Zwischen die kanadische Subregion und die gleich zu betrachtende sonorische Subregion schiebt sich eine Uebergangszone ein, in der eine Faunenmischung festzustellen ist. Hier erreichen viele kanadische Gattungen und Arten die Südgrenze ihrer Verbreitung, viele sonorische Formen ihre Nordgrenze. Nur ganz wenige Tiere, wie beispielsweise einige Nager, sind der Zone eigentümlich.

Scharf ausgeprägte Besonderheiten zeigt dagegen wieder die dritte, die sonorische Unterregion, ja in so hohem Maße, daß man sie jetzt häufig zum Rang einer besonderen Region erhebt. Sie erstreckt sich ebenfalls quer durch den ganzen Kontinent vom atlantischen bis zum stillen Ozean. Ihre Nordgrenze mag annähernd auf etwa 40⁰ n. Br. liegen, im Süden schließt sie noch Niederkalifornien, das Hochland von Mexiko und Florida in sich ein. Die Besonderheiten der nearktischen Region gegenüber der paläarktischen treten hier am schärfsten hervor, gekennzeichnet durch den hohen Prozentsatz an südlichen, ursprünglich neotropischen Formen. Wir begegnen hier eigenartigen Insektenfressern, eigenartigen Nagern wie Neotoma, Neofiber, Geomys, Romerolagus, Dipodomys und anderen, Hirschen der Gattung Cariacus, Pekaris (Dicotyles), Waschbären, Nasenbären, Stinktieren, Gürteltieren (Tatusia), Opossums (Didelphys).

γ) Beziehungen zwischen paläarktischer und nearktischer Region. Diese oben bereits angedeuteten Beziehungen werden vielfach für so bedeutend gehalten, daß man beide Regionen in eine einzige, die holarktische Region, zusammenfaßt, wobei man dann die sonorische Subregion bald mit einrechnet, bald als selbständige Region daneben bestehen läßt. Als gemeinsame Züge wären zunächst negative hervorzuheben, wie das Fehlen von Affen und Hyänen (von den Ausnahmen in den südlichen paläarktischen Gebieten abgesehen), das Fehlen der fruchtfressenden Fledermäuse (Pteropodiden), der Elefanten, Nashörner, Flußpferde. Gemeinsame Charaktertypen sind dagegen Maulwürfe und echte Spitzmäuse, zahlreiche Raubtiere wie die auf das holarktische Gebiet beschränkten Luchse, wie Bären, Vielfraß, Wölfe, Füchse, Marder, Wiesel, Seeotter (Latax), zahlreiche Nager wie die Backenhörnchen (Tamias), die Biber (Castoriden), die Wühlmäuse (Arvicola), die Lemminge (Myodes), die Pfeifhasen (Lagomys), zahlreiche Huftiere wie Bisons, typische Hirsche der Gattung Cervus, Schafe, Elentiere (Alces). — Weitgehende Uebereinstimmungen finden sich auch in anderen Tiergruppen, so beispielsweise unter den Käfern und Schmetterlingen. Die nahen biologischen Beziehungen zwischen beiden Kontinenten prägen sich ferner in der großen Zahl von identischen oder nahe verwandten Arten zu beiden Seiten des nördlichen Stillen Ozeans aus. Das Ovis canadensis des Felsengebirges ist von dem Ovis nivicola Kamtschatkas kaum zu unterscheiden. Die Seeotter bewohnt beide Küstengebiete. Die Maulwurfsgattung Urotrichus kommt mit je einer Species in Japan und im westlichen Nordamerika vor, das gleiche gilt von der Eidechse Eumeces, von dem Tagfalter Midea, ähnliches von einer Nacktschnecke (Philomycus). Von den beiden Arten von Riesensalamandern (Cryptobranchus) lebt die eine in Japan, die andere in den Oststaaten Nordamerikas.

δ) Vorgeschichtliches. Die eben auseinander gesetzten Beziehungen deuten unmittelbar auf ehemalige Landverbindungen zwischen Eurasien und Nordamerika hin. Und solche bestanden von Nordamerika aus sowohl über Grönland mit Europa wie über die Beringsstraße mit Asien. Namentlich die letztere Brücke ist von großer Bedeutung gewesen. Sie existierte wohl in pliocäner und auch noch in pleistocäner Zeit, wo hier ein viel milderes Klima herrschte. Es gelangten auf diesem Wege von ihrem Entwickelungszentrum Asien nach Nordamerika die Procyoniden, Ursiden, Musteliden, die Maulwürfe, Hasen, Antilopen, Schafe, Hirsche, Tapire; weiter nahmen in der gleichen Richtung ihren Weg von Vögeln die echten Raben, Elstern, Tannenhäher, Wasserschmätzer, Würger, Eisvögel (Ceryle) usw.; in der gleichen Richtung wanderten die Riesensalamander. Und umgekehrt gab Amerika

auf diesem Wege an Asien ab die Kamele und Pferde.

Für die südlichen Gebiete im Bereiche der sonorischen Unterregion waren von entsprechender Bedeutung die bereits besprochenen Landverbindungen mit Südamerika, sie führten neotropische Typen dem Norden, holarktische Typen dem Süden zu.

1d) Die Polargebiete. 1. Arktis. Das arktische Gebiet stellt zweifellos nur einen besonders entwickelten Teil der Holarktis (paläarktischen und nearktischen Region) dar, aber diese Besonderheiten sind so eigenartig, daß sie dem Gebiet einen nicht geringen Grad von Selbständigkeit verleihen. Im großen und ganzen lassen sich die Südgrenzen mit der Baumgrenze (vgl. Fig. 6 und 7) identifizieren, wenn auch die Verbreitungsbezirke der charakteristischsten Tierformen bald in einigem Abstand nördlich von derselben liegen, bald sie nach Süden überschreiten. Es umfaßt also das Gebiet zunächst die Nordränder Europas, Asiens und Nordamerikas, weiter Grönland, den nordamerikanischen Archipel, Island, Spitzbergen und die der sibirischen Nordküste vorgelagerten Inseln.

Das Klima ist ausgezeichnet durch eine niedere mittlere Jahrestemperatur, durch sehr kalte lange Winter, kurze und kühle Sommer. Pflanzenleben gedeiht nur während weniger Monate. Baumwuchs fehlt völlig, auch Zwerg- und Halbsträucher treten mehr und mehr zurück und es herrscht Mattenbildung vor, bestehend aus Gräsern, Stauden, Moosen und Flechten. Im nördlichen Sibirien zeigen sich diese Matten in der besonderen Form der Tundren entwickelt, ihnen entsprechen im nördlichen Amerika die Barren grounds.

Die Fauna zeichnet sich durch ihre große Armut aus, wobei aber ihre einzelnen Vertreter sehr weit, meist zirkumpolar verbreitet ist. Die typischen Landsäuger sind Rentier (Rangifer tarandus), Moschusochs (Ovibos moschatus), der allein nicht zirkumpolar verbreitet, sondern auf Grönland und die nordamerikanischen Gebiete beschränkt ist, Lepus variabilis, der freilich weit über die Südgrenze hinausreicht, Lemming (Myodes), Eisbär (Ursus maritimus) und Eisfuchs (Canis lagopus). Dazu kommen als Ueberläufer aus dem Süden Vielfraß (Gulo borealis), Hermelin und Wolf. Von den wenigen Landvögeln wären zu erwähnen der Schneeammer (Plectrophanes nivalis), das Schneehuhn (Lagopus rupestris), die Schneeeule (Nyctea nivea). Reptilien und Amphibien fehlen ganz. Dagegen finden Insekten hier noch ihre Existenzbedingungen, so besonders Schmetterlinge, Käfer, Hummeln und Fliegen.

Nicht weniger charakteristisch sind die marinen Säugetiere und Vögel. Von Walen sind auf die Arktis beschränkt der Grönlandwal (Balaena mysticetus), der Weißwal (Beluga leucas) und der Narwal (Monodon monoceros), von Robben vor allem das Walroß (Trichechus rosmarus), weiter Cystophora cristata, Phoca barbata und groenlandica. Und selbst unter den arktischen Seevögeln finden sich mancherlei endemische Formen, so die Rosenmöve (Rhodostethia rosea), die Schwalbenschwanzmöve (Xema sabinii), die Elfenbeinmöve (Gavia alba), der um die Mitte des vorigen Jahrhunderts ausgestorbene Riesenalk (Alca impennis), der Papageitaucher (Mormon arcticus), der Eissturmvogel (Fulmarus glacialis) usw.

2. Antarktis. Stellt ein sehr viel selbständigeres Tiergebiet dar als die Arktis. Sein Zentrum bildet das über den Südpol gelagerte Festland, ein fast ganz unter Schnee- und Gletschermassen begrabenes Hochland von 3000 m Höhe. Weiter gehören dazu die subantarktischen Inselgruppen, die alle unbewohnbar innerhalb der Grenze des Treibeises gelegen sind, also vor allem Süd-Shetlandinseln, Süd-Orkneyinseln, Südgeorgien, Crozetinseln, Kerguelen. Das Klima des Festlandes ist noch unwirtlicher als im Norden, die Winter länger und härter bei sehr kurzem Sommer, während dessen Dauer Amundsen die Temperatur nicht 0° erreichen sah. Auf den subantarktischen Inseln liegen die klimatischen Verhältnisse etwas günstiger, doch zeigen die Sommer auch da auffallend niedere Mitteltemperaturen. Dazu ist das ganze Gebiet stark von überaus heftigen Stürmen heimgesucht.

Eine Vegetation ist auf dem eigentlichen Festland kaum vorhanden, nur an den vom Eise freien Rändern findet sich hie und da eine Flechte vor. Reicher ist die Flora auf den Inseln. Baumartige Holzgewächse fehlen zwar völlig, aber neben Flechten, Moosen und Farnen treten wenigstens einige Phanerogamen in Form von Gräsern und Ranunculaceen auf.

Landsäugetiere fehlen gänzlich, dagegen ist das Meer reich an Robben. Die Subantarktis ist die Heimat des Seeelefanten (Macrorhinus leoninus), zirkumpolar in der ganzen Antarktis verbreitet sind Stenorhynchus (Seeleopard), Lobodon, Ommatophora und Leptonychotes weddelli. Von Landvögeln ist nur zu nennen ein Pieper (Anthus antarkticus) von Südgeorgien sowie ein Watvogel, der Scheidenschnabel (Chionis) von Kerguelen, Südgeorgien und Süd-Shetlandinseln. Sehr artenreich sind die Sturmvögel, zahlreich die Albatrosse und Möven, am charakteristischsten aber die Pinguine, deren Entwickelungszentrum durchaus hier in der Antarktis gelegen ist, wenn auch kalte Strömungen sie an den Westküsten der Südkontinente weit über das Gebiet des Treib-

eises hinaus nach Norden geführt haben. Aptenodytes, Pygoscelis, Eudyptes stellen wohl die wichtigsten Vertreter. — Sehr ärmlich ist naturgemäß auch die niedere landbewohnende Tierwelt entwickelt, erwähnenswert sind die Käfer und Fliegen der Kerguelen-Gruppe mit ihren hochgradigen Anpassungen (Fluglosigkeit) an die besonderen ozeanischen Verhältnisse der Antarktis.

1e) Zusammenfassende Uebersicht der Ausbreitungsgebiete. Mannigfach waren die über jetzige Meeresteile hinwegziehenden Landverbindungen, die wir zur Erklärung der heutigen Verbreitung der Tierwelt konstruieren mußten. Ueber sie hinüber Grönland, Island und Spitzbergen. Gewissermaßen eine Fortsetzung desselben bildet das Lusitanische Ausbreitungsgebiet (II), welches von England nach den Küsten Frankreichs und Portugals sich hinzieht. Von großer Wichtigkeit, insbesondere für die Ausbreitung der spättertiären Tierwelt, ist das Mittelländische Ausbreitungsgebiet (III) und daran anschließend das Sarmatische Ausbreitungsgebiet (IV), der Weg asiatischer Steppentiere nach und von Europa.

Ein Iranisches Ausbreitungsgebiet (V) vermittelt zwischen Persien und Indien, in ihm verwischen sich die Grenzen zwischen paläarktischer und orientalischer

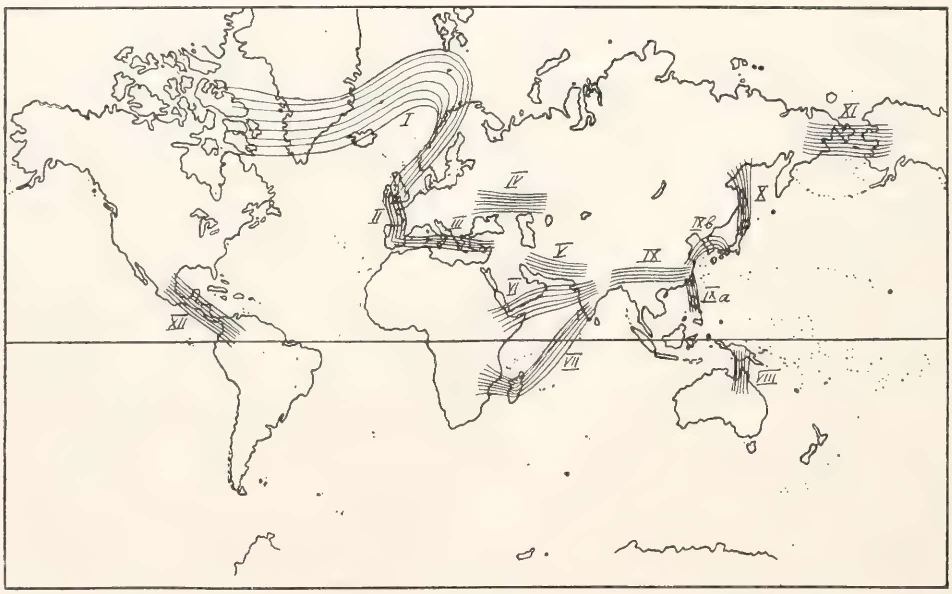


Fig. 8. Uebersicht der Ausbreitungsgebiete der Erde. I Grönländisches, II Lusitanisches, III Mittelländisches, IV Sarmatisches, V Iranisches, VI Arabisches, VII Indo-afrikanisches, VIII Papuanisches, IX Hinterindisches, IXa Philippinisches, IXb Südjapanisches, X Sibirisches, XI Beringstraßen-, XII Mittelamerikanisches Ausbreitungsgebiet. Nach A. Jacobi, 1900.

weg vollzog sich der Austausch der Faunen und Floren, bald in langsamem Verschieben, bald in Form gewaltiger Wanderungen. Weiter sind innerhalb der heutigen Kontinente durch deren Oberflächenrelief besondere Straßen leichteren Verkehrs geschaffen, auf welchen die Ausbreitungsmöglichkeiten keinen oder nur geringen Widerstand fanden, auf welchen also vorzugsweise die Faunenverschiebungen sich vollzogen. Alle diese Gebiete hat man als Ausbreitungs- oder Uebergangsgebiete (Jacobi 1900) bezeichnet (vgl. Fig. 8). Mit dem Norden beginnend hätten wir zunächst als Grönländisches Ausbreitungsgebiet (I) die Landbrücke zwischen alter und neuer Welt Region. Das angrenzende Arabische Uebergangsgebiet (VI) bot der Siwalikfauna den Weg nach der äthiopischen Region. Unsicherer in seinen Umrissen und geologisch weiter zurückliegend ist das Indo-afrikanische Uebergangsgebiet (VII), welches vom südlichen Vorderindien über eine Kette von Inseln nach Madagaskar und von da zum afrikanischen Festland führte. Ganz im Osten vermittelte das Papuanische Uebergangsgebiet (VIII) zwischen Neu-Guinea und Nordaustralien. Von Hinterindien dehnte sich ein Hinterindisches Ausbreitungsgebiet (IX) bis Südchina aus und spaltete sich an der Küste in zwei Aeste. Ein südliches, philippini-

sches (IXa) bezeichnet den Weg der eigenartigen Hochgebirgsfauna der Philippinen, ein nördliches südjapanisches (IXb), zog über Nordchina und Korea nach Südjapan. Und daran schloß sich dann nach Norden das Sibirische Ausbreitungsgebiet (X) an, dem Japan den nordischen Bestandteil seiner Fauna verdankt.

schließlich noch das Mittelamerikanische (XII) zu nennen, das die Beziehungen zwischen Nord- und Südamerika herstellte. Als in sehr viel höherem Maße hypothetische Ausbreitungsgebiete müssen dagegen die großen Landbrücken gelten, die Südamerika mit Afrika nach der einen, mit Australien nach der anderen Seite hin verbanden.



Fig. 9. Ausdehnung des hypothetischen ehemaligen antarktischen Kontinents. Nach Forbes (Suppl. Pap. Royal Geogr. Soc. London 1893).

Von größter allgemeiner Bedeutung ist dann wieder das Beringstraßen-Ausbreitungsgebiet (XI), das von der Tschuktschenhalbinsel und von Kamtschatka nach Alaska hinüberzog, auf ihm fand in erster Linie der Austausch zwischen den Faunen der Alten und Neuen Welt statt. Als sicher zu ermittelndes Ausbreitungsgebiet wäre

Von ihnen ist oben bereits gesprochen worden, hier soll uns etwas näher noch das Antarktische Ausbreitungsgebiet im besonderen beschäftigen (vgl. Fig. 9). Schon ziemlich alt ist die Theorie eines antarktischen Schöpfungszentrums, eines jetzt von Schnee und Gletschern bedeckten Festlandes am Südpol, auf welchem einst unter günstigeren

klimatischen Bedingungen eine reiche Tier- und Pflanzenwelt sich entwickelte und radiär nach den drei Südkontinenten ausstrahlte, so daß diese heute völlig voneinander isolierten Erdteile dergestalt mit der gleichen Organismenwelt bevölkert wurden. Antarktika wurde angesehen als das nachjurassische Entwickelungszentrum der Beuteltiere, als die Heimat der australischen und südamerikanischen Vertreter dieser Säugetiergruppe. Man nahm dieses Gebiet als die Urheimat der fluglosen Vögel in Anspruch, die fossil auf den Chataminseln, auf Neuseeland und Madagaskar sich finden, die in Neuseeland als die Kiwis, in Australien als Kasuare und Emus, in Afrika als Strauße, in Südamerika als Nandus weiter leben. Ganz zweifellos bildet der Kontinent ein Entwickelungszentrum für die Pinguine und die Scheidenvögel (Chionidae). Von weiteren Verbreitungstatsachen, die für die ehemalige Existenz dieses Ausbreitungsgebietes sprechen, seien noch folgende angeführt. Unter den Fröschen hat die Gattung Liopelma von Neuseeland ihre nächsten Verwandten in Peru, unter den Fischen finden sich die Gattungen Galaxias und Prototroctes auf der einen Seite in Australien und Neuseeland, auf der anderen in Südamerika. Peripatus ist über Neuseeland und Australien, über Südafrika und über Süd- und Mittelamerika verbreitet. Zahlreiche Insekten und Spinnen kommen nur in der australischen Region sowie in Südamerika vor, verwandt sind die Regenwürmer Neuseelands und Patagoniens in den beiden Regionen gemeinsamen Acanthodriliden, die zudem auch auf den dazwischen gelegenen Kergueleninseln anzutreffen sind, verwandt sind die Cyclostomen Australiens und Südamerikas. Wie dieses hypothetische Festland etwa ausgesehen haben mag, das veranschauliche in seiner ausgiebigsten Rekonstruktion die nebenstehende Karte der Figur 9. Es bildete zunächst Neuseeland mit seinen umliegenden Inseln ein zusammenhängendes Gebiet (Antipodea), das nordwärts bis Kaledonien und bis zu den Fidschiinseln reichte, nach Süden direkt in Antarktika überging. Ein zweiter nördlicher Ausläufer zog nach Ostaustralien hinüber, ein dritter erstreckte sich bis Madagaskar und bildete mit diesem einen selbständigen Kontinent (Lemuria). Vielleicht bestand auch eine besondere Verbindung mit Afrika. Ein letzter Ausläufer endlich schlug eine Brücke über Grahamland und die Falklandinseln nach Südamerika. Zu alledem ist keine notwendige Voraussetzung, daß dieser Kontinent in seinem ganzen Umfang jemals gleichzeitig bestanden habe, im Gegenteil, es deutet vieles auf wiederholte starke Veränderungen, namentlich durch vulkanische Katastrophen, hin. An dem Charakter des ganzen Gebietes als eines ehemalig einheitlichen Entwickelungszentrums wird dadurch nichts geändert. Dagegen darf nicht verschwiegen werden, daß die soeben wiedergegebene Rekonstruktion viel Widerspruch im einzelnen erfahren hat. Für die Beuteltiere hat man ein nördliches Entwickelungszentrum zu erweisen gesucht, die Beweiskraft der fluglosen Vögel (Ratiten) ist erschüttert worden durch den Nachweis eines polyphyletischen Ursprungs dieser Vogelgruppe. Aber daneben bleiben tiergeographische Tatsachen von Gewicht zur Genüge bestehen, insbesondere um eine kontinuierliche Landverbindung zwischen Australien und Südamerika stützen zu können, der übrigens auch die heutige Verteilung von Land und Wasser nennenswerte Schwierigkeiten kaum bereitet. Weniger zuverlässig sind die Grundlagen für die Annahme einer Landverbindung zwischen Afrika-Madagaskar und Antarktis, gewaltige Meerestiefen von über 5000 m liegen zwischen beiden Kontinenten, so daß hier also sehr bedeutende Veränderungen des Reliefs der Erdoberfläche angenommen werden müßten.

2. Tiergeographie der Ozeane. Für eine tiergeographische Einteilung der Regionen des Meeres ist in weit höherem Maße als für das Land die physikalische Eigentümlichkeit des bewohnten Gebietes von Wichtigkeit. Die allgemeinen Existenzbedingungen werden in dem Medium des Wassers in erster Linie durch Substrat und Licht gegeben, aus ihren verschiedenen Kombinationen resultieren die verschiedenen Lebensbezirke. Wir können so zunächst einen erleuchteten von einem nicht erleuchteten Bezirk scheiden, die Oberflächenwasser und die Tiefsee, deren Grenzen in etwa 400 m Tiefe gelegen sein mögen. Eine weitere Einteilungsmöglichkeit gibt dann das Substrat. In den Oberflächenschichten läßt sich ein litoraler Bezirk, dessen Organismen an einen Boden, über dem das Wasser lagert, gebunden sind, unterscheiden von einem pelagischen Bezirk, dessen Bewohner frei in dem Medium des Wassers sich aufzuhalten vermögen. In ähnlicher Weise tritt dann auch in der Tiefsee ein Bodenbezirk und ein pelagischer Bezirk auf, beruhend auf den gleichen Verschiedenheiten der Existenzbedingungen des Substrats.

2a) Der litorale Lebensbezirk. Seine drei wesentlichen Charaktere sind: Seewasser als Medium, Licht und festes Bodensubstrat. Es folgt dieser Bezirk im wesentlichen den Küsten der Kontinente, umgürtet die Inseln und Inselgruppen der Ozeane. Seine Grenzen liegen zwischen dem Rand des festen Landes und der 400 m Tiefenlinie, seine Ausdehnung hängt also ab von der stärkeren oder geringeren Neigung des Strandes nach der Tiefsee hin.

Der enge Zusammenhang mit der Küste hat zur Folge, daß deren wechselnder Charakter auch in den litoralen Lebensbezirken eine große Mannigfaltigkeit hervorruft. Art des Untergrundes (sandig, steinig, felsig, schlammig), Vegetation, Brandung, Strömung, Flutbewegungen, Sonnenbestrahlung sind die Faktoren, welche das hier sich findende Tierleben von Grund aus beeinflussen müssen. Zahlreiche Formen sind daher mit starken Klammer-, Kletter- oder Kriechorganen versehen, viele leben in Röhren im Sand oder Schlamm, viele weisen eine festsitzende Lebensweise auf. Foraminiferen, Spongien, Hydroidpolypen, Korallen, Aktinien, Echinodermen, Ringelwürmer, Bryozoen, Krebse, Mollusken, Ascidien und Fische liefern die hauptsächlichen Bewohner der Litoralzone.

Die Hauptgrenzen werden zunächst durch die klimatischen Verhältnisse gegeben. Die Unterschiede der Temperaturverhältnisse zwischen Aequator und Polen lassen sich für das Meer im allgemeinen derart charakterisieren, daß in äquatorialen Gebieten die Temperatur mehr gleichmäßig warm ist, daß sie weiter polwärts bei Abnahme der Durchschnittswärme stärkere Schwankungen und Gegensätze zeigt und daß sie endlich am Pole wieder gleichmäßig kalt wird. Aus diesen Verhältnissen leitet Ortmann eine wichtige tiergeographische Tatsache ab. Organismen, die an ein gleichmäßig warmes Klima gewöhnt sind, können sich polwärts nicht in ein Gebiet mit starken Temperaturgegensätzen ausdehnen. Andererseits werden Tiere, die in letzterem Gebiet leben und so in dem Ertragen starker Temperaturextreme abgehärtet sein müssen, verhältnismäßig leicht befähigt sein, den angrenzenden gleichmäßig kalten Polargebieten sich anzupassen und in dieselben einzudringen. Wir hätten demnach die hauptsächliche klimatische Grenze dort zu ziehen, wo der Betrag der jährlichen Temperaturschwankung so groß wird, daß an gleichmäßig warme Temperaturen gewöhnte tropische Organismen nicht mehr existieren können. Wogegen der Grenzsaum der polaren Gebiete eine scharfe Fixierung nicht zuläßt, hier vielmehr mehr oder weniger breite Uebergangsgebiete sich vorlagern müssen. Die tatsächlichen Grenzen richten sich nun keineswegs nach den geographischen Breiten, sie sind vielmehr abhängig von den Meeresströmungen, die bald als warme Ströme sich weit polarwärts vorschieben, bald als kalte äquatorwärts in die Warmwassergebiete eindringen. Die eben erörterten Verhältnisse treten vielleicht noch klarer im pelagialen als im litoralen Lebensbezirk zutage. In letzterem scheiden wir nunmehr nach den allgemeinen klimatischen Beziehungen voneinander eine arktische, eine zirkumtropische und eine antarktische Zone, in jeder von ihnen treten nach den beson-



Fig. 10. Regionen des litoralen Lebensbezirkes. Ia Arktisch zirkumpolare, Ib atlantisch-boreale, Ic pazifisch-boreale Subregion der arktischen Zone. IIa Indo-pazifische, IIb westamerikanische, IIc ostamerikanische, IId westafrikanische, IIe mediterrane Subregion der zirkumtropischen Zone. III Antarktische Zone. — Die Warmwassergebiete sind punktiert, die Kaltwassergebiete schraffiert. Nach A. E. Ortmann 1896.

deren topographischen Verhältnissen dann noch Unterregionen auf (vgl. Fig. 10).

1. Arktische Zone. Der litorale Lebensbezirk folgt hier den hauptsächlich in der Richtung der Breitengrade ausgedehnten Kontinenten und steht in einer fast vollkommenen Kontinuität über ganz Eurasien und Amerika. Da kein einziger bedeutender Bestandteil von dem übrigen weit abgesprengt ist, so ist die Einheitlichkeit der Region eine sehr große. Topographische Subregionen lassen sich daher hier zunächst nicht aufstellen, wohl aber ergeben sich solche aus den klimatischen Besonderheiten. Nach dem Pol hin herrscht eine gleichmäßig kalte Temperatur, nach Süden treten größere Schwankungen nach höheren Temperaturwerten hin auf. Eine Grenze mag etwa da zu ziehen sein, wo die Temperatur der Litoralgewässer sich eben noch das ganze Jahr auf dem Gefrierpunkt hält, wo also auch im Sommer Eis an den Küsten sich findet. Diese Grenzlinie scheidet eine nördliche arktisch-zirkumpolare Subregion (Ia) von einer borealen. Aber während erstere ihre Kontinuität bewahrt, zerfällt die letztere nun in zwei getrennte Gebiete, in eine atlantisch-boreale (Ib) und in eine pazifisch-boreale Subregion (Ic). Und jede dieser beiden letzten Unterregionen wird dann weiter durch dazwischen gelegenes tiefes Meer (Atlantischen und Stillen Ozean) in zwei Abteilungen, in je eine westliche und eine östliche Hälfte geschieden.

2. Zirkumtropische Zone. Diesem Gebiet fehlt durchaus die Kontinuität, insofern es durch die Landmassen der Alten und Neuen Welt sowie durch die im Norden und Süden angrenzenden polaren Gebiete in vier völlig voneinander geschiedene Bezirke zerlegt wird. Es entstehen so vier, teils durch topographische, teils durch klimatische Schranken voneinander geschiedene Unterregionen.

α) Die Indopazifische Subregion (IIa) besitzt in sich eine sehr vollständige topographische Kontinuität, reichend in gewaltiger Längenerstreckung von Südafrika bis nach Japan. Nur über dem indoaustralischen Archipel und namentlich über Polynesien ist diese Kontinuität eine lockere.

β) Westamerikanische Subregion (IIb), von ebenfalls sehr einheitlichem Charakter.

γ) Ostamerikanische Subregion (IIc), von vollständiger Kontinuität, aber durch mancherlei wechselnde Bedingungen eine weitere Gliederung in Lokalfaunen (wie beispielsweise riffenthaltende und rifffreie) zeigend.

δ) Westafrikanische Subregion (IId). Von dem südlichen Guineagebiet des Atlantischen Ozeans abzuscheiden ist das mediterrane Gebiet (IIe), welches die gesamten Küsten des Mittelmeeres umfaßt und durch die Straße von Gibraltar von jenem Bezirk abgesondert ist.

3. Antarktische Zone (III). Im Gegensatz zu den bisher besprochenen Gebieten zeichnet sich diese Zone durch eine sehr starke Zerrissenheit aus. Antarktisches Litoral ist den Südspitzen der drei großen Südkontinente angelagert, dazu kommen die Litoralgebiete der verstreuten subantarktischen Inselgruppen sowie des antarktischen Festlandes. Die Zahl der Unterregionen ist so hier eine sehr große; es lassen sich unterscheiden eine antarktisch-zirkumpolare, eine chilenisch-patagonische, eine kapländische und eine australisch-neuseeländische Subregion, dazu kommen die Bezirke der Kerguelen, der Crozet-Inseln usf.

2b) Der pelagiale Lebensbezirk der Oberflächenwasser. Als wichtigste Eigenschaften weist das Gebiet Salzwasser als Medium und Durchstrahlung von Licht bei fehlendem Bodensubstrat auf. Seine Bewohner setzen sich in allererster Linie aus den Organismen, die man als Plankton zu bezeichnen pflegt, zusammen, also aus Flagellaten, Foraminiferen, Radiolarien, Medusen, Siphonophoren, Ctenophoren, Sagitten, Alciopiden, Tomopteriden, Copepoden, Schizopoden, Pteropoden, Heteropoden, Salpen und Fischen. In vertikaler Richtung staut sich die Hauptmasse dieser Organismen in den oberen 200 m an. Für die Gliederung in horizontaler Richtung sind die gleichen allgemeinen physikalischen Bedingungen ausschlaggebend wie für den litoralen Lebensbezirk. Wir unterscheiden auch hier eine zirkumtropische, eine arktische und eine antarktische Zone, an deren Berührungslinien sich wiederum Uebergangsgebiete einschalten. Eine genauere Abgrenzung der einzelnen Zonen ermöglichen im besonderen hier die Meeresströmungen (vgl. Fig. 11).

1. Zirkumtropische Warmwasserzone (I). Dieselbe besitzt eine vollkommene Kontinuität, und zwar wird eine solche dadurch hergestellt, daß im Süden die Endspitzen von Australien und Afrika noch innerhalb der Zone gelegen sind. Im einzelnen verläuft die Südgrenze etwa folgendermaßen. Sie setzt an der Ostküste Südamerikas etwas nördlich von der La Plata-Mündung ein, biegt in einiger Entfernung von der Küste nach Süden bis etwa 44° s. Br. aus, entsprechend dem südwestlich gerichteten Vorsprung der warmen Brasilströmung, steigt dann wieder nach Norden bis etwa 36° s. Br. an und zieht so quer durch den südlichen Atlantischen Ozean, sich etwas nördlich vom Südrand der ostwärts gerichteten lauen Strömungen haltend. Das Kap der Guten Hoffnung wird auf etwa 38° bis 39° s. Br.

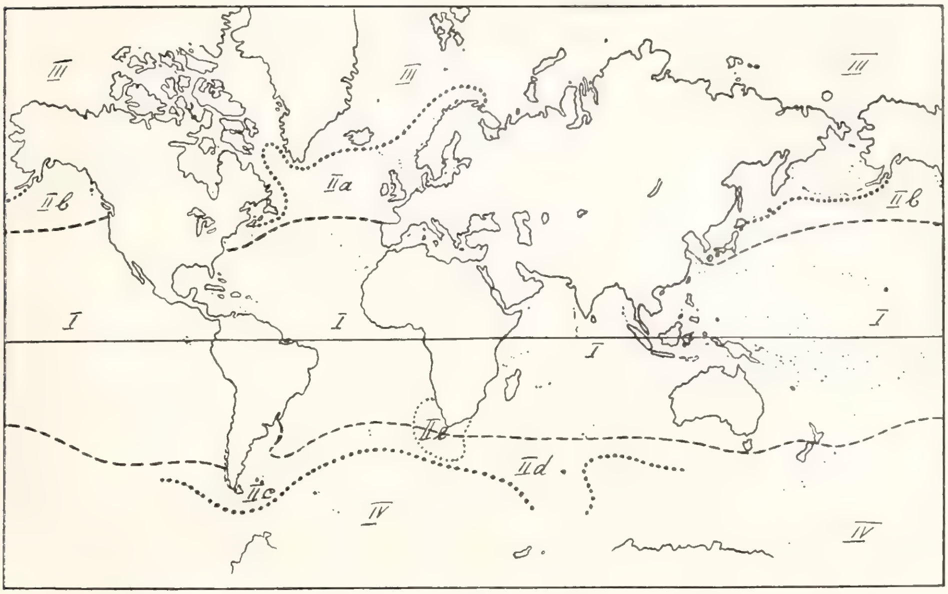


Fig. 11. Regionen des pelagialen Lebensbezirkes. I Zirkumtropische Warmwasserzone, IIa nordatlantisches Uebergangsgebiet, IIb nordpazifisches Uebergangsgebiet, IIc südamerikanisches Uebergangsgebiet. IId Kerguelen-Uebergangsgebiet. IIe südafrikanisches Mischgebiet, III arktisches Kaltwassergebiet, IV antarktisches Kaltwassergebiet. Nach J. Meisenheimer 1906.

umzogen und sodann erfährt die Grenze beim Eintritt in die Gewässer des Indischen Ozeans eine beträchtliche Verlagerung nach Süden bis auf 41° und 42° s. Br., geographisch bedingt durch den warmen Kapstrom und die ihn fortsetzenden lauen Strömungen, die hier weit südlicher reichen als im Atlantischen Ozean. Schwieriger ist die Südgrenze im pazifischen Ozean zu bestimmen, sie mag etwa die Südspitze von Tasmanien umziehen, die Cookstraße durchlaufen und dann zwischen 30° und 40° s. Br. nach Osten ziehen, um von etwa 130° w. L. an eine Verschiebung auf 40° und 43° s. Br. zu erfahren und in diesen Breiten schließlich an der Westküste Südamerikas zu enden.

Im Norden ist die Grenzlinie in zwei getrennte Strecken zerlegt. Im Atlantischen Ozean setzt sie auf etwa 35° n. Br. bei Kap Hatteras an der nordamerikanischen Küste ein, begleitet in einiger Entfernung von der Küste den Westrand des Golfstromes bis über 40° n. Br. hinaus, folgt sodann ostwärts dem Nordrand der Westwindtrift desselben, erreicht so schließlich 44° bis 46° n. Br. und findet ihr Ende etwa bei Kap Finisterre an der spanischen Küste. Im pazifischen Ozean folgt die Grenzlinie zunächst dem Westrand des Kuro Shio bis mindestens 40° n. Br. und verläuft sodann innerhalb dessen Westwindtrift auf etwa 45° n. Br. quer durch den pazifischen Ozean bis zur nordamerikanischen Westküste. Im Indischen Ozean ergibt sich die Grenze von selbst in den fast gänzlich südlich vom Wendekreis des Krebses gelegenen Südküsten des asiatischen Festlandes. Innerhalb dieses ganzen gewaltigen Warmwassergebietes erscheint die Tierwelt durchaus gleichartig verteilt. Eine gewisse zonare Gliederung läßt sich nur insofern nachweisen, als die Strömungen der zirkumtropischen Zone sich in Gürtel warmer und lauer Strömungen zerlegen lassen, von denen erstere die äquatorialen Gebiete durchfließen, letztere näher den beiden Polen liegen. Und manche pelagische Tierformen bevorzugen mehr die ersteren, andere mehr die letzteren Strombezirke. Gar keine Rolle scheinen regionale Sonderbezirke zu spielen, bis jetzt jedenfalls sind solche mit einiger Sicherheit kaum nachgewiesen.

2. Uebergangsgebiete. Wie schon gesagt, sind die nord- und südwärts von der zirkumtropischen Warmwasserzone gelegenen Kaltwasserzonen keineswegs scharf gegen jene abgesetzt, es schieben sich hier vielmehr ausgedehnte Uebergangsgebiete ein. Im Norden haben wir zunächst das nordatlantische Uebergangsgebiet (IIa), geographisch definierbar als das Ausbreitungsgebiet der nördlichen Ausläufer des Golfstroms. Seine Grenze gegen die arktische Zone, zu welcher es nach früher gegebenen Darlegungen nähere Beziehungen aufweist als zur zirkumtropischen Zone, wird durch eine Linie gekennzeichnet, die etwas östlich vom Nordkap an der norwegischen Küste einsetzt, bogenförmig in weitem Abstand

von dieser Küste nach Süden verläuft, quer den Atlantischen Ozean durchzieht, die Südspitze Grönlands berührt, dann wieder nach Norden ausbiegend die ganze Davisstraße bis etwa 64° n. Br. umfaßt, wiederum umkehrend nach Süden den Ostrand der kalten Labradorströmung begleitet und endlich an der nordamerikanischen Küste endet, wo ein schmaler Streifen dieses Uebergangsgebietes sich südwärts bis gegen 35° n. Br. vorschiebt. Neben Ueberläufern aus warmer und kalter Zone, die hier unmittelbar nebeneinander auftreten können, hat das Gebiet hier und da auch endemische Formen hervorgebracht, wie beispielsweise unter den Pteropoden die Limacina retroversa. Weit weniger scharf ist ein nordpazifisches Uebergangsgebiet (IIb) zu präzisieren. Es umfaßt die nördlichen Ausläufer des Kuro Shio, seine Nordgrenze verläuft ungefähr längs der Küsten der Kurilen, Kamtschatkas und der Aleuten.

Auch auf der Südhemisphäre lassen sich mehrere Uebergangsgebiete nachweisen. So zunächst ein südamerikanisches Uebergangsgebiet (IIc), zu definieren als das Mischgebiet des nach Süden verlaufenden wärmeren Kap Horn-Stromes und der kalten Strömungen, die an der Ostküste Südamerikas weit nach Norden vordringen. Im Süden liegt seine Grenze etwa auf 60° s. Br., an den Küsten Südamerikas mag sie auf pazifischer Seite etwa bis 44° s. Br., auf atlantischer bis etwa 33° s. Br. reichen. Auch hier treten neben Ueberläufern aus den angrenzenden Gebieten mancherlei endemische Formen auf. — Ein zweites Uebergangsgebiet von weiterer Ausdehnung liegt im Süden des Indischen Ozeans, in den Gewässern, deren Mittelpunkt etwa die Kergueleninseln bilden. Es ist daher zweckmäßig als Kerguelen-Uebergangsgebiet (IId) zu bezeichnen und scheint sich auffallend weit nach Süden zu erstrecken, wie einmal aus der beträchtlichen südlichen Verlagerung von warmen Strömen sowie weiter aus dem Auftreten von Warmwasserformen auf 60° und selbst 64° s. Br. geschlossen werden kann. Beide Uebergangsgebiete scheinen ferner durch einen schmalen Gebietsstreifen von gleichem tiergeographischem Charakter verbunden zu sein, doch läßt sich im einzelnen sein Umfang bis jetzt kaum genauer bestimmen. — Ein Sondergebiet liegt endlich noch an der Südspitze Afrikas, das südafrikanische Mischgebiet (IIe). Hier treffen warme, laue, kühle und kalte Strömungen zusammen, infolgedessen treffen wir hier auch eine bunte Mischung von Bewohnern der warmen, der kalten und der Uebergangsgebiete. Der Bezirk mag etwa zwischen 30° bis 45° s. Br. und zwischen 7° bis 20° östl. L. gelegen sein.

3. Arktisches Kaltwassergebiet (III). Dasselbe schließt polwärts unmittelbar an die nördlichen Uebergangsgebiete sowie an die Nordränder des eurasiatischen und nordamerikanischen Festlandes an und reicht bis zum Pole. Sein Inneres ist erfüllt von den kalten Polarströmungen und den äußersten Ausläufern des Golfstroms. Hier treten zahlreiche eigentümliche Formen auf, die zumeist eine zirkumpolare Verbreitung besitzen.

4. Antarktisches Kaltwassergebiet (IV). Schließt sich entsprechend südwärts an die Uebergangsgebiete der Südhemisphäre an und stellt ein durchaus kontinuierliches Gebiet dar, von dessen Bewohnern wir wohl durchaus eine zirkumpolare Verbreitung annehmen dürfen.

2c) Der abyssale Lebensbezirk. Die wesentlichsten allgemeinen Bedingungen desselben sind neben dem Mangel an Sonnenlicht geringe Wasserbewegung und gleichmäßig niedere Temperatur. Auch in seinem Bereich unterscheiden wir einen Bodenbezirk und einen pelagialen Bezirk, im einzelnen sei hierüber auf den Artikel „Tiefseefauna" verwiesen. Eine Abgrenzung in einzelne Regionen ist zum mindesten zurzeit noch nicht durchführbar. Die Gleichmäßigkeit der Existenzbedingungen, die ununterbrochene Kontinuität des ganzen Gebietes über die ganze Erde hin machen es wenig wahrscheinlich, daß sich überhaupt größere Unterregionen ausgebildet haben, höchstens könnten kleinere, durch unterseeische Schwellen abgeschlossene Bezirke hier und da vielleicht selbständige Faunen entwickelt haben. Viele Tiefseetiere besitzen jedenfalls, wie wir jetzt schon wissen, eine enorme horizontale Verbreitung.

C. Einige Sonderprobleme der Tiergeographie.

1. Die besonderen Verbreitungsverhältnisse einiger wirbellosen Tiergruppen. Die früher gegebene Einteilung des Festlandes in tiergeographische Regionen basierte in allererster Linie auf der Verbreitung der höheren Wirbeltiere, der Säugetiere und Vögel, d. h. also auf der Verbreitung leichtbeweglicher Tiergruppen jugendlichen Alters, deren Entfaltung im wesentlichen im Tertiär liegt. Ihre Verbreitungserscheinungen müssen mithin in engstem Zusammenhang mit den während dieser Erdperiode auf der Erde sich abspielenden Veränderungen in der Verteilung von Land und Wasser gestanden haben, aus diesen zu erklären sein. Ganz andere Verhältnisse müssen nun aber solche Tiergruppen aufweisen, die einmal nach ihrer Organisation ganz andersartige Ausbreitungsmöglichkeiten besitzen, die weiter von hohem

geologischen Alter sind, auf deren Verbreitung mithin von vornherein durchaus abweichende, in ihrem Wechsel viel mannigfachere Reliefverhältnisse der Erde ihre Wirksamkeit ausgeübt haben müssen. Im besonderen sind es zwei Gruppen von wirbellosen Tieren, welche bisher genauer in ihren eigenartigen Verbreitungsverhältnissen bekannt sind, die Landschnecken und die Regenwürmer, sie zeigen beide bemerkenswerte Abweichungen gegenüber den Wirbeltieren.

Betrachten wir zunächst die **Landschnecken** (Kobelt 1897/98). Für sie bleibt zunächst zwar ein holarktisches Reich bestehen, aber dies umfaßt hier auch die Arktis, welche infolge ihrer Schnecken armut keine besondere Region darstellen kann, schließt dagegen das zentralasiatische Hochland mit Nordchina und Japan (speziell dessen südlichen Teil) von sich aus. Beide bilden je ein besonderes Reich. Auch die atlantischen Inseln dürfen hier nicht mit der holarktischen Region vereinigt werden, sie bilden das selbständige makaronesische Reich, dessen Fauna sich schon im Tertiär abgegliedert hat. Vorderindien zerfällt auch hier in zwei Teile, in das Hochland von Dekan und das südindische Reich einschließlich Ceylons. Ersteres zeigt nahe Beziehungen zu Afrika. Ein weiteres selbständiges Reich bildet Hinterindien, doch ist diesem neben Südchina und Formosa auch noch der ganze Südabhang des Himalaya zuzurechnen. Malakka und die Sundainseln sind als sundanesisches Reich zusammenzufassen, selbständig ist das philippinische Reich. Es fällt also die orientalische Region der Wirbeltiere in mehrere Reiche auseinander, deren Umfang zumeist ein ganz anderer ist als der jener Unterregionen. Das gleiche gilt für Notogaea. Ein einheitliches papuanisch-melanesisches Reich hat in Neuguinea seinen Mittelpunkt, umfaßt im Westen noch die Molukken, reicht im Süden über Nordaustralien bis nach Queensland und Neusüdwales, umgreift nach Osten hin noch einen großen Teil Melanesiens bis zu den Samoainseln. Ein selbständiges Reich scheint dann die übrige mikronesische Inselwelt zu bilden, ganz isoliert sind die Hawaiischen Inseln mit ihrer Achatinellenfauna. Vom australischen Festland bildet Südostaustralien und Tasmanien ein einheitliches Gebiet mit artenreicher, aber zwerghafter Fauna. Selbständig ist auch Neuseeland. Afrika südlich der Sahara ist wohl ein ziemlich einheitliches Gebiet, nur Madagaskar ist völlig selbständig.

Sehr stark abweichend in ihrer tiergeographischen Gliederung verhält sich die Neue Welt. Kanada und der nördlichste Teil der Vereinigten Staaten gehören zur holarktischen Region. Die südlicheren Gebiete zerfallen aber dann in zwei scharf geschiedene Komplexe, deren Grenze etwa von der Felsengebirgsregion gebildet wird, in das nordamerikanisch-atlantische und in das nordamerikanisch-pazifische Reich. Nach Süden hin grenzen beide an das mexikanische Reich, das am Isthmus von Tehuantepec seine Südgrenze findet. Völlig zu trennen davon ist Westindien, dem auch die Südspitze von Florida und die Bahamas zuzurechnen sind. Ein einheitliches Gebiet bildet dann weiter Mittelamerika einschließlich des Stromgebietes des Magdalenaflusses, während das eigentliche Südamerika in nicht weniger als sechs wohl geschiedene malakozoogeographische Reiche zerfällt, entsprechend seinem Aufbau aus mehreren, früher isolierten Landkomplexen (vgl. oben **B I b** γ). Diese Reiche sind Guiana, das Gebiet zwischen Orinoko und Amazonas, weiter Südbrasilien, Columbia ausschließlich des Magdalenastromes, der pazifische Abhang der Cordilleren, der durch die Wüste von Atacama in zwei voneinander unabhängige Regionen geschieden wird, und endlich Argentinien nebst Patagonien.

Die Landschnecken besitzen also eine sehr viel größere Anzahl tiergeographischer Regionen, manche Forscher haben deren noch mehr, bis zu dreißig, unterschieden, von denen jede wieder in mehrere Unterabteilungen zerfallen kann. Und diese Gebiete sind so selbständig, daß es nicht angeht, sie etwa in die Wallaceschen Regionen einzuordnen. Es ist nach den Landschneckenfaunen unmöglich, etwa das zentralasiatische oder japanische Reich dem holarktischen unterzuordnen oder Vorder- und Hinterindien zu vereinigen oder Australien mit Polynesien irgendwie in einer höheren Einheit zusammenzustellen, wie es in der Wallaceschen Einteilung geschieht.

Und wieder ganz anders erscheinen die Verbreitungsverhältnisse der **Regenwürmer** (Michaelsen 1903). Bei ihren sehr beschränkten aktiven Ausbreitungsmitteln sind sie wohl in erster Linie auf passive Verschleppung angewiesen. Ihr dadurch gegebenes Verhalten gegenüber den Schranken der mannigfachsten Art, ihr hohes phylogenetisches Alter muß durchaus eigenartige Bedingungen für ihre Verbreitung schaffen. Eine gemäßigt-eurasiatische Region ist auch hier vorhanden, aber ihre Nordgrenze ist sehr weit nach Süden verschoben, Japan davon ausgeschlossen. Es läßt sich ferner eine vorderindische und eine ceylonesische Region abgrenzen, es ist eine indomalaiische Region aufzustellen, die aber hier von Japan über die südostasiatischen

Küstenländer Hinterindiens und über den indoaustralischen Archipel bis zum Bismarckarchipel reicht. Ein australisches Reich umfaßt nur das Festland von Australien und Tasmanien, ein neuseeländisches Neuseeland und einige Nachbarinseln. In Afrika ist ein tropisch-afrikanisches, ein südafrikanisches und ein madagassisches Reich zu unterscheiden. Amerika weist zunächst ein einheitliches nordamerikanisches Gebiet auf, das im Süden bis Mexiko reicht und hier in eine westindisch-zentralamerikanische Region übergeht, welch letztere als Einheit Mittelamerika bis nahe dem Isthmus von Panama und Westindien umgreift. Daran schließt sich dann im Süden ein tropisch-südamerikanisches Reich an, das noch die kleinen Antillen in sich einschließt, während die Südspitze des Kontinents von einer besonderen chilenisch-magalhaensischen Region eingenommen wird.

2. Reliktenfaunen. Unter Relikten versteht man Tierformen, die als Angehörige einer ursprünglich kontinuierlich zusammenhängenden Fauna nunmehr nur noch als Reste derselben über das ehemalige Verbreitungsareal diskontinuierlich zerstreut sind.

2a) Eiszeitrelikten. Zur Glazialzeit war in dem nicht von Gletschern bedeckten zentralen Teile Mitteleuropas eine Mischfauna zusammengedrängt, bestehend zum Teil aus eurythermen Elementen der präglazialen Bewohner der Ebene, zum anderen Teil aus nordischen Flüchtlingen oder aus zu Tal gestiegenen Hochgebirgstieren. Der Charakter dieser Tierwelt, die auf einem tundrenartigen Boden lebte, war arktisch-alpin. Als dann die Gletscher bei der allmählichen Wärmezunahme nach den polaren Gebieten und nach den Kämmen der Hochgebirge zurückwichen, da folgten ihnen die Tiere und Pflanzen nach, an ihrem Rande allein die ihnen zusagenden Existenzbedingungen findend. Es erhielten so der hohe Norden und das südliche Hochgebirge eine identische Fauna, bestehend aus Nachkommen der glazialen Mischfauna, aus Glazialrelikten. Ihr jetziges Wohngebiet umfaßt den Raum, der zur Quartärzeit vergletschert war oder wenigstens unter unmittelbarem Einfluß dieser Vergletscherung stand, gemeinsam ist allen ihren Gliedern die Vorliebe für niedere Temperaturen.

Der glazialen Mischfauna gehörten zunächst Schneehase, Schneehuhn und Schneefink an, sie alle finden sich jetzt noch im Norden wie auf den Alpenkämmen. Der Schneehase beispielsweise steigt in den Alpen, den Pyrenäen, dem Kaukasus nur bis zur Grenze des nicht mehr schmelzenden Schnees herab, im hohen Norden tritt er dann wieder auf und ist bis 83 n. Br. nachgewiesen. Aber auch zahlreiche wirbellose Tiere zeigen den gleichen Verbreitungstypus, insofern identische oder ganz nahe verwandte Formen in den Alpen und im hohen Norden auftreten, in den dazwischen gelegenen Gebieten dagegen fehlen. Es gilt dies für Insekten, besonders Käfer und Schmetterlinge, für Myriopoden und vor allem für die Landschnecken. Die obere Waldregion der Alpen enthält in ihrer Schneckenfauna (Vitrinen, Pupen, Limnaeen) die gleichen Bestandteile wie die klimatisch und floristisch entsprechenden Gebiete Lapplands und Nordrußlands, und die hochalpinen Schnecken besitzen ihre nächsten Verwandten im arktischen Skandinavien und in Grönland. Nicht immer brauchen die betreffenden Formen dabei in den dazwischen gelegenen Gebieten ganz zu fehlen. Fanden sie hier ihnen zusagende Oertlichkeiten von nordisch-alpinem Charakter, so konnten sie diese dauernd besiedeln und der zunehmenden Erwärmung mit Erfolg standhalten. Einen solchen Zufluchtsort für glaziale Tiere und Pflanzen bot beispielsweise das von Torfmooren bedeckte Hochplateau der Ardennen. Es besitzt dasselbe bei einer Durchschnittshöhe von 500 m ein feuchtes und rauhes, durch kalte Winter ausgezeichnetes Klima, und hier entfaltet sich nun im Frühjahr eine Flora und Fauna von ausgesprochen nordischem Charakter. Die Falter sind fast alle alpin oder boreal (Erebien, Argynnis, Parnassius, Colias palaeno), das gleiche gilt von Fliegen, Libellen, Käfern (Agabus congener); in den kühlen Bächen lebt Planaria alpina. Aehnliche Kolonien relikter Eiszeittiere weisen die hochgelegenen Teile der Mittelgebirge auf, so im Harz, in Thüringen, Böhmen, im Schwarzwald, in den Vogesen. Im Riesengebirge tritt die lappländische Pupa arctica, eine Landschnecke, auf.

In besonders klarer Weise tritt dieser Einfluß der ehemaligen Eiszeit in der Verbreitung der Bergeidechse (Lacerta vivipara) hervor. Im nördlichen Lappland reicht sie bis in die Tundren hinein, in Schweden, Dänemark, Norddeutschland, Holland lebt sie noch im Flachland, aber schon in den belgischen Ardennen zieht sie sich aus der Talsohle auf die Bergabhänge zurück und in Süddeutschland bewohnt sie nur noch die Kuppen der Mittelgebirge. Im Hochgebirge endlich, in den Alpen und den Pyrenäen, steigt sie bis zum Gletscherrand empor, geht aber selten unter 1000 m Höhe herab.

Den gleichen Einflüssen unterworfen sind ferner die Bewohner des Süßwassers; sie lassen sich hier in ihrer Wirkung noch unmittelbarer verfolgen. Die auf die Eiszeit folgende Erwärmung vollzog sich im Wasser langsamer als in der Luft, der Rückzug

der Glazialtiere erfolgte daher hier langsamer und zögernder, er ist vielfach selbst jetzt noch nicht zum Stillstand gekommen. Das Ergebnis ist schließlich auch hier, daß identische Formen im hohen Norden und in den südlichen Hochgebirgen auftreten. Ein ausgezeichnetes Beispiel hierfür liefern die niederen Krebse. In den kalten Wasserbecken des Sarekgebirges im nördlichsten Schweden lebt eine Entomostrakenfauna von durchaus arktischem Charakter (Diaptomus bacillifer und denticornis, Harpactiden, Bosminen), die gleiche Fauna tritt, durch ein weites Zwischenland davon getrennt, in den alpinen Hochgebirgswässern Mitteleuropas auf. Ein anderes Beispiel bilden die Wasserkäfer. Die Bewohner der Hochalpen, von Tatra und Pyrenäen aus den Gattungen Hydroporus, Agabus, Dytiscus, Helophorus fehlen in den Ebenen Mitteleuropas fast ganz, sind aber jenseits des Polarkreises wieder weit und allgemein verbreitet. Eine Muschel, Pisidium loveni, tritt in einem Hochsee der Glarner Alpen und im arktischen Norden Skandinaviens auf.

Aber auch hier können die Höhenzüge der Mittelgebirge verbindende Brücken herstellen. Es sind hier besonders die tieftemperierten Quellbäche, welche der Glazialfauna als Zufluchtsort dienten. Ein ausgezeichnetes Beispiel bietet in dieser Hinsicht die Alpenplanarie. Planaria alpina lebt nur in Wasser, dessen Wärme 14° C nie übersteigt, doch liegt ihr Temperaturoptimum weit unter diesem Betrag. Ihr eigentliches Wohngebiet sind daher die kalten Gewässer der Alpen, der Tatra und der Pyrenäen, ein zweites liegt im Norden Europas und in der Arktis, ein drittes sehr zerstreutes Gebiet dazwischen in den kühlen obersten Quellflüssen der europäischen Mittelgebirge. Ein zweites Eiszeitrelikt stellt unter den Planarien Polycelis cornuta dar, doch ist sie in weniger hohem Maße niederen Wassertemperaturen angepaßt.

Zuweilen haben sich Eiszeitrelikte auf der Flucht vor der allzu großen Erwärmung in die Tiefen von Süßwasserseen zurückgezogen. Solche Relikte weisen vor allem Genfersee und Vierwaldstättersee auf. So ist in letzterem eine Milbe, Hygrobates albinus, durchaus auf die Tiefenzone beschränkt, in Norwegen findet sie sich in Bergbächen und in der Arktis in seichten Tundratümpeln. Eine Daphnide, Bythotrephes, lebt in den Alpen nur in großen Tiefen, im nördlichen Skandinavien schon in flachen Wasseransammlungen.

Ganz entsprechenden Verhältnissen begegnen wir endlich in Nordamerika, das ja ebenfalls eine Periode von Eiszeiten durchgemacht hat. Als einziges Beispiel seien die White Mountains angeführt, ein in New Hampshire gelegenes Plateau von etwa 1500 m Höhe und mit Erhebungen über 1800 m. Die Tiere und Pflanzen dieses Gebietes sind völlig isoliert, sie finden sich erst in Labrador und Grönland wieder. Das endemische Nagetier, Synaptomys sphagnicola, trägt durchaus nordischen Typus. Hier findet sich eine Spinne, Pardosa groenlandica, die sonst nur noch in Labrador und Grönland vorkommt, arktisch sind die Käfer und die Schmetterlinge, wie Oeneis semidea, Dasychira rossii, Arctia quenselii, Anarta melanopa. Auch sie stellen isolierte Relikten einer ursprünglich gleichmäßig über das ganze Gebiet zwischen Labrador und White Mountains verbreiteten Fauna dar.

2b) Marine Relikten. Solche treten auf in den sogenannten Reliktenseen, worunter man isolierte Seebecken marinen Ursprungs versteht, d. h. solche, die als ehemalige Teile des Weltmeeres durch eine Zunahme des Landes von diesem abgetrennt, in Binnenseen verwandelt und schließlich mehr oder weniger ausgesüßt wurden (vgl. Fig. 12). Ein typisches Beispiel bildet zunächst das Kaspische Meer, ein von brakischem Wasser erfülltes Seebecken. In ihm lebt ein Seehund, Phoca caspica, der nahe verwandt mit der nordischen Phoca annellata aus Ostsee und Weißem Meere ist. Der Salm (Salmo salar caspicus) ist eine Varietät der nordischen Spezies. Cardium edule tritt hier in einer Varietät auf, die identisch mit der des Weißen Meeres ist. Reich entwickelt ist die marine Krebsfauna, die wiederum ihre nächsten Verwandten in baltischen oder arktischen Meeren besitzt. Es gilt dies von dem Isopoden Idotea entomon, von den Amphipoden Pseudalibrotus und Pontoporeia microphthalma, von einigen Mysisarten. Diese Fauna marinen Charakters erklärt sich daraus, daß das Kaspische Meer zusammen mit dem Aralsee, in dem ebenfalls ein Seehund sowie Idotea entomon vorkommt, der letzte Rest eines gewaltigen Meeresbeckens ist, das sich als Sarmatischer See im Miocän von Oesterreich-Ungarn bis weit über Schwarzes Meer und Kaspisches Meer hinaus ausdehnte, ohne mit dem wärmeren Mittelmeer in Verbindung zu stehen.

Ein zweites, oft zitiertes Beispiel bietet der Baikalsee dar. In ihm lebt ebenfalls ein Seehund, Phoca baicalensis, der mit dem des Kaspischen Meeres und mit der nordischen Form nahe verwandt ist. Es treten hier weiter Fische von marinem Typus auf, wie Comephorus baicalensis (vermutlich eine verkümmerte Scholle), Cottus quadricornis, Salmo migratorius, es treten marine Krebse (Gammariden) auf, in den Tiefen findet sich ein nudibranchiater Opisthobranchier aus der Familie der marinen Dorididen, die Gattung Ancy-

lodoris, es wurde weiter in der Tiefe ein mariner Röhrenwurm erbeutet. Die Schwämme des Baikalsees besitzen die allergrößte Aehnlichkeit mit Meeresschwämmen, sie stimmen mit ihnen in ihrem feineren Bau und in der Gestalt der Kieselnadeln vollständig überein. Ganz besonders gilt dies von der Lubomirskia baicalensis, die auch den, sich dem Süßwasser anpassenden Meeresformen. Solche Vorgänge sind an sich keineswegs selten. Zunächst erfolgt ein Uebergang in Brackwasser und dann die definitive Anpassung an das Süßwasser. So ist der Hydroidpolyp Cordylophora lacustris in Frankreich, Belgien und Deutschland von den Küsten flußaufwärts gewandert, in der



Fig. 12. Uebersichtskarte der wichtigsten Binnenseen, welche Reliktenfaunen beherbergen. Nach R. Credner 1887.

an den Küsten der Beringstraße sich findet. Und endlich scheinen auch die Planarien des Baikalsees marinen Vertretern näher zu stehen als den Süßwasserformen. Es ist nun zweifellos am einfachsten, diese marinen Tierformen als Ueberbleibsel einer ursprünglich weit verbreiteten marinen Fauna anzusehen und mithin den Baikalsee selbst als den Rest eines ausgedehnten tertiären Meeres. Dieser Annahme stellen sich aber hier nicht unbedeutende Schwierigkeiten entgegen, insofern der geologische Aufbau der Umgebung des Sees keinerlei Anhaltspunkte für die ehemalige Gegenwart von Meeresboden gibt. Man hat diese Schwierigkeiten dadurch zu beseitigen versucht, daß man den Baikalsee nicht als unmittelbaren Bestandteil des oben erwähnten Sarmatischen Sees in Anspruch nahm, sondern in ihm einen ursprünglichen Süßwassersee erblickte, der mit jenem tertiären Meere in Verbindung stand und von ihm durch Einwanderung seine Fauna erhielt.

Und dies führt uns zu einem zweiten Erklärungsversuch der Herkunft dieser Reliktenformen, ihrer Ableitung aus einwandern-

Seine bis nach Paris, in Deutschland bis in die Havelseen. Zahlreiche Beispiele finden sich unter den Krebstieren. Sphaeromaarten wandern in Süßwassersümpfe ein, Garneelen der Gattung Palaemon steigen auf den Philippinen in reißenden Gebirgsbächen hoch empor, ein kleiner Palaemon kommt im Nil bis Kairo vor, Palaemonetes lebt in Südeuropa in Brack- und Süßwasser, Penaeusarten dringen an den atlantischen Küsten des tropischen Amerika in Süßwasser ein. Von Muscheln passen besonders leicht die Miesmuscheln sich dem Süßwasser an. Auch die Fische liefern zahlreiche hierher zu rechnende Beispiele. Die Flunder, Platessa flesus, besucht regelmäßig Rhein und Weser, Blennius- und Zoarcesarten sind im Süßwasser gefunden worden. Katzenhaie treten in Flüssen Südamerikas auf, Carchesiasarten im Sambesi, Senegal, Ganges und Tigris, Rochen hat man desgleichen schon in Süßwasser angetroffen.

Es ist nun keineswegs immer leicht, zu entscheiden, welcher Erklärungsversuch im speziellen Falle heranzuziehen ist, und vielfach herrscht noch große Unsicherheit.

Echte Reliktenseen scheinen der Obere See und der Michigansee Nordamerikas zu sein, sie haben wahrscheinlich einmal mit einem Meere in Verbindung gestanden, das die nördlich vorgelagerten Ebenen überflutete. Wir finden hier von Tierformen marinen Ursprungs als Krebse Pontoporeiaarten und Mysis relicta, ferner einen Fisch, Triglopsis thompsoni, der zugleich an der Westküste der Hudsonbai auftritt. Reliktenseen sind, zum mindesten zum größeren Teile, wohl auch die zahlreichen skandinavisch-finnischen Seen. Hier treten wiederum auf von Krebsen Mysis relicta, Pontoporeia affinis, Gammaracanthus loricatus, dessen eigentliche Heimat das Eismeer bildet, Idotea entomon. Von Fischen findet sich im Ladogasee Cottus quadricornis, ein Zwergtypus der Ostseeform, daneben wiederum ein Seehund, die Phoca annellata, letztere zugleich im Onegasee. In anderen Fällen ist die Erklärung eine kompliziertere. In den Seen der norddeutschen Tiefebene, welche zur Ostsee abwässern, treten drei ursprünglich marine Krebse auf: Mysis relicta, Pallasiella quadrispinosa und Pontoporeia affinis. Diese Krebse lebten in dem Ostseegebiet zu einer Zeit, als es noch von einem Eismeere bedeckt war, als rein marine Formen. Später verwandelte sich dann das ganze Ostseebecken in einen großen Reliktensee, in ihm wurde das Meerwasser durch die zufließenden Schmelzwasser des Eises stark ausgesüßt, in ihm verwandelten sich die genannten Krebse in Süßwasserformen um, drangen als solche in die Ostseeflüsse ein und wanderten dieselben aufwärts bis in die Süßwasserseen hinein. Letztere empfingen auf diese Weise marine Relikten, ohne selbst jemals unmittelbar Teile eines Meeresbeckens gewesen zu sein (Samter 1905).

Endlich seien noch einige weitere Beispiele des Auftretens mariner Tierformen in Binnenseen angeführt. Im Gardasee lebt Blennius vulgaris und Palaemonetes varians; im Tanganyikasee finden sich zahlreiche Mollusken von durchaus marinem Typus, wie Limnotrochus, Syrnolopsis, Lithoglyphus, Melania, daneben tritt eine Meduse auf; der Tsadsee weist eine Manatusart auf; im Titicacasee leben zahlreiche Arten der marinen Amphipodengattung Allorchestes.

3. Bipolarität. Man versteht darunter die Erscheinung, daß die beiden, durch die ozeanischen Warmwassergebiete völlig voneinander geschiedenen polaren Becken vielfach sehr ähnliche, wenn nicht identische Tierformen aufweisen. Diese Tierformen selbst bezeichnet man als bipolare Organismen, sie besitzen stets eine typische diskontinuierliche Verbreitung, insofern sie eben nur in den kalten Polarmeeren auftreten, in den dazwischen gelegenen wärmeren Meeren dagegen vollständig fehlen. Der Anteil der einzelnen Tiergruppen an der Zusammensetzung dieser bipolaren Fauna ist ein sehr verschiedener. Im Litoral fehlt Bipolarität völlig bei Kalkschwämmen, Echinodermen, Amphipoden, Isopoden und Fischen, findet sich eben angedeutet bei Mollusken, dekapoden Krebsen, Pantopoden, ist etwas schärfer ausgeprägt bei Nemertinen und Bryozoen und ist endlich deutlich vorhanden bei Hydroiden, Polychäten, Gephyreen, Cumaceen, Schizopoden. Am ausgesprochensten aber treten die Erscheinungen der Bipolarität bei Planktonorganismen auf, so bei Medusen, Copepoden, Pteropoden, Appendicularien, bei pflanzlichem Plankton.

Die Erklärungsversuche dieser Erscheinung sind verschiedener Natur. Eine erste Hypothese (Pfeffer) geht davon aus, daß bis zum Beginn des Tertiärs die Erde noch keine Zonenunterschiede besaß, vielmehr ein ziemlich warmes Klima gleichmäßig über dieselbe verteilt war. Demzufolge war auch die Fauna sehr einheitlich entwickelt, zeigte vor allem noch keine zonenartige Gliederung. Als dann aber im Anfang des Tertiärs die Sonderung von Klimazonen einsetzte, erfuhr die ursprüngliche Universalfauna eine parallel verlaufende Differenzierung. Am Aequator freilich änderte sich zunächst nur wenig, an den Polen aber ging ein Teil der von der Abkühlung betroffenen Organismen an Ort und Stelle zugrunde, andere wanderten äquatorwärts, wo ja allein noch die ursprünglichen, ihnen zusagenden Existenzbedingungen vorhanden waren, wieder andere paßten sich den neuen Verhältnissen an. Diese neuen Verhältnisse beruhten in erster Linie auf starker Abkühlung, sie wirkten auf eine im großen und ganzen sehr gleichartige Fauna, nämlich auf die Glieder der genannten Universalfauna, in Arktis wie Antarktis gingen die gleichen Formen zugrunde, blieben aber zugleich auch die gleichen Formen erhalten. Es wären mithin die arktischen und antarktischen Tierformen nichts anderes als Relikte der ursprünglichen Universalfauna. Ihre noch heute bestehende große Aehnlichkeit wäre darauf zurückzuführen, daß die Einförmigkeit der polaren Existenzbedingungen ihre weitere Umbildung hemmte. Und diese notwendige Annahme einer trotz der langen Trennung kaum angedeuteten divergierenden Variation ist eine der Hauptschwierigkeiten, welche sich dieser Theorie entgegenstellen.

Eine zweite Hypothese erklärt die Aehnlichkeit der bipolaren Organismen durch Wanderungen von einem Pol zum anderen (Chun). Für die Litoraltiere kämen dafür zwei Wege in Betracht, einmal der Boden der Tiefsee und dann die Westküsten Afrikas und Amerikas mit ihren kühlen Stromge-

bieten. Für die pelagischen Formen wäre ein Weg durch die kalten Tiefenwasser der Ozeane gegeben, welche ja naturgemäß in kontinuierlichem Zusammenhang mit den kalten Oberflächengewässern der Polarbecken stehen müssen. In der Tat können Tiefenformen der gemäßigten Zonen in den polaren Gebieten im flachen Wasser auftreten.

Eine dritte Hypothese (Meisenheimer) geht davon aus, daß von einer ursprünglichen Warmwasserfauna, die auf Tropen und Subtropen beschränkt war, an den Grenzgebieten sich einzelne Formen allmählich den gemäßigten und kalten Stromgebieten anpaßten unter gleichzeitigem Meiden der Warmwasserzone. Unterzogen sich dann diesem Prozeß die gleichen Arten im Bereich der nördlichen und südlichen Grenzgebiete, so mußten bipolare Formen entstehen. Besonders anschaulich läßt sich dieser Vorgang der Ausbildung bipolarer Tierformen in allen seinen Stufen bei den Pteropoden nachweisen. Die große Mehrzahl der Pteropoden lebt innerhalb der Warmwasserzone, hier muß ihr Entwickelungszentrum liegen. Neben solchen Formen, die ausgesprochene Neigung zu wärmsten Gewässern haben, treten andere auf, die mehr gleichmäßig über die ganze warme Zone verbreitet sind und so vom Aequator bis an die Grenzen der kühlen Uebergangsgebiete in kontinuierlichem Zusammenhang sich ausdehnen. Und wieder bei anderen bildete sich dann eine Abneigung gegen die wärmsten Stromgebiete aus, sie zogen sich aus den äquatorialen Gebieten zurück und beschränken sich im wesentlichen auf zwei Zonen, die etwa zwischen 15⁰ und 40⁰ nördl. wie südl. Breite zu beiden Seiten des Aequators gelegen sind. Es gilt dies für Styliola subula und Cavolinia gibbosa, die beide im Bereich der genannten Zonen sehr häufig, am Aequator aber nur selten anzutreffen sind. Der Zusammenhang der nördlichen und südlichen Verbreitungsgebiete ist also hier schon sehr locker, zerreißt er völlig, so entsteht eine diskontinuierliche Verbreitung auf beiden Hemisphären. Wir begegnen einer solchen bei Limacina retroversa, der typischen Bewohnerin des nordatlantischen und südamerikanischen Uebergangsgebietes, bei ihr hat die Anpassung an kühle Stromgebiete zugenommen, während die Neigung zum Aufenthalt in wärmeren Gewässern ganz verloren gegangen ist. Und das Extrem einer vollendeten Anpassung an reine Kaltwassergebiete zeigen dann die typisch bipolaren Formen, Limacina helicina und Clione limacina.

4. Simroths Pendulationstheorie (Fig. 13 und 14). Die Grundlagen der Pendulationstheorie bilden die Annahme, daß die auf der Erdoberfläche in den verschiedenen geologischen Zeitperioden auftretenden Hebungen und Senkungen eine bestimmte Gesetzmäßigkeit aufweisen, und daß diese Gesetzmäßigkeit darauf beruht, daß die Erde außer den beiden Rotationspolen (Nord- und Südpol) noch zwei Schwingpole besitzt, zwischen denen die Erde periodisch hin und her schwingt. Diese Schwingpole liegen auf Sumatra (a_1) und in Ekuador (a_2). Der Meridian, welcher durch die Rotations- und Schwingungspole geht, heißt Kulminationskreis, er zerlegt die Erde in eine pazifische und eine atlantisch-indische Hälfte. Kulminationskreis heißt er deshalb, weil jeder Punkt der Erde dann seine größte Polnähe erreicht, wenn er diesen Kreis bei der Pendelbewegung schneidet (vgl. die Kreise I bis III in Fig. 13, welche die Bewegung einiger Punkte bei der Pendulation wiedergeben). Der Meridian, welcher die beiden vom Kulminationskreis gebildeten Halbkugeln halbiert, heißt Schwingungskreis, er ist der Meridian 10⁰ östl. L. v. Gr. Man kann sich das Ganze der Schwingbewegungen am besten klar machen, wenn man einen Globus in Ekuador und Sumatra durchsticht, die beide Orte verbindende Schwingungsachse horizontal hält und nun den Globus zwischen den beiden angegebenen Punkten hin und herschwingen läßt. Es wird sich dann ohne weiteres zeigen, wie Nord- und Südpol sich genau auf den Schwingungskreis verschieben, während die beiden Schwingpole ihre Lage unverändert beibehalten. Letztere allein müssen also stets in den Tropen gelegen haben, während alle anderen Punkte der Erde sich bald dem einen Pol nähern, bald von ihm entfernen müssen. Und zwar derart, daß, wenn der atlantisch-indische Nordquadrant sich dem Nordpol nähert, sich also in polarer Schwingungsphase befindet, dann umgekehrt der atlantisch-indische Südquadrant sich dem Aequator nähert. Gleichzeitig wird ferner dann der pazifische Nordquadrant sich in äquatorialer, der pazifische Südquadrant sich in polarer Schwingungsphase befinden müssen. Nun ist weiter zu beachten, daß das Geoid keineswegs eine gleichmäßige Kugelgestalt besitzt, daß vielmehr infolge der polaren Abplattung der Unterschied zwischen der Rotationsachse und dem Aequatordurchmesser über 40 km beträgt. Da diese Form des Geoids aber nur von den einen flüssigen Inhalt aufweisenden Ozeanen leicht angenommen werden kann, nicht aber von der starren Erdkruste, so ergibt sich ohne weiteres, daß jeder Punkt der festen Erde bei der Annäherung an den Pol aus dem Wasser auftauchen, bei umgekehrter Bewegungsrichtung nach dem Aequator hin dagegen untertauchen muß. Unter dem Schwingungskreis sind diese Verschiebungen naturgemäß am stärksten, an den

Schwingpolen gleich null. So erklärt es sich beispielsweise, daß im nordpazifischen Quadranten, der sich jetzt in polarer Schwingungsphase befindet, die Korallenriffe aus dem Meere sich herausheben, während sie im südpazifischen Quadranten bei umgekehrter Schwingungsphase untertauchen. Die Zahl der Schwingungen soll den großen geologischen Perioden der Erde entsprechen, und zwar befand sich Europa während des

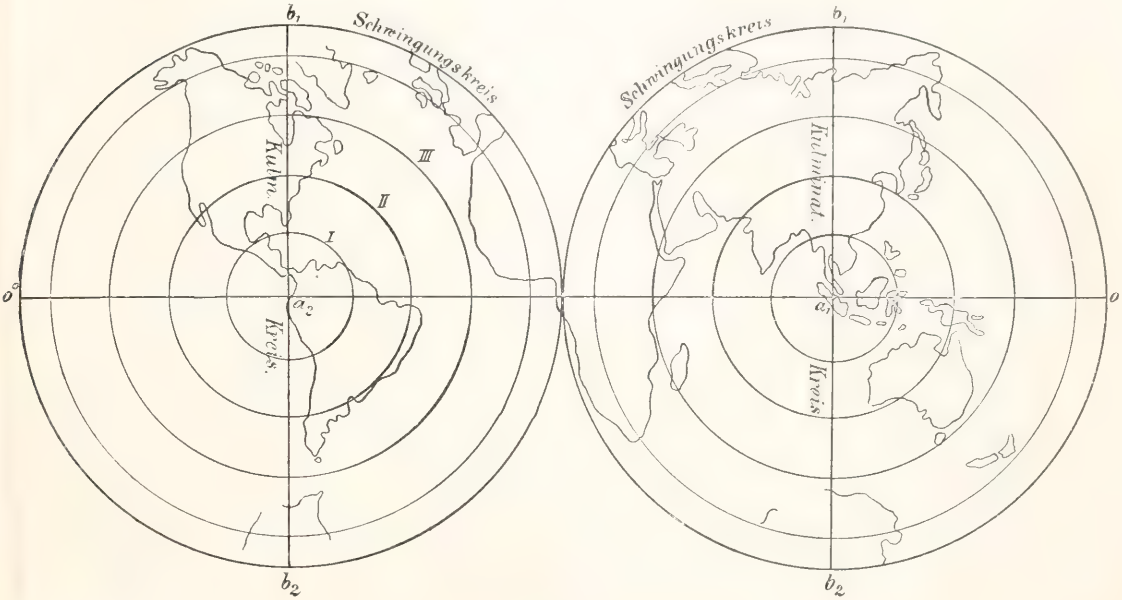


Fig. 13.

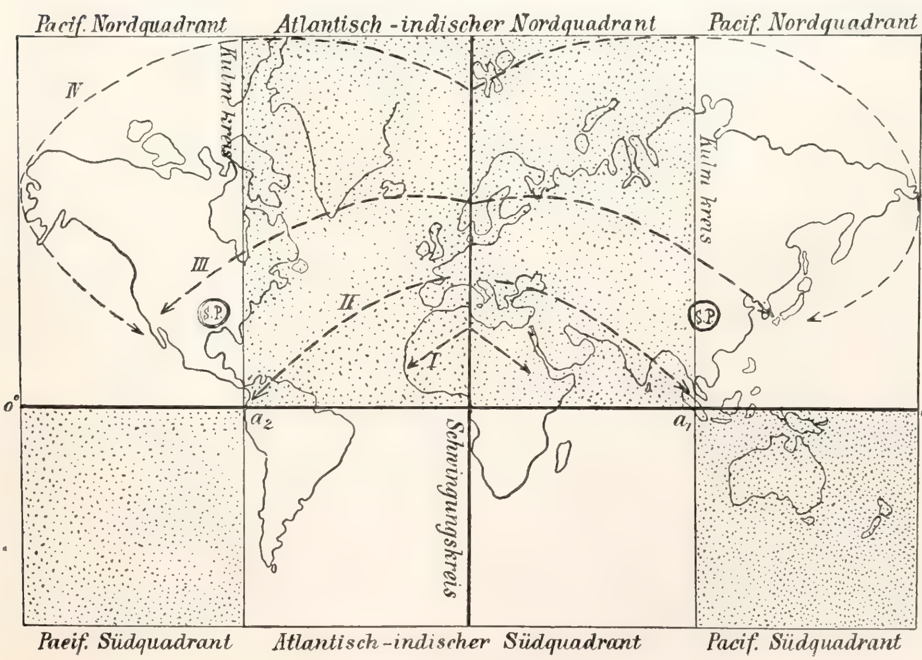


Fig. 14.

Fig. 13 und 14. Schemata zur Darstellung der Simrothschen Pendulationstheorie. Nach H. Simroth 1907.

Paläozoikums in polarer Schwingungsphase, während des Mesozoikums in äquatorialer, im Tertiär in polarer und jetzt wieder in äquatorialer Phase. Die Stärke des Ausschlags betrug dabei wohl höchstens 30 bis 40°.

Auf die Verbreitung der Tierwelt sollen diese Pendulationsvorgänge nun von großer Bedeutung gewesen sein. Ein Lebewesen, das während einer nach dem Nordpol gerichteten Pendulationsbewegung sich unter dem Schwingungskreis befindet, wird dabei allmählich aus den ihm zusagenden Gebieten herausgeführt werden, wofern es nicht nach rechts und links vom Schwingungskreis ausweicht. Da nämlich jeder zu beiden Seiten des Schwingungskreises gelegene Punkt näher den Schwingungspolen sich befindet, so wird ihre Verschiebung nach den Polen eine geringere sein als auf dem Schwingungskreis selbst, das betreffende Tier wird also auf ihnen länger seine gewohnten Existenzbedingungen finden. Und folgt es nun diesen Punkten nach den Schwingungspolen hin, so kommen schließlich Ausbreitungslinien zustande, wie sie die Kurven I bis IV auf Figur 14 darstellen. Vermag sich endlich das Tier bei zu starker Polannäherung unter dem Schwingungskreis nicht mehr zu halten und zieht es sich rechts und links von ihm gleichmäßig zurück, so wird sein Wohngebiet zerrissen und liegt nun rechts und links vom Schwingungskreis in symmetrischer Lage. Derartige Areale heißen symmetrische Punkte, die oft weit voneinander entfernt sein können. Japan und Kalifornien wären beispielsweise solche.

Unter dem Schwingungskreis sind die Organismen unausgesetzt den stärksten Schwankungen im Charakter ihrer äußeren Umgebung unterworfen, hier werden dieselben bei genügender Plastizität sich am ehesten umformen. Hier findet also die Schöpfung neuer Formen am intensivsten statt und Simroth betrachtet deshalb das Festland von Europa und Nordafrika als den wichtigsten Ausgangspunkt der Entwickelung.

Zum weiteren Verständnis der Theorie noch ein einziges Beispiel. Von den Schmelzschuppern oder Ganoidfischen hat die Familie der Polypteriden ihre Lage unter dem Schwingungskreis, ihrem angenommenen Entstehungsort, beibehalten und findet sich in symmetrischer Lage zu beiden Seiten des Schwingungskreises im tropischen Afrika. Dagegen tritt die Familie der Spatelstöre in mehr nördlichen Gebieten auf und zwar in diskontinuierlicher Verbreitung an symmetrischen Punkten, im Mississippi (Polyodon) und im Jangtsekiang-Hoangho (Psephurus. Fig. 14 P). Die gleiche symmetrische Lage zeigt die Verbreitung eines Störs, Scarphirhynchus (Fig. 14 S). Die echten Störe (Acipenser) endlich blieben trotz der polaren Schwingbewegung in kontinuierlicher Verbindung, hielten sich unter dem Schwingungskreis und bogen nur in den gemäßigten Zonen weit nach Osten und Westen aus, so daß ihr Verbreitungsgebiet jetzt einen weiten Bogen von Schwingungspol zu Schwingungspol bildet (entsprechend etwa dem von den Kurven II und III in Figur 14 eingeschlossenen Bezirk).

Eine Fülle von Material hat Simroth zur Begründung seiner Theorie verwertet, doch hat sich von den verschiedensten Seiten her starker Widerspruch gegen sie erhoben — es wird vor allem die Grundlage des Ganzen, die Existenz der Schwingungspole, bestritten — so daß ein endgültiges Urteil über die Pendulationstheorie zurzeit kaum zu geben ist.

Literatur. *Allgemeine Länderkunde. Herausgegeben von* ***W. Sievers.*** *Leipzig und Wien.* — ***Th. Arldt,*** *Die Entwicklung der Kontinente und ihrer Lebewelt. Leipzig 1907.* — ***A. Brauer,*** *Die arktische Subregion, Zoolog. Jahrb. Syst., 3. Bd., 1888.* — ***Derselbe,*** *Tiergeographie, Kultur der Gegenwart, III, 4, Bd. 4, 1913.* — ***R. Credner,*** *Die Reliktenseen, Petermanns Geogr. Mitteil., Nr. 86, 89, 1887, 1888.* — ***W. Haacke und W. Kuhnert,*** *Das Tierleben der Erde, 3 Bde., Berlin.* — ***A. Jacobi,*** *Lage und Form biogeographischer Gebiete, Zeitschr. Gesellsch. Erdkunde, 35. Bd. Berlin 1900.* — ***Derselbe,*** *Tiergeographie (Samml. Göschen), 1904.* — ***W. Kobelt,*** *Studien zur Zoogeographie. Wiesbaden 1897, 1898.* — ***Derselbe,*** *Die Verbreitung der Tierwelt. Leipzig 1902.* — ***W. Kükenthal,*** *Die marine Tierwelt des arktischen und antarktischen Gebietes in ihren gegenseitigen Beziehungen, Veröffentl. Inst. Meereskunde. Berlin 1906.* — ***K. Lampert,*** *Das Leben der Binnengewässer. Leipzig 1910.* — ***R. Lydekker,*** *Die geographische Verbreitung und geologische Entwickelung der Säugetiere. Jena 1897.* — ***O. Maas,*** *Lebensbedingungen und Verbreitung der Tiere. Leipzig 1907.* — ***A. E. Ortmann,*** *Grundzüge der marinen Tiergeographie. Jena 1896.* — ***R. F. Scharff,*** *European animals. London 1907.* — ***Derselbe,*** *Distribution and origin of life in America. London 1911.* — ***H. Simroth,*** *Die Pendulationstheorie. Leipzig 1907.* — ***O. Stoll,*** *Zur Zoogeographie der landbewohnenden Wirbellosen, 1897.* — ***A. R. Wallace,*** *Die geographische Verbreitung der Tiere. Dresden 1876.* — ***Max Weber,*** *Der Indo-australische Archipel und die Geschichte seiner Tierwelt. Jena 1902.* — ***F. Zschokke,*** *Die Beziehungen der mitteleuropäischen Tierwelt zur Eiszeit, Verhandl. Deutsch. Zoolog. Gesellsch. 1908.*

Johannes Meisenheimer.

Zoologie.

1. Begriff der Zoologie und Richtungen der Forschung. 2. Promorphologie. 3. Geschichte der Zoologie. a) Altertum. b) Mittelalter. c) Neuzeit von der Renaissance bis zum 18. Jahrhundert. d) Neuzeit im 18. und 19. Jahrhundert. 4. Die Entstehung des zoologischen Systems. a) Die zoologischen Systeme des Altertums, b) die Systeme von Ray und Linné. c) Die Systeme von Lamarck und Cuvier. d) Die Stämme oder Typen in der Systematik des 19. Jahrhunderts. 5. Das jetzige System, insbesondere die Einteilung der Stämme in Klassen. Bemerkungen über das zoologische System im Unterricht. 6. Die Nomenklatur. 7. Der Stammbaum des Tierreichs.

1. Begriff der Zoologie und Richtungen der Forschung. Die Zoologie hat die Aufgabe, die Tierwelt wissenschaftlich zu betrachten. Man kann an diese Aufgabe von verschiedenen Gesichtspunkten aus herantreten und so ergeben sich verschiedene Richtungen der Forschung.

1. Die Systematik; sie hat die Aufgabe, die einzelnen Arten der Tiere zu benennen und die große Menge der Arten in ein übersichtliches System zu ordnen. Sie führt also zu der Klassifikation, d. h. zu der Einteilung des Tierreichs in Stämme, Klassen, Ordnungen, Familien, Gattungen, Arten und Rassen. Wenn eine solche Einteilung auf die natürliche Verwandtschaft gegründet ist, heißt sie natürliches System. In einem solchen System kommen alle Ergebnisse der morphologischen und der phyletischen Betrachtung zur Geltung. — Neben dem natürlichen System gibt es in den einzelnen Klassen, Ordnungen und Familien künstliche Systeme und Bestimmungstabellen, welche die Erkennung und Bestimmung der Tiere erleichtern sollen; sie benutzen nur wenige und leicht erkennbare Merkmale.

2. Die Morphologie oder vergleichende Anatomie; sie behandelt den äußerlich sichtbaren und den inneren Bau der Tiere. mit Betonung der Aehnlichkeiten und Unterschiede, welche in dieser Hinsicht zwischen den Stämmen, Klassen und Ordnungen bestehen. Die Zerlegung eines Tieres zum Zweck der Betrachtung des inneren Baues heißt Zootomie. Die vergleichende Anatomie stand ursprünglich unter dem Gesichtspunkt, daß die Organe der Tiere mit denjenigen des Menschen verglichen werden sollten. Aber in der Zoologie kommt es hauptsächlich auf die Vergleichung des Baues verschiedener Tiere unter sich an.

Findet man bei verschiedenen Tieren eine Aehnlichkeit oder Uebereinstimmung in bezug auf irgendein Organ, so ist zu erwägen, ob diese Aehnlichkeit auf gemeinsamer Abstammung beruht oder durch konvergente Anpassung an gleichartige Lebensweise entstanden ist.[1] Die Morphologie steht also in Wechselbeziehungen zu der

3. Stammesgeschichte oder Phylogenie (phylogenetischen oder phyletischen Forschung). Nach der Deszendenztheorie stehen die Tiere untereinander in stammesgeschichtlichem Zusammenhang, wobei die höheren Formen von niederen und ursprünglicheren oder einfacheren abzuleiten sind (vgl. den Artikel „Deszendenztheorie"). Man kann sich die Verwandtschaft zwischen verschiedenen Tieren in der Form eines verzweigten Baumes, eines Stammbaumes vorstellen. — Die Tierarten, welche in früheren Erdperioden gelebt haben, sind zum Teil als Versteinerungen (Fossilien) erhalten. Die Lehre von den Versteinerungen, die Paläontologie ist also für die Stammesgeschichte sehr wichtig (vgl. den Artikel „Paläontologie").

4. Die Ontogenie oder Entwickelungsgeschichte ist die Lehre von der Entwickelung der Tiere vom befruchteten Ei bis zur vollen Ausbildung (vgl. den Artikel „Ontogenie"). Hierher gehört zunächst die Lehre von der Entwickelung der jungen Tiere innerhalb der Eihaut oder Eischale oder in den Embryonalhüllen, die Embryologie. Ferner bei denjenigen Tieren, welche nach dem Ausschlüpfen aus der Eihülle oder nach der Geburt noch eine Verwandlung (Metamorphose) durchmachen, die Beschreibung dieser Verwandlung und überhaupt aller Veränderungen, welche noch bis zur Zeit der vollen Reife eintreten. — In ihrer ersten Anlage zeigen die Organe oft eine ursprünglichere Form als in der definitiven Ausbildung und erinnern so an phyletisch ältere Stufen. Manche Organe sind nur bei den Embryonen oder Larven vorhanden, und einige derselben entsprechen früheren Stufen der Stammesgeschichte. Insofern enthält die Ontogenie auch Anhaltspunkte für die phylogenetische Forschung (vgl. den Artike „Deszendenztheorie" unter 5 S. 935). Die Ontogenie hat also auch sehr nahe Wechselbeziehungen zu der Morphologie und vergleichenden Anatomie. — Will man zu einer physiologischen Erklärung der Entwickelungsvorgänge gelangen,

[1]) Wenn die Organe zweier Tiere verglichen werden, so nennen wir diejenigen Organe homolog, welche der Abstammung nach sich entsprechen, z. B. Arm des Menschen und Flügel des Vogels oder Nase des Hundes und Rüssel des Elefanten. Analog heißen dagegen solche Organe, welche der Funktion nach gleich sind, z. B. Flügel des Vogels und Flügel der Fliege oder Kiemen der Fische und Kiemen der Muscheln.

so ergibt sich die experimentelle Entwickelungsgeschichte oder Entwickelungsmechanik (s. unten).

5. Die Histologie oder Gewebelehre ist die Lehre von der Zusammensetzung des Körpers aus Zellen und Geweben (vgl. den Artikel „Gewebe des tierischen Körpers"). Sie beruht auf der mikroskopischen Untersuchung und wird daher zuweilen auch als mikroskopische Anatomie bezeichnet. — Die Lehre von der ontogenetischen Entstehung der Gewebe heißt Histogenie. — Zu der Histologie gehört auch die Lehre von der Zelle, ihren Bestandteilen und ihren Lebensvorgängen (Zellenlehre oder Cytologie).

6. Die Physiologie behandelt die Lebensvorgänge im Organismus, also die Funktionen der einzelnen Organe (vgl. den Artikel „Physiologie" S. 873). Sie hat die anatomische und histologische Erforschung der Organe zur Voraussetzung. Sie soll ihr Ziel darin sehen, die physiologischen Vorgänge aus physikalischen und chemischen Vorgängen zu erklären. — Insofern die Funktionen bei verschiedenen Tieren verglichen werden, entsteht die vergleichende Physiologie, welche der vergleichenden Anatomie zur Seite tritt und wie diese mit der phylogenetischen Betrachtung in Wechselbeziehung steht. — Wenn die Physiologie die Ursachenketten in der ontogenetischen Entwickelung zu erkennen bestrebt ist, wird sie zur Entwickelungsphysiologie; wie alle Physiologie bedient sie sich experimenteller Methoden und kann demnach auch als experimentelle Entwickelungsgeschichte bezeichnet werden; wegen ihres Strebens nach mechanischer Auffassung entwickelungsgeschichtlicher Probleme wird sie auch oft Entwickelungsmechanik genannt. Das Wort Entwickelungsmechanik stammt von W. Roux. Vgl. den Artikel „Entwickelungsmechanik oder Entwickelungsphysiologie der Tiere".

Zur Physiologie im weitesten Sinne des Wortes gehört auch die Vererbungslehre; diese wird aber gewöhnlich im Anschluß an die Deszendenztheorie behandelt, zu welcher sie enge Beziehungen besitzt (vgl. den Artikel „Vererbung").

7. Die Biologie oder Oekologie[1]) betrifft die Lebensbedingungen und die Lebensweise der Tiere, insbesondere die Art der Erwerbung der Nahrung, die Fähigkeit, den Feinden zu entgehen, den Bau von Wohnungen, Nestern u. dgl., die Paarung, die Fortpflanzung und die Brutpflege. Auch die Beziehungen der Tiere zueinander gehören in dieses Gebiet, z. B. das Gesellschaftsleben, die Symbiose und der Parasitismus (vgl. die Artikel „Tierstaaten" und „Parasitismus").

Da alle Tiere von der Pflanzenwelt abhängig sind (direkt oder indirekt) und die Lebensweise durch die Temperatur, die Feuchtigkeit und mancherlei andere physikalische Faktoren beeinflußt wird, gehören zur Oekologie alle Beziehungen zur Umwelt.

Das von Dahl eingeführte Wort Ethologie bedeutet die Lehre von den Aufenthaltsorten und der Lebensweise der Tiere; es hat also einen ähnlichen Sinn wie das Wort Oekologie.

Das Leben der Tiere ist größtenteils durch Reflexe und Instinkte geregelt; außerdem haben sich im Tierreich allmählich auch höhere Geistesfähigkeiten entwickelt. Bei den Säugetieren kann von einer Tierseele gesprochen werden, welche mit der menschlichen Seele phyletisch verwandt ist. Wenn man die Lebensweise der Tiere von diesem Gesichtspunkt aus betrachtet, also die geistigen Kräfte der Tiere zum Gegenstand der Untersuchung macht, kommt man zur Tierpsychologie. Sofern man die Fähigkeiten und Tätigkeiten der Tiere aus dem Bau des Nervensystems zu erklären sucht, hängt die Tierpsychologie mit der Physiologie des Nervensystems zusammen (vgl. den Artikel „Tierpsychologie").

8. Die Tiergeographie, Zoogeographie oder Chorologie behandelt die Verbreitung der einzelnen Tierarten in den Erdteilen und Ländern (vgl. den Artikel „Zoogeographie"). Die Tierwelt eines Erdteils oder eines Landes heißt seine Fauna. — Die Tiergeographie steht einerseits in Beziehung zur Oekologie, da jede Tierart bei ihrer Verbreitung von ihrer Ernährungsweise und sonstigen Lebensweise abhängig, also auch an ein gewisses Klima und eine bestimmte Vegetation oder an gewisse physikalische und chemische Verhältnisse der Umgebung gebunden ist. Andererseits muß sie die Geologie und die Paläontologie berücksichtigen, da die jetzige Verteilung der Tierarten von den Verbreitungsmöglichkeiten abhängt, welche in früheren Zeiten bestanden, insbesondere von den in früheren geologischen Perioden vorhandenen Verbindungen und Trennungen der Kontinente. — Die geographische Verbreitung der im Wasser lebenden Tiere fällt unter andere Gesichtspunkte als die Verbreitung der Landtiere (vgl. die Artikel

[1]) Das Wort Biologie war früher in diesem Sinne im Gebrauch; da dasselbe Wort aber auch die Lehre von den Lebewesen überhaupt bedeutet, führte Ernst Haeckel (1866) das Wort Oekologie ein. Vgl. die Artikel „Biologie" und „Oekologie der Tiere".

„Süßwasserfauna" und „Tiefseefauna", sowie „Plankton"). Insbesondere kommen für die Meerestiere vor allem die Strömungen und die wechselnde Temperatur des Wassers in Betracht. Auch haben die verschiedenen Tiefenstufen des Meeres jeweils ihre besondere Tierwelt. Zur Tiergeographie im weiteren Sinne des Wortes kann man allerdings auch die Verteilung der Meerestiere hinzurechnen.

Alle diese Richtungen bilden in ihrer Gesamtheit die wissenschaftliche Zoologie, deren Ziel die Erkenntnis ist, ohne Rücksicht auf praktischen Nutzen. Es schließt sich die angewandte Zoologie an, welche die zoologische Wissenschaft für andere Wissenschaften nutzbar macht oder bestimmten praktischen Zwecken dient. Hier ist die medizinische Zoologie zu nennen, welche sich hauptsächlich mit denjenigen Tieren beschäftigt, welche als Krankheitserreger in Betracht kommen oder von denen man Arzneimittel gewinnt; ferner die landwirtschaftliche Zoologie, welche die Haustiere betrifft, sowie die zahlreichen tierischen Parasiten und Schädlinge an Kulturpflanzen und Haustieren. Auch die Forstzoologie ist hier zu nennen, welche sich nur auf die Tiere des Waldes bezieht, insbesondere auf die tierischen Schädlinge an den Waldbäumen.

Schließlich gibt es innerhalb der Zoologie einzelne Wissenszweige, welche nur auf eine Abteilung des Tierreichs sich beziehen wie z. B. die Entomologie (Insektenkunde), Helminthologie (Wurmkunde), Malakozoologie (Molluskenkunde), Ichthyologie (Fischkunde), Herpetologie (Reptilienkunde), Ornithologie (Vogelkunde) usw. — Ein Grenzgebiet der Zoologie und der Botanik ist die Protistenkunde, insofern zu den Protisten die niedersten Organismen des Tierreichs und des Pflanzenreichs gehören.

2. Promorphologie. Bei der Beschreibung der Form und des Baues der Tiere sind verschiedene Grundformen zu unterscheiden. Häckel führte für die Grundformenlehre das Wort Promorphologie ein.

Zuerst ist der kugelige Bau zu nennen, welcher bei manchen Protozoen vorkommt. Bei dieser sphärischen oder homaxonen Grundform gibt es keine Hauptachse. Wenn eine Hauptachse zu erkennen ist, nennt man die Grundform monaxon.

Bei radiär gebauten (radial symmetrischen) Tieren unterscheidet man eine Hauptachse und die zu ihr senkrecht gehenden Nebenachsen oder Radien, welche unter sich gleichwertig sind. Es gibt so viele Symmetrieebenen als Radien vorhanden sind. Derjenige Teil des Tieres, welcher zu einem Radius gehört, heißt ein Antimer (z. B. ein Arm eines Seesterns). Die Ebene, welche durch die Hauptachse und einen Radius geht, ist also eine Symmetrieebene für das betreffende Antimer wie für das ganze Tier. Halbiert man die Winkel zwischen zwei benachbarten Radien, so erhält man die Interradien. Als die geometrische Grundform der radiär gebauten Tiere kann eine Pyramide gelten, deren Grundfläche ein regelmäßiges Vieleck ist, das so viele Seiten hat als Radien vorhanden sind.

Die bisymmetrisch oder disymmetrisch gebauten Tiere (z. B. die Ctenophoren) haben zwei Symmetrieebenen; man nennt sie gewöhnlich zweistrahlig symmetrische Tiere. Haeckel nannte sie Kreuzachsige, Stauraxonia. Die Schnittlinie der beiden Symmetrieebenen ist die Hauptachse. Die geometrische Grundform ist eine Pyramide, deren Grundfläche ein Rechteck oder eine Ellipse ist. Es ist unrichtig diesen Fall als einen Spezialfall der radiär gebauten Tiere zu betrachten, da ja hier die Radien ungleichwertig sind. Wohl aber kann dieser Bau phyletisch aus dem radiären Bau abgeleitet werden.

Die bilateralen oder monosymmetrischen Tiere haben nur eine Symmetrieebene, welche das Tier in zwei spiegelbildlich gleiche Hälften teilt. Die Symmetrieebene heißt Medianebene. In der Medianebene verläuft in der Längsrichtung des Tieres die Längsachse. Über der Längsachse liegt die Rückenseite, unter ihr die Bauchseite des Tieres. Schnitte senkrecht zur Längsachse heißen Querschnitte (Transversalschnitte).

Diejenigen Schnitte, welche parallel der Medianebene gehen, nennt man Sagittalschnitte, diejenigen welche senkrecht zur Medianebene und parallel zur Längsachse gehen, Frontalschnitte (beim Menschen parallel der Stirn).

Wenn bilaterale Tiere der Länge nach Abschnitte oder sich wiederholende Teile zeigen, so nennt man diese Folgestücke oder Metameren. In der Regel sind die Metameren rechts und links gleichmäßig ausgebildet. Wenn die aufeinanderfolgenden Abschnitte des Körpers nicht nur äußerlich als Ringel erscheinen, sondern auch in dem inneren Bau sich wiederholende Organe zeigen, heißen sie Segmente. — Sind die Segmente unter sich gleichartig, so besteht eine homonome Segmentierung, sind sie ungleichartig, eine heteronome.

In manchen Fällen ist die bilaterale Symmetrie aus dem radiären Bau hervorgegangen, wobei eine Symmetrieebene zur Medianebene wurde (z. B. Oktaktineen und irreguläre Seeigel). Haeckel unterscheidet daher von den echt bilateralen Grundformen, die er Dipleura oder Zygopleura nannte, die aus radiären Formen entstandenen bilateral-radialen Grundformen, die er Amphipleura nannte.

3. Geschichte der Zoologie. 3a) Altertum. Wie bei anderen Wissenschaften, kann man auch in der Geschichte der Zoologie drei Perioden unterscheiden: das Altertum, das Mittelalter und die Neuzeit. — Die griechische Philosophie[1]) machte schon in ältester Zeit den Versuch, die Tierwelt durch eine stammesgeschichtliche Entwickelung zu erklären.

[1]) E. Zeller, Philosophie der Griechen. 5. Aufl. Leipzig 1892.

Die jonischen Naturphilosophen lehrten, daß das Lebendige im Wasser entstanden sei und daß die Landtiere aus Wassertieren hervorgegangen seien. Wahrscheinlich ist diese Theorie schon von Thales (im 7. und 6. Jahrh. v. Chr.) ausgesprochen worden, welcher ja das Wasser als den Grundstoff aller Dinge betrachtete. Sicher bekannt ist sie von seinem Nachfolger Anaximander (im 6. Jahrh. v. Chr.). Dieser nahm eine Urmaterie, also einen nicht genauer bestimmbaren Urstoff an, aus welchem die Luft, das Wasser und die festen Körper beständen. Das Lebendige sei aus dem Feuchten hervorgegangen. Auch die Menschen hätten ursprünglich als fischartige Wesen im Wasser gelebt, seien dann ans Land gestiegen und hätten ihre Hülle abgeworfen. d. h. sich in Menschen verwandelt. Da schon bei Anaximander das Lebendige durch den Einfluß der Wärme aus dem Feuchten hervorgeht (wie aus dem Schlamm in der Sonnenwärme Tiere entständen), so läßt sich auch leicht die Meinung Heraklits verstehen, welcher den Gegensatz des Kalten und des Feurigen in den Vordergrund stellte und die menschliche Seele als die feurigere aus der kälteren und feuchteren Seele der Tiere herleitete. Diese alten Naturphilosophen hatten also gewissermaßen eine primitive Deszendenztheorie. Man findet sogar einen Versuch, die Zweckmäßigkeit der tierischen Organisation durch ein mechanisches Prinzip zu erklären, indem der Philosoph Empedokles nur solche Tiere für existenzfähig hielt, bei welchen die Teile zu einem harmonischen Ganzen sich zusammenfügen. — Zwischen der Tierseele und der menschlichen Seele besteht nach den ältesten griechischen Schriftstellern kein wesentlicher Unterschied. Manche Philosophen vertreten die Idee der Seelenwanderung, welche ja die Gleichartigkeit der Tierseele und der Menschenseele in sich schließt (Pythagoräer, Empedokles).

Selbst Plato zeigt in seinen ältesten Schriften die Lehre von der Seelenwanderung[1]), gibt aber dann den Gedanken der Wanderung durch Tierleiber auf und behält nur den Gedanken der Unsterblichkeit der Seele bei. Indem er die Denkkraft für den unsterblichen Teil der Seele erklärte, legte er den Grund zu der Anschauung, welche wir bei Aristoteles finden und welche schon eine wesentliche Trennung zwischen der tierischen und der menschlichen Seele in sich schließt. Nach Aristoteles haben die Tiere nur eine fühlende Seele, der Mensch allein eine denkende Seele. Diese Lehre hatte für die Zukunft eine überaus große Bedeutung; im Anschluß an Aristoteles sprachen die Stoiker den Tieren nur eine Seele niedriger Art zu, in welcher die Triebe herrschen und die Vernunft fehlt. Diese Auffassung ging in die Kirchenlehre über und wurde so zur herrschenden Meinung bei allen christlichen Völkern.[1])

Was das griechische Altertum an zoologischen Kenntnissen besaß, ist aus den Werken des Aristoteles ersichtlich. Insofern seine Schriften durch Jahrhunderte hindurch die Grundlage des naturwissenschaftlichen Wissens bildeten, wird Aristoteles mit Recht der Vater der „Naturgeschichte“ genannt.

Die für die Zoologie in Betracht kommenden Werke sind folgende: 1. Naturgeschichte der Tiere (9 Bücher), 2. Die Teile der Tiere (4 Bücher), 3. Zeugungs- und Entwickelungsgeschichte der Tiere (5 Bücher).

Es waren Aristoteles 520 Tiere bekannt, größtenteils solche, welche in Griechenland vorkommen, auch einige ausländische, hauptsächlich afrikanische, wie Kamel, Elefant und Nilpferd.[2]) Man findet bei ihm auch zahlreiche Angaben über den inneren Bau der Tiere und hauptsächlich über ihre Fortpflanzung und Entwickelung. Zwischen vielen richtigen Beobachtungen stehen aber sagenhafte Angaben oder falsche Beobachtungen, welche zum Teil von älteren Schriftstellern entnommen sind; z. B. stammt von Herodot die falsche Nachricht, daß das Nilpferd zweihufig sei wie ein Ochs und eine Mähne habe wie ein Pferd. Auch spielt die Lehre von der Urzeugung bei Aristoteles eine große Rolle; z. B. gehen alle Schnecken aus Schlamm und Fäulnis hervor und alle Muscheln „wachsen gerade aus dem Boden an sandigen und schlammigen Stellen“.

Von dem System des Aristoteles und seiner Einwirkung auf die späteren zoologischen Systeme wird in dem Abschnitt über die Systematik die Rede sein (s. S. 1002).

Das römische Altertum weist ebenfalls einen Schriftsteller auf, welcher das naturwissenschaftliche Wissen seiner Zeit zusammenfaßte; es ist Plinius der Aeltere, der im ersten Jahrhundert unserer Zeitrechnung lebte.[3]) Aus seinen Schriften ist ersichtlich, daß die Naturgeschichte seit der Zeit des Aristoteles keine Fortschritte gemacht hatte. Vielmehr enthalten die Werke des Plinius viel mehr Unrichtigkeiten und sagenhafte Angaben. Plinius war ein

[1]) E. Rhode, Psyche, Seelenkult und Unsterblichkeitsglaube der Griechen. 2. Aufl. 1898.

[1]) H. E. Ziegler, Der Begriff des Instinktes einst und jetzt. Eine Studie über die Geschichte und die Grundlagen der Tierpsychologie. 2. Aufl. Jena 1910.

[2]) Sundevall, Tierarten des Aristoteles. Stockholm 1863.

[3]) Cajus Plinius Secundus, geb. in Como im Jahr 23 n. Chr., gestorben beim Ausbruch des Vesuvs 79 n. Chr.

Büchergelehrter und Vielschreiber; er rühmte sich 2000 Bände anderer Schriftsteller benutzt zu haben und hinterließ 37 Bücher der Naturgeschichte. Unter den von Plinius aufgeführten Tieren befinden sich mehrere Fabelwesen. Von den bekannten Tieren werden allerlei Merkwürdigkeiten erzählt, und vielen Tieren oder einzelnen Organen derselben wird eine Heilkraft zugeschrieben. Obgleich die Werke des Plinius in bezug auf die wissenschaftliche Betrachtung der Tierwelt hinter denen des Aristoteles zurückbleiben, haben sie doch in der Folgezeit eine große Wirkung gehabt und waren zu manchen Zeiten mehr bekannt und mehr geschätzt als die letzteren.

Neben den Zoologen des Altertums müssen hier auch die wichtigsten Aerzte des Altertums genannt werden, da sie für die Anatomie und Physiologie der späteren Zeiten die Grundlage schufen. Unter den griechischen Aerzten war Hippokrates der bedeutendste, welcher im 5. und 4. Jahrhundert v. Chr. lebte (vgl. den Artikel „Hippokrates"); er vertrat die Lehre von den vier Säften (Blut, Schleim, gelbe Galle und schwarze Galle), deren richtige Beschaffenheit die Gesundheit bedinge.[1] Bei jeder Krankheit sei ein Krankheitsstoff vorhanden, welcher die Säfte verändere und von der Natur überwunden werden müsse. Den Sitz der seelischen Tätigkeit verlegte Hippokrates in das Herz. Seine Lehre stand durch Jahrhunderte in hohem Ansehen. Sein Einfluß zeigt sich auch bei dem wichtigsten medizinischen Schriftsteller des römischen Altertums, bei Galenos. Dieser war 131 n. Chr. in Pergamon in Kleinasien geboren und lebte später in Rom. Das Leben beruht auf den Funktionen des Körpers und diese sind von den Säften abhängig. Je nachdem einer der vier Säfte vorherrscht, ergeben sich die vier Temperamente (Sanguiniker, Phlegmatiker, Choleriker, Melancholiker) und mit diesen sind Dispositionen zu bestimmten Krankheiten verbunden. Das wesentliche Kennzeichen der Seele ist die Atmung. Von den einzelnen Teilen der Seele, den Lebensgeistern, hat der psychische seinen Sitz im Gehirn, der vitale im Herzen, der physische in der Leber (vgl. den Artikel „Physiologie" S. 874). Galen schöpfte seine anatomischen Kenntnisse aus der Zerlegung von Tieren und wandte schon die Vivisektion an. Seine anatomischen Beobachtungen waren schon im Altertum geschätzt und gewannen in der Zeit des Humanismus eine neue Bedeutung.

[1]) Diese Lehre stammt nicht von ihm, sondern ist älteren Ursprungs (Alkmaion, Pythagoras u. a.)

3b) Mittelalter. Als die christliche Philosophie an die Stelle der antiken Philosophie trat und die Kirchenlehre die antike Wissenschaft ersetzte, schätzte man nur die theologische Spekulation und verachtete die Beobachtung der Natur. Die Naturwissenschaften konnten also durch Jahrhunderte hindurch keine Fortschritte machen. In zoologischer Hinsicht begnügte man sich mit einigen Ueberlieferungen aus dem Altertum, welche dem Geiste der Zeit entsprechend in den Dienst religiöser Betrachtung gestellt wurden. Charakteristisch ist ein vermutlich in Alexandrien entstandenes Buch, welches Physiologus hieß und in 12 Sprachen verbreitet war. Es nennt 41 Tiere und fügt bei jedem eine religiöse oder moralische Lehre bei, wie folgende Beispiele zeigen. „Wenn der Salamander ins Feuer kommt, so löscht er es aus; so schadet dem Gerechten keine Gefahr, wie auch die drei Jünglinge im Feuerofen unversehrt blieben". „Der Fuchs stellt sich tot, wenn er Hunger hat, damit die Vögel sich auf ihn setzen, um ihn zu fressen und er sie so fangen kann; ebenso ergreift und verschlingt der Teufel die, welche von ihm getäuscht von seinem Fleisch essen, d. h. in Sünden leben."

3c) Die Neuzeit von der Renaissance bis zum 18. Jahrhundert. In das 13. und 14. Jahrhundert fällt der Anfang einer neuen Zeit, welche man in der Wissenschaft wie in der Kunst als Renaissance bezeichnen kann. Die Schriftsteller der Altertums werden wieder gelesen, und es entsteht eine neue Wissenschaft, welche sich von der kirchlichen Leitung befreit. Man erkennt den Wert der Beobachtung der Natur und beginnt die Berichte des Altertums durch neue Untersuchungen zu prüfen.[1])

Im Jahre 1260 übersetzte Wilhelm von Moerbeke die Tiergeschichte des Aristoteles in die lateinische Sprache, deren Kenntnis damals bei allen Gebildeten verbreitet war. Der berühmte Dominikaner Albertus Magnus (Albert, Graf von Bollstädt) schöpfte aus Aristoteles (vgl. den Artikel „Albertus Magnus"), ebenso sein Schüler, der Dominikaner Thomas von Cantimbré (Thomas Cantimpratensis), welcher im 13. Jahrhundert ein Buch über die Natur (Liber de natura rerum) verfaßte. Dieses verwertete Konrad von Megenberg (1309 bis 1374) zu einem um die Mitte des 14. Jahrhunderts (1349) erschienenen

[1]) Der Höhepunkt der Renaissance liegt im 15. Jahrhundert. Hier ist der große Künstler Leonardo da Vinci zu nennen, welcher sich auch mit der Anatomie des menschlichen Körpers beschäftigte. Ein Band von 235 großen anatomischen Zeichnungen befindet sich in der K. Handzeichnungssammlung in London.

„Buch der Natur", welches schon von eigener Beobachtung und Kritik Zeugnis gibt und im 15. Jahrhundert durch den Druck weite Verbreitung fand; es war die erste Naturgeschichte in deutscher Sprache.[1])

Die neue Buchdruckerkunst ermöglichte auch die weitere Verbreitung der Schriften des Aristoteles, des Plinius, des Hippokrates und des Galenos. Es erschienen mancherlei Bearbeitungen des in den antiken Schriftstellern enthaltenen Stoffes, wobei sich immer mehr das Bestreben zeigte, das Wahre vom Falschen zu trennen.[2]) Auch begann man die Werke durch Holzschnitte und Kupferstiche zu illustrieren, die nach der Natur gezeichnet waren. Das Ansehen der alten Autoren war aber so groß, daß die Berichtigung ihrer Irrtümer nur unter lebhaften Kämpfen erfolgte. Auf dem Gebiet der menschlichen Anatomie trat Andreas Vesalius den Angaben Galens entgegen und gab in seinem berühmten Werke Corporis humani fabrica (1543) eine neue Darstellung, welche auf eigener Beobachtung beruhte.[3]) Mit ihm beginnt eine Zeit neuer anatomischer Forschung, welche viele berühmte Namen aufweist (Eustachius, Varolius, Spigelius u. a.). Hier muß auch Fabricius ab Aquapendente (Padua 1537 bis 1619) genannt werden, welcher die embryologische Forschung begann.

Im 16. und 17. Jahrhundert erweiterte sich das Gebiet der Zoologie. Aus den neuen Ländern, welche durch die Entdeckung Amerikas und die Auffindung des Seewegs nach Ostindien bekannt wurden, erfuhr man von vielen neuen Tieren. So beschrieb Franzisco Hernandez, welcher Leibarzt Philipps II. von Spanien war und von ihm nach Mexiko gesandt wurde, 40 neue Vierfüßer, 229 Vögel u. a. m.

Auf das ganze Gebiet der Zoologie bezogen sich folgende Werke. Conrad Gesner suchte in seinem Tierbuch das zoologische Wissen seiner Zeit zusammenzufassen (Historia animalium, 1551 bis 1558); sein mit zahlreichen guten Holzschnitten geziertes Werk stand lange Zeit in hohem Ansehen. In noch vollständigerer Weise wollte Aldrovandi in Bologna aus allen vorhandenen Schriften die zoologischen Kenntnisse zusammenstellen; von seinem großen Werk (de animalibus) erschien der erste Band 1599, der letzte nach seinem Tode von anderen Verfassern herausgegeben 1642 (vgl. die Artikel „Gesner" und „Aldrovandi"). Auch Jonstonus ließ ein ähnliches großes Sammelwerk erscheinen (1650 bis 1773).

Während diese Werke dem inneren Bau der Tiere wenig Aufmerksamkeit widmeten, gaben andere Forscher eingehende Beschreibungen der Anatomie einzelner Tiere heraus. Der Anatom Severino (gest. 1656 in Neapel) betonte die Notwendigkeit der zootomischen Untersuchung der Tiere und der vergleichend-anatomischen[1]) Betrachtungsweise (Zootomia democritaea 1645). Redi untersuchte die Viper (1664) und den Zitterrochen (1671), Lorenzini den Zitterrochen (1678), Willis die Gehirne und das Nervensystem verschiedener Tiere.

Die Lehre von der Urzeugung, welche bei Aristoteles eine so große Rolle gespielt hatte, mußte sich bei sorgfältiger Beobachtung als unrichtig erweisen. William Harvey stellte ihr hypothetisch den Satz entgegen, daß jedes Tier aus einem Ei entstehe (Omne vivum ex ovo). Redi bestritt, daß aus faulenden Substanzen Würmer oder Maden entständen und zeigte, daß die Maden aus Fliegeneiern hervorgehen (vgl. die Artikel „Harvey" und „Redi").

Die Herstellung der Glaslinsen und die Erfindung des sogenannten einfachen Mikroskops (welches nur eine stark vergrößernde Lupe war) ermöglichten ein Eindringen in den feineren Bau der Tiere und führten zur Entdeckung der tierischen Kleinwelt. Berühmt sind die anatomischen und histologischen Studien von Swammerdam (Leyden 1637 bis 1680) und von Malpighi (Bologna 1628 bis 1694), durch welche insbesondere der Bau der Insekten und der Mollusken bis ins einzelne festgestellt wurde (vgl. die Artikel „Malpighi" und „Swammerdam"). — A. v. Leeuwenhoek (Delft 1632 bis 1723) entdeckte die Infusionstierchen (vgl. den Artikel „Leeuwenhoek"), ein unter seiner Leitung arbeitender Student, Ludwig von Ham, die menschlichen Samenzellen (1677).

Swammerdam zeigte bei Fröschen, daß die Samenzellen zur Befruchtung des Eies nötig sind.

Auch die physiologische Betrachtung der Organismen hat im 17. Jahrhundert große

[1]) Raschke, Die Zoologie in Megenbergs Buch der Natur. Programm des k. Realgymnasiums zu Annaberg 1898.

[2]) Hier mag auch das an Aristoteles sich anschließende Werk des Engländers E. Wotton genannt werden (De differentiis animalium libri X), das in Paris 1552 erschien.

[3]) Vesalius stammte aus einer Familie, die sich nach ihrer Heimatstadt Wesel benannte, war 1514 in Brüssel geboren, studierte in Löwen und Paris, war später Professor zu Padua, Pisa, Bologna und Basel, dann Leibarzt Karls V., später Philipps II. Er wurde von der spanischen Inquisition zum Tode verurteilt, von Philipp II. aber zu einer Büßerreise nach Jerusalem begnadigt und starb auf der Rückreise beim Scheitern des Schiffes 1564.

[1]) Allerdings stammt das Wort „Anatomia comparata" von Willis (1622 bis 1675).

Fortschritte zu verzeichnen. Der in der Schule von Bologna ausgebildete Engländer William Harvey gab 1628 die erste richtige Beschreibung des Blutkreislaufs (vgl. den Artikel „Harvey“). Der oben genannte Malpighi bestätigte diese Lehre durch direkte Beobachtung, indem er die Zirkulation in der Froschlunge am lebenden Tiere mikroskopisch beobachtete (1661). — Malpighi kann als der theoretische Begründer der modernen Physiologie betrachtet werden. Er war ums Jahr 1656 in Pisa von seinem Freunde Borelli in die Lehre von Galilei eingeführt worden, welcher die Bewegung der Planeten aus physikalischen Prinzipien erklärte und für die Naturwissenschaft überhaupt den Grundsatz aufstellte, daß man von allen transzendenten und finalen Ideen absehen und nur nach den Gesetzen der Natur und den mechanischen Ursachen forschen solle. In solcher Art wollte Borelli auch die Lebenserscheinungen aus physikalischen Ursachen erklären (vgl. die Artikel „Physiologie“ S. 875 und „Borelli“), und Malpighi stellte die Lehre auf, daß das Leben auf physikalischen und chemischen Vorgängen beruht.[1])

3d) Neuzeit im 18. und 19. Jahrhundert. Das Bekanntwerden vieler neuer Tiere und die bessere Kenntnis des inneren Baues der Tiere, machte eine neue Uebersicht und Ordnung der Tierwelt nötig, und so bringt das 18. Jahrhundert große Fortschritte auf dem Gebiete der Systematik. John Ray (1628 bis 1705) stellte eine neue Einteilung des Tierreichs auf, welche allerdings von derjenigen des Aristoteles nur wenig verschieden war (vgl. S. 1003). Er machte sich um die Systematik hauptsächlich dadurch verdient, daß er die Beschreibung der einzelnen Arten zum Ausgangspunkt nahm und die Art (Spezies) als eine Tierform bezeichnete, die bei der Fortpflanzung wieder ihresgleichen hervorbringt.[2])

Carl von Linné (1707 bis 1778) gilt als der Begründer der modernen Systematik (vgl. den Artikel „Linné“). Auch er geht von der Beschreibung der einzelnen Arten aus. Er betrachtete die Arten gemäß dem biblischen Bericht als von Gott geschaffen, sozusagen als verkörperte Ideen Gottes. Nur bei den Haustieren und Kulturpflanzen sah er die Rassen nicht als ursprünglich geschaffen, sondern als nachträglich entstanden an. — Linné führte für die Arten kurze Diagnosen ein und schuf ein System von Kategorien, welches die systematische Vereinigung der dem Bau nach zusammengehörigen Tiere ermöglichte. Er teilte das Tierreich in Klassen, Ordnungen, Gattungen und Arten. Die Art trägt den Gattungsnamen und den Artnamen, z. B. Felis leo Löwe (wobei Felis der Gattungsname, leo der Artname ist); diese Benennungsweise nennt man die binäre Nomenklatur. Die von Linné aufgestellten Kategorien sind zum dauernden Besitz der Wissenschaft geworden; es kam später nur noch der Begriff der Familie hinzu.

Das Hauptwerk Linnés, Systema naturae, erschien in erster Auflage 1735; es wurde von ihm vielfach erweitert und umgearbeitet; die 10. Auflage erschien 1758, die letzte von ihm besorgte, die 12., 1766.

Auf Linné folgte ein Aufblühen der Systematik. Aber auch die vergleichende Anatomie machte im 18. Jahrhundert bedeutende Fortschritte. Auf diesem Gebiet arbeiteten Peter Camper (1722 bis 1789), Alexander Monro, der Vater (1697 bis 1677), und sein Sohn gleichen Namens (1732 bis 1817), Albrecht von Haller (1708 bis bis 1777), John Hunter (1728 bis 1793), J. F. Blumenbach (1752 bis 1840) und K. F. Kielmeyer (1765 bis 1844). Ein Schüler des letzteren war der große Cuvier, welcher auch die fossilen Tiere in den Kreis der Betrachtung zog und auf der vergleichenden Anatomie, der Paläontologie und der Systematik ein neues Lehrgebäude der Zoologie errichtete (vgl. die Artikel „Haller“, „Hunter“, „Blumenbach“, „Cuvier“, „Réaumur“ und „Rösel von Rosenhof“).

Nicht nur über den inneren Bau der Tiere, sondern auch über ihre Lebensweise wurden neue Beobachtungen bekannt. Réaumur beschrieb das Leben der Bienen und anderer Insekten. Rösel von Rosenhof gab prachtvolle Werke über die Insekten und über die Frösche heraus.

In der Aufklärungsperiode des 18. Jahrhunderts begann man die Tierwelt unter neuen Gesichtspunkten zu betrachten. Man glaubte nicht mehr an den biblischen Schöpfungsbericht und begann an eine allmähliche Entwickelung der Tierwelt zu denken. Buffon (1707 bis 1788) ging von dem feurigen Zustand des Erdballes aus, welcher allmählich sich abkühlte, so daß Organismen sich bilden konnten. In der Tierwelt besteht eine Stufenreihe, welche vom Einfachen zum Komplizierteren führt. Die vergleichende Anatomie zeigt vielfach, daß ein Organ eine allmähliche Vervollkommnung oder eine Umgestaltung erfahren hat, wie z. B. der Fuß der Einhufer aus einem fünfzehigen Fuß

[1]) F. Todaro, Marcello Malpighi, Discorso in occasione della inauguratione del monumento. Roma 1897.

[2]) „Welche Formen der Species nach verschieden sind, behalten diese ihre spezifische Natur beständig, und es entsteht nicht die eine aus dem Samen der anderen und umgekehrt.“

hervorging. Wenngleich Buffon die Stufenreihe vielleicht mehr ideel als reell auffaßte, so ist er doch jedenfalls dem Deszendenzgedanken sehr nahe gekommen (vgl. den Artikel „Buffon").

Der Gedanke der allmählichen Entwickelung der Tierwelt findet sich auch bei dem Materialisten Lamettrie (1709 bis 1751) und bei den Enzyklopädisten (Diderot).

Auch in England führte die Philosophie der Aufklärungszeit zu dem Deszendenzgedanken hin. Erasmus Darwin (der Großvater von Charles Darwin) lehrte in seiner „Zoonomia" (1794 bis 1796), daß die Tierwelt durch eine allmähliche Entwickelung entstanden ist (vgl. den Artikel „Darwin, Erasmus"). Man sehe, daß manche Organe für bestimmten Gebrauch höher ausgebildet, andere als nutzlos rückgebildet sind. Wie der Mensch bei den Haustieren neue Formen durch Züchtung geschaffen habe, so treten auch bei den Tieren in der freien Natur Abänderungen auf, welche erblich sich erhalten. Nur den Anfang der Entwickelungsreihe habe Gott geschaffen, die ganze Weiterentwickelung beruhe auf den der Natur innewohnenden Kräften, also auf natürlichen Ursachen.

Bei einem neuen Gedanken kommt es nicht allein darauf an, daß er ausgesprochen wird, sondern vor allem darauf, daß er ins einzelne durchgeführt wird. Insofern muß Lamarck als der erste Forscher gelten, welcher die Deszendenztheorie eingehend zu begründen und auf die ganze Zoologie anzuwenden sich bemühte (vgl. den Artikel „Lamarck"). In seiner Weltanschauung war er unzweifelhaft ein Sohn der Aufklärungszeit. Ihm schwebte das Ziel vor, alle Lebenserscheinungen auf mechanische, physikalische und chemische Ursachen zurückzuführen. Die ganze Tierreihe ist durch eine natürliche Entwickelung entstanden. Den ersten Ursprung der Organismen führt Lamarck auf die Urzeugung zurück, da man ja damals auch noch an eine in der Jetztzeit stattfindende Urzeugung glaubte. Von den einfachsten und niedersten Tieren und Pflanzen führte im Laufe der Zeiten eine kontinuierliche Entwickelung zu den höheren und höchsten. Bezüglich der Kräfte, welche die Umwandlung bewirkten, verwies er auf die mannigfachen Umänderungen der äußeren Verhältnisse, welche durch geologische Veränderungen veranlaßt waren. Ferner glaubte er, daß die physiologischen Wirkungen des Gebrauchs und des Nichtgebrauchs sich vererben und daß ein in dem Organismus entstehendes Bedürfnis nach einer Weiterbildung oder Neubildung eines Organs eine dem Bedürfnis entsprechende Wirkung hervorbringe (vgl. den Artikel „Deszendenztheorie" S. 946). In dieser Erklärungsweise liegt etwas Dunkles oder Mystisches, was offenbar schon damals von den Zeitgenossen empfunden wurde. Obgleich man Lamarck als den Verfasser großer Werke auf botanischem und zoologischem Gebiet schätzte, übte die in seiner Philosophie zoologique (1809) ausgesprochene Deszendenztheorie doch damals keine große Wirkung aus.

Etienne Geoffroy Saint Hilaire, (1772 bis 1844), ein kenntnisreicher Zoologe und hervorragender Kenner der vergleichenden Anatomie, vertrat eine ähnliche Abstammungslehre, welche in weiten Kreisen bekannt wurde.[1] Er dachte, daß man die Tiere in eine Entwickelungslinie ordnen könne, welche vom niedrigen zum höheren aufsteige.[2] Man könne dieselben Teile bei allen Tieren wiederfinden (Théorie des analogues). Die Teile seien auch stets in derselben Lage zueinander (Principe des connexions). Wenn ein Organ sich vergrößere, müssen andere sich verkleinern (Principe du balancement des organes). Die Einflüsse der Außenwelt seien die Ursachen der Umwandlungen der Tierwelt gewesen.

Aber der gewaltige Cuvier trat der Lehre Saint Hilaires entgegen; er stellte die Kataklysmen- oder Katastrophentheorie auf, nach welcher eine mehrmalige Vernichtung der Tierwelt und eine ebenso häufige Neuschöpfung derselben angenommen wurde. Diese Lehre, welche einerseits der Verschiedenheit der Fossilien in den verschiedenen Erdschichten Rechnung trug und andererseits mit dem alten Schöpfungsglauben sich einigermaßen vereinigen ließ, fand mehr Zustimmung und verdrängte die Deszendenztheorien von Saint Hilaire und von Lamarck (vgl. den Artikel „Cuvier").

Neben diesen theoretischen Kämpfen blühte die empirische Forschung auf den Gebieten der Systematik und der vergleichenden Anatomie. In der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts wirkten Latreille, Blainville, Duméril und Bibron, H. Milne Edwards und A. Milne Edwards Dujardin, Savigny, Louis Agassiz, Rudolphi, Blumenbach, C. F. Meckel und viele andere, ferner um die Mitte des Jahrhunderts H. de Lacaze-Duthiers, H. Stannius, Johannes Müller, R. Owen, C. Th. von Siebold, Carl Vogt, G. Brown, J. V. Carus u. a. C. G. Ehrenberg veröffentlichte im Jahre 1838 sein berühmtes Werk über die Infusionstiere (vgl. die

[1]) Auch Goethe war mit seiner Theorie bekannt und schloß sich ihr an.

[2]) E. G. St. Hilaire, Sur le principe de l'unité de composition organique. Paris 1828. Philosophie zoologique. Paris 1830.

Artikel „Milne Edwards, Alphonse“, „Milne Edwards, Henry“, „Dujardin“, „Agassiz, Louis“, „Rudolphi“, „Blumenbach“, „Meckel“, „Lacaze-Duthiers“, „Müller, Johannes“, „Siebold“ und „Ehrenberg“).

Das Gebiet der Zoologie erweiterte sich durch die Entstehung neuer Wissenszweige, der Embryologie und der Histologie. Die allmähliche Verbesserung der Mikroskope machte eine genauere Beobachtung der Entwickelungsvorgänge im Ei möglich und führte zur Erkenntnis des feineren Baues der Organismen[1]). Während im 18. Jahrhundert noch die merkwürdige Präformationstheorie herrschte[2]), nach welcher das junge Tier im Ei oder in der Samenzelle mit allen seinen Teilen vorgebildet sei (wie die Blüte in der Knospe), kam man am Anfang des 19. Jahrhunderts zu der Erkenntnis, daß der neue Organismus durch eine Reihe von Entwickelungsvorgängen entsteht (sogenannte Epigenesistheorie). Wohl war dieser Entwickelungsgedanke schon im Jahre 1759 von Caspar Friedrich Wolff ausgesprochen worden, aber er hatte gegen die herrschende Präformationslehre nicht aufkommen können; als aber Meckel im Jahre 1812 das Buch des eben genannten Wolff (Theoria generationis) ins Deutsche übersetzte und Pander auf Grund neuer Beobachtungen am Hühnchen die allmähliche Entwickelung nachwies, war der Grundstein der embryologischen Wissenschaft gelegt. Pander und Karl Ernst von Baer beschrieben die Keimblätter des Hühnchens (vgl. die Artikel „Pander“ und „Baer“), Rathke berichtete über die Entwickelung verschiedener anderer Wirbeltiere.[3]) K. E. von Baer entdeckte auch das menschliche Ei (1827). Unter den folgenden Embryologen ist Remack hervorzuheben, welcher im Jahre 1851 das Ei für eine Zelle erklärte und die Furchung des Eies als eine Reihe von Zellteilungen auffaßte (vgl. den Artikel „Remack“).

[1]) Zwar wurde das zusammengesetzte Mikroskop (welches aus zwei Linsen bestand) schon im Jahre 1590 von dem Niederländer Zacharias Jansen erfunden worden, aber im 19. Jahrhundert wurde die Konstruktion der Mikroskope bedeutend verbessert. Vgl. die Artikel „Mikroskopische Technik“ und „Optische Instrumente“.

[2]) Nach der Lehre der Ovulisten war der Embryo im Ei vorgebildet, nach der der Animalkulisten in den beweglichen Samenzellen. Die letztgenannte Lehre ist auf A. v. Leeuwenhock zurückzuführen.

[3]) M. H. Rathke (1793 bis 1860) fand bei den Embryonen der höheren Wirbeltiere die Schlundspalten, welche den Kiemenspalten der Fische entsprechen.

Die Begründung der Zellenlehre ist Schleiden und Schwann zu verdanken.[1]) Allerdings waren die Kammern bildenden Zellwände bei den Pflanzen schon im 17. Jahrhundert von Malpighi und von Nehemia Grew beschrieben worden. Im Jahre 1833 entdeckte Robert Brown den Zellkern in Pflanzenzellen. Nun stellte Schleiden für alle Pflanzen die Lehre auf, daß sie aus Zellen mit Zellkern bestehen (1838). Schwann[2]) zeigte im folgenden Jahre, daß auch der tierische Körper aus Zellen zusammengesetzt ist, welche Zellkerne besitzen. — Um die weitere Ausbildung der Zellenlehre und der Gewebelehre (Histologie) haben sich Max Schultze, Kölliker, Leydig, Strasburger, Flemming, O. Hertwig, R. Hertwig und viele andere Forscher verdient gemacht. Die Histologie hat für die morphologische und physiologische Betrachtung der Organismen immer größere Bedeutung gewonnen (vgl. die Artikel „Schleiden“, „Schwann“, „Schultze, Max L. S.“ und „Leydig“).

Ein wichtiger Fortschritt der Entwickelungsgeschichte lag in der Entdeckung des Generationswechsels. Der Dichter Adalbert von Chamisso erkannte den Generationswechsel der Salpen (1819), Steenstrup denjenigen der Scyphomedusen und Trematoden (1842. Vgl. den Artikel „Steenstrup“). C. Th. von Siebold legte das Wesen der Parthenogenesis[3]) klar, und R. Leuckart machte später darauf aufmerksam, daß die Entstehung der Keime in den Keimschläuchen der Trematoden als Parthenogenesis aufgefaßt werden kann (vgl. den Artikel „Fortpflanzung“ S. 330). Küchenmeister und Leuckart erkannten den Zusammenhang der Finnen mit den Bandwürmern (1853 bis 1856. Vgl. die Artikel „Leuckart“ und „Küchenmeister“).

Eine neue Periode der Zoologie beginnt mit der Deszendenzlehre von Charles Darwin. Im Jahre 1859 erschien Darwins berühmtes Buch über die „Veränderung der

[1]) Eine Vorahnung der Zellenlehre kann dem Naturphilosophen Lorenz Oken zugeschrieben werden (vgl. den Artikel „Oken“). Er lehrte, daß alles Organische aus Schleim besteht und daß dieser Schleim Bläschenform annimmt. Solche Bläschen sind die Infusorien, und solche Bläschen sind auch die kleinen Bestandteile höherer Organismen.

[2]) Theodor Schwann, Mikroskopische Untersuchungen über die Uebereinstimmung in der Struktur und dem Wachstum der Pflanzen und Tiere. Berlin 1839.

[3]) Schon im 18. Jahrhundert hatten Carlo de Castelet bei Seidenraupen, De Geer bei Psychiden, Jakob Christian Schäffer bei kleinen Krebstieren und Charles Bonnet bei Blattläusen gezeigt, daß sich unter Umständen Eier ohne Befruchtung zu entwickeln vermögen.

Arten unter dem Einfluß der natürlichen Zuchtwahl", 1868 das Werk über das „Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation", 1872 das Buch über „die Abstammung des Menschen und die geschlechtliche Zuchtwahl". Darwin griff den Deszendenzgedanken wieder auf, welchen früher schon Lamarck, Saint Hilaire und andere ausgesprochen hatten, aber er gab ihm eine neue Begründung. Er behandelte mit großer Genauigkeit und Ausführlichkeit die Veränderungen, welche die Haustiere und Kulturpflanzen nachweislich erfahren haben und unter der Hand der Züchter immer noch erfahren. Von diesem festen Boden unbestreitbarer Tatsachen zog er den Analogieschluß auf die Tierwelt überhaupt. Variationen, wie sie der Züchter kennt, müssen in der Tierwelt stets vorhanden gewesen sein, und an der Zuchtwahl fehlte es auch nicht, da alle Tiere den „Kampf ums Dasein" bestehen müssen (natürliche Zuchtwahl). Außerdem findet bei manchen Tieren noch eine sogenannte „geschlechtliche Zuchtwahl" statt, indem in dem einen Geschlecht (bei den Männchen oder bei den Weibchen) gewisse Eigenschaften die Fortpflanzung begünstigen; durch diese Theorie erklärte Darwin z. B. die Waffen vieler männlicher Säugetiere, die Bewerbungskünste (Gesang usw.) männlicher Vögel, die Prachtfärbung männlicher Vögel und andere Erscheinungen, welche durch das Prinzip der natürlichen Zuchtwahl nicht zu erklären wären (vgl. die Artikel „Darwin, Charles Robert" und „Deszendenztheorie").

Fast gleichzeitig mit Darwin kam A. R. Wallace auf eine ähnliche Theorie der natürlichen Zuchtwahl. Seine im Jahre 1855 veröffentlichte Mitteilung veranlaßte Darwin mit den schon lange ausgedachten Betrachtungen über die Entstehung der Arten hervorzutreten. Im Jahre 1858 wurde in der Linné-Gesellschaft in London eine von Wallace aus Indien eingeschickte Abhandlung fast gleichzeitig mit einer inhaltlich ähnlichen Zuschrift Darwins verlesen. Die ausführliche Begründung und Weiterführung der neuen Lehre blieb Darwin überlassen (vgl. den Artikel „Wallace").

Die neue Deszendenztheorie von Darwin und Wallace erregte bei ihrem Erscheinen (1859) einiges Aufsehen, ihr Wert wurde aber in wissenschaftlichen Kreisen zunächst nicht anerkannt. Neue Ideen pflegen ja in die Wissenschaft um so schwerer einzudringen, je mehr sie von der bisherigen Denkweise sich entfernen. Aber einige geniale Naturforscher griffen die neue Lehre auf, in England vor allem Thomas Huxley (vgl. den Artikel „Huxley"), in Deutschland Ernst Haeckel.[1]) Der erstere veröffentlichte eine Schrift „über die Stellung des Menschen in der Natur" (1863), in welcher er die neue Deszendenztheorie auch auf den Menschen anwandte, also eine Folgerung zog, welche Darwin selbst in seinem ersten Werke nur angedeutet hatte.[1]) — Haeckel wies schon in seiner Monographie der Radiolarien (1862) auf die Lehre Darwins hin und trat auf der Naturforscherversammlung in Stettin (1863) für dieselbe ein. In seiner Generellen Morphologie (1866) wurde die neue Deszendenztheorie auf das ganze Gebiet der Zoologie angewandt. Durch die Einführung einiger geschickt gewählter Bezeichnungen (Phylogenie, Ontogenie usw.) gewann die neue Lehre an Bestimmtheit und Verwendbarkeit. Insbesondere formulierte Haeckel das „biogenetische Grundgesetz", durch welches die Embryologie (Ontogenie) für die Stammesgeschichte (Phylogenie) nutzbar gemacht wurde; den Grundgedanken dieses Gesetzes hatte schon Fritz Müller in seiner kleinen Schrift „Für Darwin" (1863) ausgesprochen. Da die wissenschaftliche Welt der neuen Lehre einen passiven Widerstand entgegensetzte, wandte sich Haeckel an die gebildete Welt überhaupt, indem er die „Natürliche Schöpfungsgeschichte" verfaßte (1868), welcher später (1874) die „Anthropogenie" folgte. Diese allgemeinverständlichen Werke (welche bei den späteren Auflagen bedeutend erweitert und mit besseren Abbildungen versehen wurden), riefen zwar einen lebhaften Streit um die Wahrheit des Deszendenzgedankens hervor, aber sie gewannen der neuen Lehre zahlreiche Anhänger, insbesondere auch unter den jungen Naturforschern. Während die Werke Darwins durch die streng wissenschaftliche Darstellung und die Anhäufung von Beweismaterial an den Fleiß und die Ausdauer des Lesers große Anforderungen stellen, sind die Werke Haeckels in einem gefälligen Stil geschrieben und vor allem von einer warmen Begeisterung für die Wahrheit und die hohe Bedeutung der neuen Lehre durchzogen.

Die phylogenetische Auffassung der zoologischen Probleme gab der vergleichenden Anatomie einen neuen Sinn und der Ent-

[1]) Ernst Haeckel, geboren 1834 in Potsdam. Im Jahre 1861 von Gegenbaur nach Jena gezogen, wurde er da bald nachher ordentlicher Professor der Zoologie. Im Jahre 1909 legte er sein Amt nieder. Er veröffentlichte große Werke über die Radiolarien, die Kalkschwämme, die Medusen und die Siphonophoren. Die Stammesgeschichte des ganzen Tierreiches behandelt die „Systematische Phylogenie" (Berlin 1896).

[1]) Darwin hatte in seinem Werk über die Entstehung der Arten den Menschen absichtlich außer acht gelassen. Er begnügt sich mit den Worten: „Licht wird fallen auf den Menschen und seine Geschichte." Der deutsche Uebersetzer unterdrückte diese Stelle.

wickelungsgeschichte eine neue Bedeutung. Gerade auf diesen Gebieten sind von dieser Zeit an große Fortschritte zu verzeichnen, sowohl bezüglich der Beobachtungen als hinsichtlich der theoretischen Verwertung derselben. Berühmt sind die Arbeiten von Carl Gegenbaur (vgl. den Artikel „Gegenbaur"). Da aber Gegenbaur die Embryologie wenig schätzte, stimmen seine Theorien oft nicht mit der Entwickelungsgeschichte überein; daher kommt ihnen nicht mehr dieselbe Autorität zu wie früher. Die vergleichende Anatomie der Wirbeltiere trennt sich immer mehr von derjenigen der wirbellosen Tiere ab, aber tritt in immer engere Beziehungen zu der Embryologie der Wirbeltiere (vgl. Wiedersheim, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. 7. Aufl. 1909). Die Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere wurde durch A. von Kölliker, Fr. Balfour, A. Kowalevski, Hatschek, His, Keibel, Gaupp, H. E. Ziegler und viele andere Forscher gefördert, diejenige der Wirbellosen durch C. Claus, O. Bütschli, Korschelt, Heider und viele andere.[1])

Die meisten Publikationen, welche auf zoologischem Gebiet in den letzten Jahrzehnten erschienen sind, beziehen sich auf die Embryologie und die Histologie der wirbellosen Tiere. Die entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen standen bisher meistens unter dem Gesichtspunkt der Phylogenie; neuerdings kommt mehr die entwickelungsphysiologische oder entwickelungsmechanische Richtung zur Geltung.

Auch die Deszendenztheorie hat seit der Zeit Darwins nach mancher Richtung hin eine Weiterbildung erfahren. Vor allem förderte die Paläontologie schöne Beispiele der Umwandlung der Tierformen zutag; insbesondere haben amerikanische Forscher (E. D. Cope, O. C. Marsh u. a.) die Stammesgeschichte der Huftiere und anderer Säugetiere durch zahlreiche Funde bereichert. — Die Vererbungslehre war der Gegenstand mannigfacher theoretischer Spekulationen (Moritz Wagner, Theodor Eimer, C. von Nägeli, Hugo de Vries, August Weismann u. a.), aus welchen nach drei Richtungen hin eine neue Einsicht hervorging. Erstens erkannte man die Bedeutung der Chromosomen als Vererbungsträger (Strasburger, O. Hertwig, R. Hertwig, Weismann, Boveri u. a.), zweitens beachtete man die eigenartige Regelmäßigkeit der Vererbung bei gewissen Kreuzungen (Mendelsche Regel), und drittens lehrte Weismann[1]) die strenge Unterscheidung zwischen somatogenen und blastogenen Eigenschaften und bestritt die Zulässigkeit des lamarckistischen Prinzips, wodurch die Vererbungslehre von vielen veralteten Ueberlieferungen befreit wurde (vgl. den Artikel „Vererbungslehre").

Die historische Betrachtung soll mit einem Blick auf die Systematik geschlossen werden. Die Zahl der beschriebenen Arten ist ins Ungeheure gestiegen; sie wird wohl einer halben Million nahe kommen. Schon im Jahre 1886 wurde allein die Zahl der bekannten Arten lebender Insekten auf 200000 geschätzt. Fast jede Forschungsreise bringt noch zahlreiche neue Arten zutage. Insbesondere aus Südamerika, aus Zentralafrika, aus Indien und aus dem australischen Gebiet werden immer noch viele neue Formen bekannt. Die Kenntnis der Meeresfauna ist durch die Tiefseeexpeditionen[2]) in großem Maße erweitert worden. Die Tierwelt der Küsten wurde durch die zoologischen Stationen genauer bekannt (vgl. den Artikel „Zoologische Stationen").

Die Mannigfaltigkeit der Formen ist so groß, daß ein Systematiker nur noch eine kleine Abteilung des Tierreichs annähernd vollständig kennen kann, etwa eine Ordnung, eine Unterordnung oder Familie. Auch wird es immer schwieriger zu erkennen, ob eine Art wirklich neu ist, indem die Beschreibungen der Arten in vielen Zeitschriften zerstreut und oft nicht einmal in einer der bekannten Kultursprachen geschrieben sind. — Da die Systematiker Spezialisten geworden sind, neigen sie größtenteils zu weitgehender Spaltung der Gattungen und Arten. Es ist ja eine Sache subjektiver Schätzung, ob man die Lokalformen als besondere Arten beschreiben oder sie als Rassen in einer Art beisammen lassen will; in letzterem Falle bedient man sich am besten der ternären

[1]) In folgenden Werken ist das embryologische Wissen zusammengefaßt: O. Hertwig, Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwickelungslehre der Wirbeltiere. 3 Bände. Jena 1906. — O. Hertwig, Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte der Menschen und der Wirbeltiere. 9. Aufl. Jena 1910. — H. E. Ziegler, Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der niederen Wirbeltiere. Jena 1902. — Korschelt und Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Jena 1893 bis 1913.

[1]) August Weismann, geboren 1834 in Frankfurt a. M. habilitierte sich im Jahre 1863 in Freiburg i. B. und wurde 1871 ebenda ordentlicher Professor der Zoologie. Nach einer langen und für die Forschung wie für den Unterricht fruchtbaren Wirksamkeit legte er im Jahre 1912 sein Amt nieder.

[2]) Die wichtigsten Expeditionen solcher Art sind die Challenger-Expedition (1872 bis 1876), die Siboga-Expedition (1898 bis 1900) und die Valdivia-Expedition (1898 bis 1899). Vgl. die Artikel „Tiefseefauna" und „Thomson, Sir Ch. W."

Nomenklatur, z. B. Capra ibex pyrenaica Schinz, pyrenäischer Steinbock.

Die Pflegestätten der Systematik sind die zoologischen Museen. Die wichtigsten Sammlungen Europas sind folgende: in England das British Museum for Natural History in South Kensington bei London, in Frankreich die zoologische Sammlung im Jardin des plantes in Paris, in Oesterreich das Wiener Hofmuseum (Direktor Steindachner); in Belgien das Musée R. d'histoire naturelle in Brüssel (Direktor Gilson), in Holland das Rijks Museum van Naturlijke Historie in Leyden (Direktor Jentink), in Deutschland das Berliner zoologische Museum (Direktor früher Möbius, jetzt Brauer), das Hamburger zoologische Museum (Direktor Kräpelin), das Bremer Museum (Direktor Schauinsland), das Stuttgarter Naturalienkabinett (Direktor früher Krauß, jetzt Lampert, für Paläontologie früher O. Fraas, jetzt E. Fraas), die Senckenbergischen Sammlungen in Frankfurt (Direktor O. zur Strassen), die Zoologische Sammlung in Straßburg i. E. (Direktor früher Schimper, jetzt Döderlein), die Münchener zoologische Sammlung (Direktor R. Hertwig) und das K. zoologische Museum im Zwinger in Dresden (Direktor Jacobi).

4. Die Entstehung des zoologischen Systems. Wir wollen hier das zoologische System in seiner historischen Entwickelung betrachten; denn die Einteilungen der Tiere, welche zu verschiedenen Zeiten gebräuchlich waren, stehen untereinander in einem engen Zusammenhang. — Ein natürliches System soll die Gruppierung auf die Uebereinstimmungen im inneren Bau oder (im Sinne der Deszendenztheorie) auf die natürliche Verwandtschaft gründen, während ein künstliches System nur irgendeine Einteilung gibt, welche für irgendeinen Zweck nützlich ist, z. B. zum Bestimmen dient. Wir haben hier nur von den natürlichen Systemen zu sprechen.

Da für die Beurteilung des inneren Baues die Kenntnis der ganzen Anatomie, Histologie und Embryologie erforderlich ist und zur Beurteilung der natürlichen Verwandtschaft auch die Paläontologie, die Tiergeographie und die Oekologie in Betracht kommen können, so ist das natürliche System von der Gesamtheit unserer zoologischen Kenntnisse abhängig. Es mußte daher im Laufe der Zeit Umwandlungen erfahren, in welchen die Erweiterung und Vertiefung des zoologischen Wissens zum Ausdruck kommt. Aber jedes neue System mußte sich an die vorhergehenden anlehnen, da eine weitgehende Aenderung der Anordnung und der Bezeichnungen nur Verwirrung angerichtet hätte. Wie auf anderen Gebieten wird auch hier etwas Brauchbares und Haltbares nicht durch einen radikalen Umsturz, sondern nur durch eine Weiterentwickelung auf Grund des bisher Bestehenden erreicht. Es sollte daher auch in Zukunft für die Systematik wie für die Nomenklatur der Grundsatz gelten, nur solche Aenderungen vorzunehmen, welche durch bessere Sachkenntnis bedingt sind, aber von allen Veränderungen abzusehen, welche nur auf äußerlichen Gründen, auf subjektivem Wohlgefallen oder auf Hypothesen beruhen, die nicht allgemein anerkannt sind.

4a) Die zoologischen Systeme des Altertums. Den Ausgangspunkt der zoologischen Systematik bildet das System des Aristoteles (vgl. S. 994). Ich füge seinen Abteilungen die jetzt üblichen Namen in Klammern bei.

A. Bluttiere, ἔναιμα (Wirbeltiere).

- a) Lebendiggebärende Vierfüßer ζωοτοκοῦντα ἐν αὑτοῖς (Säugetiere).
  - Mensch
  - Affen
  - Vielspaltfüßige (Raubtiere, Nagetiere und Insektenfresser)
  - Zweihufer (Wiederkäuer)
  - Hauerzähnige (Schweine)
  - Einhufer
  - Waltiere
  - Robben
  - Flatterhäutige (Fledermäuse).
- b) Vögel, ὄρνιθες.
- c) Eierlegende Vierfüßer und Fußlose, τετράποδα ἢ ἄποδα ᾠοτοκοῦντα (Amphibien und Reptilien).
  - Beschuppte Vierfüßer (Eidechsen und Schildkröten)
  - Beschuppte Fußlose (Schlangen)
  - Unbeschuppte Vierfüßer (Amphibien).
- d) Fische, ἰχθύες
  - Knorpelfische, Selachier.
    - spindelförmige (Haie)
    - flache (Rochen)
  - Grätenfische (Knochenfische).

B. Blutlose, ἄναιμα (Wirbellose Tiere).

- a) Weichtiere, μαλάκια (Cephalopoden)
  - Kurzbeinige mit zwei langen Armen (Decapoden), langbeinige (Octopoden)
- b) Weichschaltiere, μαλακόστρακα (Krebstiere).
  - scheerentragende zehnfüßige (Flußkrebs und Hummer).
  - scherenlose, zehnfüßige (Langusten)
  - scherenlose, vielfüßige (Garnelen)
  - kurzschwänzige (Brachyuren)
  - Carcinen (Paguriden, Einsiedlerkrebse).
- c) Insekten, ἔντομα (Arthropoden u. a.)
  - Coleopteren, Käfer
  - Zweiflügler (Dipteren)
  - Vierflügler (übrige geflügelte Insekten)
  - Epizoen (Pediculiden, Mallophagen u. a.
  - Lange Vielfüßer (Myriapoden)

Spinnen
Skorpione
Helminthen (Würmer);
d) Schaltiere, ὀστρακοδέρματα
Conchylien, einschalige (Schnecken)
zweischalige (Muscheln)
Seeigel (Echinoidea)
Seesterne (Asteroidea)
Tethyen (Ascidien)
Meernesseln (Actinien)
Schwämme (Spongien).

Da Aristoteles auf die Kenntnis des inneren Baues der Tiere großen Wert legte, hält sich seine Einteilung nicht an Aeußerlichkeiten, sondern berücksichtigt die ganze Organisation. Wie man aus den beigefügten jetzigen Bezeichnungen ersieht, sind viele Gruppen des Aristoteles so treffend gebildet, daß sie sich dauernd erhalten haben und jetzt noch gebräuchlich sind. Oft ist nur der Name gewechselt, aber der Begriff geblieben; so konnte der Ausdruck Bluttiere[1]), welcher die Wirbeltiere bezeichnet, nicht bestehen bleiben, da auch viele wirbellose Tiere ein Blut haben, manche sogar auch ein rotes Blut (allerdings ohne rote Blutkörperchen). Die lebendig gebärenden Vierfüßer sind die Säugetiere, die eierlegenden Vierfüßer enthalten die Reptilien und die Amphibien, wobei die letzteren als unbeschuppt schon eine besondere Unterabteilung bilden. Die Abteilung der Insekten würde sich ungefähr mit dem Begriff der Arthropoden decken, wenn sie nicht auch die Würmer umfassen würde, welche damals noch wenig bekannt waren. Die letzte große Gruppe, die Schaltiere, erhält offenbar den übrigbleibenden Rest und kann auf Einheitlichkeit keinen Anspruch machen.

Neben Aristoteles kommen die anderen Schriftsteller des Altertums in bezug auf die zoologische Systematik nicht mehr in Betracht. Der oben erwähnte Plinius (vgl. S. 994) hatte eine ganz oberflächliche Einteilung, welche auf den inneren Bau keine Rücksicht nimmt: In der ersten Abteilung stehen die Säugetiere und andere Landtiere, insbesondere Reptilien, in der zweiten die Wassertiere von den Walen bis zu den Fischen und der dritten die Vögel; dann folgen noch die Insekten zusammen mit den übrigen niederen Tieren.

4b) Die Systeme von Ray und von Linné. Da die Zoologie der Renaissancezeit sich an Aristoteles anlehnte, so können wir sogleich zu den Begründern der modernen Systematik übergehen, zu John Ray und Karl von Linné. Auch hier ist der Einfluß der aristotelischen Einteilung nicht zu verkennen. John Ray (vgl. S. 997) stellte im Jahre 1693 folgende Einteilung auf.

A. Bluttiere.
  a) Lungenatmer
    1. mit zwei Herzkammern
      α) lebendiggebärende Wassertiere: Waltiere
      lebendiggebärende Landtiere, vierfüßig und behaart
      β) Eierlegende: Vögel
    2. mit einer Herzkammer: Eierlegende Vierfüßer und Schlangen.
  b) Kiemenatmer, Fische.

B. Blutlose.
  a) Große
    1. Weichtiere
    2. Krustentiere
    3. Schaltiere.
  b) Kleine: Insekten.

Um die Aehnlichkeit mit dem System des Aristoteles noch deutlicher zu machen, muß bemerkt werden, daß die Weichtiere nahezu mit der gleichgenannten Gruppe des Aristoteles übereinstimmen und die Krustentiere den Weichschaltieren desselben, die Schaltiere den Conchylien desselben entsprechen[1]).

Das System von Linné (vgl. S. 997) enthält sechs Klassen, deren Unterabteilungen in den verschiedenen Auflagen seiner Systema naturae mannigfach umgeändert wurden. Diese sechs Klassen sind folgende:

Vierfüßler, mit rotem warmem Blut, mit zwei Herzkammern und zwei Vorkammern, lebendig gebärend.

Vögel, mit rotem warmem Blut, mit zwei Herzkammern und zwei Vorkammern, eierlegend.

Amphibien, mit rotem kaltem Blut, mit einer Herzkammer, durch Lungen atmend.

Fische, mit rotem kaltem Blut, mit einer Herzkammer, durch Kiemen atmend.

Insekten, mit weißem Blut, mit gegliederten Fühlern.

Würmer, mit weißem Blut, mit ungegliederten Fühlfäden.

Die erste dieser Klassen enthält die Säugetiere; die Wale werden richtig hier eingereiht, wie dies schon bei Aristoteles geschehen war. Auch ist der Mensch an die Spitze der Säugetiere neben die Affen ge-

[1]) Die Einteilung der Tiere in Bluttiere und Blutlose soll zuerst von dem berühmten atomistischen Philosophen Demokrit aufgestellt worden sein.

[1]) Schon in dem Werke von Aldrovandi (vgl. S. 996), welches sich an Aristoteles anschloß, wurden die „Blutlosen Tiere" folgendermaßen eingeteilt: Animalia insecta (Insekten), mollia (Weichtiere), crustacea (Krebstiere), testacea (Schaltiere) und zoophyta (Pflanzentiere).

stellt; diese schon bei Aristoteles sich findende Einreihung des Menschen kehrt hier zum erstenmal wieder; gar viele Autoren vor Linné und nach Linné haben sich nicht getraut den Menschen der Tierreihe anzugliedern.

Die Klassen der Vögel, der Amphibien und Fische stimmen mit den entsprechenden Gruppen des Aristoteles überein. — Bei den wirbellosen Tieren sind unter dem Wort Insekten nur noch Arthropoden zusammengefaßt; diese Klasse enthält die Insekten (im heutigen Sinne), die Spinnen, die Tausendfüßer und die Krebstiere. Die Vereinigung der Krebstiere mit den übrigen Arthropoden ist offenbar ein Fortschritt, ebenso die Abtrennung der Würmer von den Arthropoden.

Aber die Klasse der Würmer muß den Rest aufnehmen und wird also eine Sammlung ganz verschiedenartiger Tiere. Allerdings kann man vom Standpunkt der jetzigen Zoologie die Vereinigung der Mollusken und der Echinodermen mit den Würmern nicht zu einem großen Vorwurf machen, da diese Abteilungen sicherlich verwandt sind.

4c) Die Systeme von Lamarck und Cuvier. Die Einteilung der wirbellosen Tiere bedurfte offenbar der Verbesserung. So stellte der geniale Lamarck (1809) mit Geschick eine größere Zahl von Klassen auf. Er bildet die Klasse der Aufgußtierchen, Infusorien, welche unseren Protozoen entspricht, und charakterisiert sie als mikroskopisch kleine Tiere mit gallertartigem kontraktilem Körper ohne Darmkanal. Die zweite Klasse bilden die Polypen, d. h. Hydroidpolypen und Anthozoen, welche einen Nahrungskanal mit einer einzigen Oeffnung (Mund) haben, die von strahlenförmig stehenden Tentakeln umgeben ist; sie vermehren sich durch Knospung. Die Schwämme schließt Lamarck den Polypen an. — In der dritten Klasse, welche er Radiaten (Strahltiere) nennt, vereinigt er die Echinodermen und die Quallen, eine Verbindung ungleichartiger Tiere, welche nur durch die damals noch sehr ungenügende Kenntnis des Baues derselben zu erklären ist. — Lamarck stellt die Klasse der Anneliden (Ringelwürmer) auf und trennt sie von den niederen Würmern, in richtiger Erkenntnis ihrer höheren Organisation.[1]) Er bildet die Klassen der Crustaceen (Krebstiere), Arachniden (Spinnentiere) und Insekten (Kerbtiere), welche nahezu zu demselben Umfang jetzt noch bestehen. Da er die Verwandtschaft der Cirripedien (Rankenfüßler) mit den Krebstieren noch nicht deutlich erkennt, stellt er für sie eine besondere Klasse auf, welche infolge der kalkigen Schalen und des undeutlichen Kopfes als verwandt mit den Muscheln angesehen wird, obgleich es Lamarck nicht entgangen war, daß sie in der Beschaffenheit der Haut den Krebsen gleichen.[1])

[1]) Cuvier hatte kurz vorher bei den Anneliden das Blutgefäßsystem gefunden.

Lamarck stellte die Klasse der Mollusken (Weichtiere) wieder her, welche schon bei John Ray bestanden hatte, aber bei Linné zu einer Unterabteilung der Würmer geworden war; er teilt die Mollusken in die kopflosen, d. h. Muscheln und in die kopftragenden, d. h. Schnecken und Cephalopoden. Er ist der Meinung, daß die Tunicaten mit den Mollusken verwandt sind.

Lamarck ersetzt den von Aristoteles stammenden Ausdruck Bluttiere durch das besser gewählte Wort Vertebrata (Wirbeltiere) und stellt ihnen alle übrigen Tiere als wirbellose Tiere gegenüber.

Da Lamarck der erste Zoologe war, welcher den Gedanken der Deszendenztheorie durchführen wollte (vgl. S. 998), findet man bei ihm auch den ersten Versuch der Aufstellung einer phylogenetischen Stufenreihe, also den ersten Entwurf eines Stammbaums der Tiere. Mit Recht betrachtet er die Würmer als die Stammformen der höheren Wirbellosen und sucht bei den Reptilien den Ursprung der Vögel und der Säugetiere, wie folgende Tabelle zeigt.

```
                 Würmer                       Infusorien
              /          \                    Polypen
Ringelwürmer       Insekten                   Radiaten
  Mollusken        Spinnen
                   Krebstiere
      |
    Fische
   Reptilien
   |       |
Vögel  Säugetiere
```

Etwas befremdlich erscheint uns die Phylogenie der einzelnen Unterabteilungen der Säugetiere. Lamarck sieht nämlich amphibisch lebende Säugetiere als die ältesten an. Von hier führt ein Zweig zu den stets im Meer lebenden Delphinen und Walen, ein zweiter Zweig zu den Seekühen, die Pflanzenfresser sind, und von denen die Huftiere hergeleitet werden, ein dritter Zweig zu den Robben, welche sich von Fischen und Meerestieren ernähren; die Robben werden als die Stammformen der klauentragenden Säugetiere (Unguiculaten) angesehen.

Lamarck hatte offenbar schon den Gedanken, daß auch der Mensch aus der Reihe der Säugetiere hervorgegangen ist; denn er spricht sich eingehend darüber aus, wie man von dem Bau der Affen zu demjenigen des Menschen gelangen könnte, „wenn der Ursprung des Men-

[1]) In dem letzten Werk Lamarcks, das 1820 erschien, in dem „Analytischen System der positiven Kenntnisse des Menschen“ werden die Rankenfüßer an die Reihe der Krebstiere angeschlossen.

schen nicht von dem der Affen verschieden wäre". In diesem letzten Zusatz zeigt sich wohl nur eine gewisse Nachgiebigkeit gegen die herrschende Meinung, welche Lamarck nicht allzusehr zum Widerspruch reizen wollte.

Wie schon oben gesagt wurde, kam die Deszendenztheorie Lamarcks nicht zur Geltung. Auch sein System fand nicht die Anerkennung, die es verdient hätte.[1]) Vielmehr gelangte das System Cuviers zur Herrschaft, welches durch das große Werk „Le règne animal distribué d'après son organisation" (1. Aufl. 1817) überall bekannt wurde.[2])

Cuvier unterschied nur vier Stämme (embranchements) oder Typen:
Vertebrata (Wirbeltiere),
Articulata (Gliedertiere),
Mollusca (Weichtiere) und
Radiata (Strahltiere).

Innerhalb jedes Typus ist die Organisation in den Grundzügen dieselbe, aber die Typen sind voneinander gänzlich verschieden. Da Cuvier den Deszendenzgedanken verwarf, gibt es für ihn keine natürliche Verwandtschaft, weder für die Typen unter sich, noch innerhalb derselben. Jedem Typus liegt ein einheitlicher Bauplan zugrunde, welcher gewissermaßen als eine Idee des Schöpfers zu betrachten ist, die in mannigfachen Variationen verwirklicht wurde.

Was die Typen Cuviers im einzelnen betrifft, so standen die Vertebraten und die Mollusken schon vorher fest. Die Einteilung der Vertebraten ist bei Cuvier auch noch dieselbe wie bei Linné, abgesehen davon, daß er die früheren Amphibien jetzt als Reptilien bezeichnet.

Dem Typus der Articulata kann eine gewisse innere Berechtigung nicht abgesprochen werden, indem die Anneliden in der Gliederung des Körpers und im Bau des Nervensystems mit den Crustaceen, Arachniden und Insekten übereinstimmen. Man wird auch nach dem heutigen Stand der Kenntnisse diese Abteilungen für nahe verwandt halten, wenngleich die engere Zusammenfassung der jetzt als Arthropoden bezeichneten Tiere wohlbegründet und für den Unterricht nützlich ist.

Der Typus der Radiaten hat keine Einheitlichkeit; seine Charakterisierung geschieht mehr durch negative als durch positive Merkmale. Er enthält die Klassen der Echinodermen, Acalephen, Würmer, Polypen und Infusorien. Hier sind also außer wirklich radiär gebauten Tieren wie Echinodermen, Quallen und Polypen auch die niederen Würmer und die Infusorien eingereiht, bei welchen nicht einmal von einem radiären Bau gesprochen werden kann.[1])

4d) Die Typen oder Stämme in der Systematik des 19. Jahrhunderts. Cuvier ist vielleicht der letzte Zoologe gewesen, welcher auf dem ganzen Gebiet als Autorität galt. Der rasch zunehmende Umfang des Wissens machte eine Arbeitsteilung nötig; ein einzelner Forscher konnte nur noch Teilgebiete beherrschen. Infolgedessen haben wir von jetzt an nur noch mit Aenderungen an einzelnen Stellen des Systems zu tun, welche durch die Fortschritte auf den Spezialgebieten bedingt sind.[2])

Theodor von Siebold erkannte, daß die Infusorien einzellige Wesen sind; er führte zur Bezeichnung der einzelligen Tiere das Wort Protozoa ein (1845).

In dem Begriff der Radiata von Cuvier waren nach dem Anschluß der Protozoen noch die Echinodermen, die niederen Würmer, die jetzigen Cnidarien und die Spongien enthalten. Bei der großen Verschiedenheit des Baues konnten diese Abteilungen nicht beisammen bleiben. Siebold trennte also auch die Würmer ab (1848) und ließ nur die wirklich radiär gebauten Tiere beisammen, also die Echinodermen und die jetzigen Cnidarien; er nannte diese Abteilung Pflanzentiere oder Zoophyten.[3])

[1]) Lamarck klagt, daß seine Unterscheidungen, auch wenn sie wohl begründet sind, von den Fachgenossen unberücksichtigt gelassen werden. Z. B. sagt er von der so klar definierten Klasse der Arachniden, daß sie noch in keinem Werke außer den seinigen eingeführt wurde. Allerdings sind die drei Klassen der Insekten, der Arachnoideen und der Crustaceen im Sinne Lamarcks in das System von Cuvier übergegangen.

[2]) Cuvier gab die Begründung seines Systems in der Abhandlung Sur un nouveau rapprochement à établir entre les classes qui composent le règne animal. Ann. du Musée d'Hist. nat. XIX, 1812.

[1]) In einem Lehrbuch der Zoologie von H. Milne Edwards (Eléments de Zoologie, Paris 1834), welches das System Cuviers zugrunde legt, werden die Radiaten (Animaux rayonnés) auch Zoophyten oder Pflanzentiere genannt, da manche derselben festsitzend sind. Sie werden eingeteilt in die Echinodermen, Polypen, Acalephen, Eingeweidewürmer (Entozoaires), Rotatorien (Infusoires rotateurs), Infusorien (Infusoires polygastriques) und Schwämme (Spongiaires).

[2]) Haeckel machte in seiner „Systematischen Phylogenie" (1894 bis 1895) einen großartigen Versuch für das ganze Tierreich ein System aufzustellen und durchzuführen, welches allen zoologischen und paläontologischen Tatsachen Rechnung tragen sollte. Bei der Größe der Aufgabe mußte er aber darauf verzichten, die Ansichten anderer Forscher von den seinigen getrennt zu halten. Infolge dessen hat das inhaltreiche Werk doch auf die Systematik keinen großen Einfluß ausgeübt.

[3]) Der Ausdruck war nicht neu, sondern findet sich in ähnlichem Sinne schon in einem

R. Leuckart trennte dann die Echinodermen ab, welche ja eine relativ hohe und ganz eigenartige Organisation haben. Den Rest der Zoophyten Siebolds nannte er Coelenteraten. Dieser Ausdruck fand allgemeine Anerkennung, obgleich er nicht gerade glücklich gebildet ist. Denn er enthält den Gedanken, daß hier die Leibeshöhle mit der Darmhöhle vereinigt sei; er bringt also den Begriff der Leibeshöhle (des Cöloms), von dem doch erst bei höheren Tieren die Rede sein kann, künstlich in die Definition einfacher gebauter Tiere hinein.[1]) Der Ausdruck ist daraus zu erklären, daß Leuckart den Gegensatz zu den Echinodermen betonen wollte, bei denen der Darmkanal von einem wohlausgebildeten Cölom umgeben ist.

Nachdem die Radiata Cuviers aufgelöst waren, ging es seinen Articulata ebenso. Theodor von Siebold schuf den Begriff der Arthropoden (Gliederfüßer), wodurch die Ringelwürmer (Anneliden) ausgeschlossen werden. Diese Trennung hat sich erhalten; Haeckel wollte später den Begriff der Articulata wieder zur Geltung bringen, drang aber mit diesem Vorschlag nicht durch.

Die Ringelwürmer wurden von Siebold mit den niederen Würmern zu dem Typus Vermes (Würmer) vereinigt.

So waren die sieben Typen oder Stämme entstanden, welche von der Mitte des 19. Jahrhunderts bis jetzt die fundamentale Einteilung des Tierreichs bilden. Man findet sie schon in der ersten Auflage des Lehrbuchs von C. Claus (Grundzüge der Zoologie, Marburg und Leipzig 1868):

I. Typus Protozoa, Urtiere.
II. Typus Coelenterata, Hohltiere.
III. Typus Echinodermata, Stachelhäuter.
IV. Typus Vermes, Würmer.
V. Typus Arthropoda, Gliederfüßer
VI. Typus Mollusca, Weichtiere
VII. Typus Vertebrata, Wirbeltiere.

Nach dem Vorschlag von Haeckel werden den Protozoen alle übrigen Tiere als Metazoen (Gewebetiere) gegenübergestellt.[2])

In neuerer Zeit wurde der Typus der Coelenteraten zerlegt und der Typus der Tunicaten eingeschaltet, wovon im nächsten Abschnitt die Rede sein wird.

Werke des Engländers Wotton vom Jahre 1552 (de differentiis animalium), welches im übrigen an Aristoteles sich anschloß. Auch in dem Werke von Aldrovandi (1642) und in dem System von Linné kam das Wort vor.

[1]) H. E. Ziegler, Das zoolog. System im Unterricht. Verhandl. d. D. Zool. Ges. 1904, S. 169.

[2]) Zwischen den Protozoen und den Metazoen steht die kleine Gruppe der Mesozoen (Mitteltiere). Vgl. den Artikel „Mesozoen".

In neuester Zeit ist ein Versuch gemacht worden, die Grundeinteilung des Tierreichs zu ändern. Nachdem Hatschek seine Trochophoratheorie aufgestellt hatte, welche die Aehnlichkeit zwischen den Molluskenlarven, den Annelidenlarven und gewissen Rotatorien betont, wollte er auf diese Theorie eine ganz neue Einteilung des Tierreichs gründen. Er stellte also den Begriff der Zygoneuren auf, in welchem er die niederen Würmer, die Anneliden, die Arthropoden, die Mollusken und die Molluskoideen vereinigte.[1]) Für alle diese Tiere soll die Trochophora als ursprüngliche Larvenform gelten. Ferner soll bei allen der Urmund (Blastoporus) zur Schlundpforte werden. Der Begriff der Zygoneuren wurde von Grobben in die neuesten Auflagen seines Lehrbuches (1910) aufgenommen unter dem Namen Protostomia. Den Gegensatz bilden die Deuterostomia, zu welchen die Echinodermen, die Enteropneusten, die Chaetognathen, die Tunicaten und die Vertebraten gehören. Sie sollen dadurch charakterisiert sein, daß der Urmund (Blastoporus) zum After wird.

Ich kann diesen Gedanken, das Tierreich nach solchen embryologischen Gesichtspunkten einzuteilen, durchaus nicht für glücklich halten. Die Einteilung beruht auf ganz unsicherer Unterlage. Die Frage nach dem Schicksal des Urmunds ist eines der allerschwierigsten Probleme der Embryologie; innerhalb derselben Klasse oder bei nahe verwandten Klassen wird sie oft ganz verschieden beantwortet.[2]) Ebenso wird die Frage, welche Larvenformen dem Trochophoratypus einzureihen sind, vielfach nach subjektivem Ermessen beurteilt. Ich kann es also nicht billigen, daß man auf so zweifelhafte und strittige Unterscheidungspunkte eine neue Einteilung des ganzen Tierreichs gründen will. Zudem werden dabei in jeder Abteilung sehr verschiedenartige Tiere vereinigt, z. B. bei den Protostomia die Mollusken und die Arthropoden, bei den Deuterostomia die Echinodermen und die Wirbeltiere. Ich halte die neue Einteilung, wie sie Hatschek und Grobben vorschlagen, nur für eine zu diskutierende phylogenetische Idee, aber nicht für ein brauchbares System.

Wie ich in dem Abschnitt über den Stammbaum (Abschnitt 7) zeigen werde, kann man die Enteropneusten und die Echinodermen an die Würmer anschließen, wodurch die genannte Einteilung in Protostomia und Deuterostomia hinfällig wird.

Eine Merkwürdigkeit des Systems von Grobben besteht auch darin, daß alle Tiere, welche höher stehen als die Cölenteraten, als Coelomata, Leibeshöhlentiere bezeichnet werden.[3]) Grobben steht auf dem Standpunkt

[1]) B. Hatschek, Das neue zoologische System. Leipzig 1911.

[2]) Man bedenke, daß z. B. für die Mollusken ganz verschiedene Beobachtungen über das Schicksal des Blastoporus vorliegen. Wenn man aber der Meinung ist, daß der Urmund in einer Naht sich schließt, so daß Mund und After daraus hervorgehen können, so verwischt sich die ganze Unterscheidung.

[3]) Grobben beruft sich dabei auf Ray Lankester.

der Gonocöltheorie (vgl. den Artikel „Leibeshöhle“) und betrachtet infolgedessen jede Gonade als ein Homologon der Leibeshöhle. Nach meiner Ansicht ist dies eine sinnlose Uebertreibung der Gonocöltheorie.

Beiläufig erwähne ich noch folgende Eigentümlichkeiten des Systems von Hatschek und Grobben. Unter dem Namen der Scoleciden werden die Würmer mit Ausschluß der Anneliden und mit Einbeziehung der entoprokten Bryozoen zusammengefaßt. Als Ambulacralia werden die Echinodermen in Verbindung mit den Enteropneusten bezeichnet (im Anschluß an El. Metschnikoff 1870). Homalopterygia heißen die Chätognathen. Als Chordonier werden die Tunicaten, die Acranier und die Vertebraten zusammengefaßt.

5. Das jetzige System, insbesondere die Einteilung der Stämme in Klassen. Die meisten Zoologen unserer Zeit teilen das Tierreich in neun Stämme ein. Ich zähle diese Stämme auf und bespreche ihre Einteilung in Klassen.

I. Protozoen, Urtiere. In der ersten Auflage des Lehrbuchs von Claus (1868) zerfielen die Protozoen in drei Klassen: Rhizopoden, Infusorien und Poriferen. Was die letztgenannte Abteilung betrifft, so wurden die Schwämme damals als Protozoenkolonien aufgefaßt, eine Meinung, welche aber nicht lange Bestand hatte. In den späteren Auflagen des genannten Lehrbuchs wurden sie bei den Coelenteraten eingereiht. — Die Flagellaten, welche Claus in der ersten Auflage (1868) ebenso wie die Gregarinen den Infusorien anhangsweise angeschlossen hatte, wurden von ihm später zu den Infusorien gestellt.

Es mögen hier drei Einteilungen der Protozoen aufgeführt werden:

C. Claus 1891	R. Hertwig 1909
I. Kl. Rhizopoden	I. Kl. Rhizopoden
II. Kl. Infusorien	II. Kl. Flagellaten
a) Flagellaten	III. Kl. Ciliaten
b) Ciliaten	IV. Kl. Sporozoen
Anhang: Sporozoen.	

K. Grobben 1910

I. Kl. Flagellaten
II. Kl. Rhizopoden
III. Kl. Sporozoen
IV. Kl. Ciliaten

Ich möchte zu diesen Einteilungen bemerken, daß die Trennung der Flagellaten von den Ciliaten sich durch die wesentlichen Eigentümlichkeiten der letzteren sachlich begründen läßt, während es eine Sache subjektiver Meinung ist, ob man die Flagellaten oder die Rhizopoden für ursprünglicher halten will; jedenfalls erscheint es nicht notwendig, die Flagellaten an den Anfang zu setzen. Ebensowenig liegt ein triftiger Grund vor die Ciliaten an das Ende der Protozoen zu stellen; es ist ratsamer, die Sporozoen an den Schluß zu setzen, da sie doch eine nicht ganz einheitliche Sammelgruppe von Parasiten darstellen.[1])

II. Spongien. Die Spongien werden von R. Hertwig noch den Coelenteraten eingereiht. Viele Zoologen sehen aber in den Spongien einen selbständigen Stamm oder Typus, was bei ihrem eigenartigen Bau und ihrer eigenartigen Entwicklung sich sehr gut rechtfertigen läßt, ja sogar notwendig erscheint.

Man teilt die Spongien gewöhnlich in die
1. Kl. Calcispongien, Kalkschwämme
2. Kl. Silicispongien, Kieselschwämme.

Im Unterricht unterscheidet man oft noch die Ceraospongien, Hornschwämme; in dem wissenschaftlichen System kann man diese Abteilung den Kieselschwämmen unterordnen, da die Hornschwämme offenbar aus solchen Kieselschwämmen hervorgegangen sind, welche sowohl ein Hornskelett als auch ein Kieselskelett besaßen.

III. Cnidarien. Wie schon oben gesagt wurde, ist der Begriff der Coelenteraten schon der Definition nach anfechtbar (vgl. S. 1006). Eine brauchbare Verwendung dieses Begriffs ist dadurch fast ganz unmöglich geworden, daß man auch die Spongien ihm unterordnete, welche ja von den übrigen Coelenteraten im Bau und in der Entwickelung weit verschieden sind. Infolgedessen benutzt man neuerdings den Begriff der Cnidarien oder Nesseltiere[2]); alle hierher gehörigen Tiere besitzen Nesselkapseln, mit Ausnahme der kleinen Abteilung der Ctenophoren (Rippenquallen), deren Zugehörigkeit zu dieser Abteilung nach ihrem Bau nicht bezweifelt werden kann. Das Wort Cnidarien ist also gleichbedeutend mit Coelenteraten sensu strictiori, d. h. Coelenteraten ohne die Spongien.[3])

In älterer Zeit zerlegte man (nach R. Leuckart) diesen Stamm in drei Klassen (vgl. Claus 1. Aufl. 1868):

1. Kl. Hydromedusae { Hydroidea, Siphonophorae, Acalephae }
2. Kl. Ctenophorae
3. Kl. Anthozoa.

Alexander Goette betonte, daß die polypenförmige Jugendform mancher Acalephen eine weitgehende Uebereinstim-

[1]) Ueber die Versuche einer neuen Einteilung der Protozoen vgl. den Artikel „Protozoa“, S. 1135 und den Artikel „Sporozoa“ S. 310.

[2]) Das Wort findet sich schon in der 4. Aufl. der Grundzüge der Zoologie von Claus 1880.

[3]) In diesem Handwörterbuch ist das Wort Coelenteraten als gleichbedeutend mit Cnidarien angesehen. Vgl. also den Artikel „Coelenterata“.

mung mit dem Bau der Anthozoen besitzt.[1]) Daraus ergab sich die Scheidung in Hydrozoa und Scyphozoa, wie sie in den untenstehenden Systemen von Haeckel[2]) und von Maas zum Ausdruck kommt. Andere Autoren beschränkten aber den Begriff der Scyphozoen auf die Acalephen (Scyphomedusen), wie dies in dem folgenden System von R. Hertwig geschieht.

Synoptische Tabelle der Einteilung der Cnidarien.

Nach Häckel (1894)

Erstes Cladom Hydrozoa
1. Klasse Hydropolypi (Hydroidea)
2. „ Hydromedusae (Craspedotae)
3. „ Siphonophorae
4. „ Ctenophorae

Zweites Cladom Scyphozoa
1. Klasse Scyphopolypi
2. „ Anthozoa
3. „ Scyphomedusae (Acraspedae).

Nach O. Maas (1912)

A. Cnidarien
1. Klasse Hydrozoa
2. „ Scyphozoa
1. Unterklasse Anthozoa
2. „ Scyphomedusae

B. Ctenophoren

Nach R. Hertwig (1912).

Klasse Hydrozoen (Hydromedusen)
„ Scyphozoen (Scyphomedusen)
„ Anthozoen (Korallentiere)
„ Ctenophoren (Rippenquallen).

IV. Vermes, Würmer. Schon Cuvier teilte die niederen Würmer in hohle (cavitaires, nematoides) und parenchymateuse (parenchymateux) ein; diese Einteilung entspricht den Abteilungen der Rundwürmer und der Plattwürmer. Durch Th. von Siebold kamen auch die Ringelwürmer wieder zu den Würmern (vgl. S. 1006).

In der ersten Auflage des Lehrbuches von Claus 1868 findet sich folgende Einteilung der Würmer:

1. Klasse Platyelmia, Plattwürmer
2. „ Nematelmia, Rundwürmer
3. „ Annelides, Ringelwürmer
4. „ Rotatoria, Rädertiere.

Die erste Klasse nennt Claus später (1880) Plathelminthes und teilt sie in folgende Ordnungen, wie dies auch jetzt fast alle Zoologen tun:

1. Ordnung Turbellarien, Strudelwürmer
2. „ Trematoden, Saugwürmer
3. „ Cestoden, Bandwürmer
4. „ Nemertinen, Schnurwürmer.

[1]) A. Goette, Entwickelungsgeschichte der Aurelia aurita und Cotylorhiza tuberculata 1887.

[2]) Haeckel hat das ganze zoologische System in seiner „Systematischen Phylogenie" (Berlin 1894 bis 1896) eingehend behandelt (vgl. S. 1005).

Die genauere Erkenntnis der Organisation der Rotatorien zeigte, daß diese kleinen Würmer an die Plattwürmer angeschlossen werden müssen. R. Hertwig faßt sie mit den Plathelminthen unter dem Namen der Scoleciden[1]) zusammen.

Die zweite Klasse nennt Claus später Nemathelminthes. Er fügt ihr drei Ordnungen ein: die Nematoden, die Acanthocephalen und die Chaetognathen.

Die dritte Klasse, die Anneliden, teilt Claus schon 1868 in die drei Ordnungen: a) Chaetopoden (Borstenwürmer), b) Gephyreen, c) Hirudineen (Blutegel). Die Ordnungen der Chaetopoden und der Hirudineen sind allgemein anerkannt. Die Ordnung der Gephyreen wird neuerdings in die Ordnungen der Echiurideen und der Sipunculideen zerlegt.[2])

Die Einteilung der Würmer, soweit sie bisher besprochen wurde, ist sachlich wohlbegründet und bei vielen Zoologen im Gebrauch. Es müssen aber den Würmern noch die Enteropneusten (vgl. den Artikel „Enteropneusta") angeschlossen werden, welche mit keiner dieser Wurmklassen eine sichere Verwandtschaft erkennen lassen. — Ferner stellte sich bei der genaueren Erforschung der Bryozoen und der Brachiopoden heraus, daß sie mit den Würmern, insbesondere den Anneliden, mehr Beziehungen haben als mit den Mollusken. Man trennte also diese sogenannten Molluskoideen von den Mollusken ab und reihte sie den Würmern an. Arnold Lang vereinigte die Phoroniden mit diesen beiden Abteilungen zu der neuen Klasse der Prosopygier (Buschwürmer), welche hauptsächlich durch folgende Merkmale charakterisiert ist: Festsitzende Lebensweise, Tentakelkranz am Mund, Darm aufwärts gebogen und in der Nähe des Mundes endend. — Das neuerdings zuweilen gebrauchte Wort Tentaculata (Kranzfühler) hat dieselbe Bedeutung.

R. Hertwig versuchte die Einteilung der Würmer auf die Unterschiede der Leibeshöhle zu gründen. Ich kann dieses Vorhaben nicht für zweckmäßig halten, da in bezug auf die Leibeshöhle mancherlei Meinungsverschiedenheiten bestehen, und man die Einteilung eines so wichtigen Tierstammes nicht von so strittigen Merkmalen abhängig

[1]) Das Wort Scoleciden war für Plattwürmer schon früher im Gebrauch.

[2]) Schon früher unterschied man in entsprechender Weise Gephyrei chaetiferi oder armati und Gephyrei inermes; die ersteren sind mit den Borstenwürmern sehr nahe verwandt, die letzteren stehen mehr isoliert. Vgl. die Artikel „Echiuridea" und „Sipunculidea".

machen sollte (vgl. den Artikel „Leibeshöhle").

R. Hertwig faßt in der Abteilung der Coelhelminthen (welche er als Unterstamm auf die Scoleciden und die Nemathelminthen folgen läßt) folgende „Klassen" zusammen: Chaetognathen, Anneliden, Enteropneusten, Brachiopoden, Bryozoen und Tunicaten. R. Hertwig betrachtet die Chaetognathen als Leibeshöhlenwürmer; aber diese Ansicht kann nur im Zusammenhang mit dem ganzen Leibeshöhlenproblem erörtert werden und ist keineswegs über jeden Zweifel erhaben, wie ich an anderer Stelle ausgeführt habe.[1] — Die Zuordnung der Tunicaten zu den Würmern läßt sich bei der Verschiedenheit des Baues kaum rechtfertigen.

Für den Unterricht bilden die Würmer in ihrer Vielgestaltigkeit eine der schwierigsten Abteilungen. Damit die Einteilung übersichtlich bleibt und die allgemein üblichen Bezeichnungen hervorhebt, verwende ich folgendes vereinfachte System:

1. Klasse Plathelminthes, Plattwürmer
   1. Ordnung Turbellarien, Strudelwürmer
   2. „ Trematoden, Saugwürmer
   3. „ Cestoden, Bandwürmer
   4. „ Nemertinen, Schnurwürmer.
   Anhang: Rotatorien, Gastrotrichen und Kinorhynchen
2. Klasse Nemathelminthes, Rundwürmer
   1. Ordnung Nematodes, Fadenwürmer
   Anhang: Nematomorpha
   2. Ordnung Acanthocephalen, Kratzer
   Anhang zu der Klasse der Nemathelminthen: Chaetognathen (zugleich Uebergang zur 3. Klasse)
3. Klasse Annelides, Ringelwürmer
   1. Ordnung Chaetopoden, Borstenwürmer
   Anhang: Echiurideen und Sipunculideen.
   2. Ordnung Hirudineen
   Anhang zu der Klasse der Anneliden: Enteropneusten.

Einen Anhang zu den Würmern bilden dann die beiden Klassen der Bryozoen und der Brachiopoden.

V. Arthropoden. Der Stamm der Arthropoden (Gliederfüßer) enthält die Klassen der

Crustaceen, Krebstiere
Myriapoden, Tausendfüßer
Arachnoideen, Spinnentiere
Insekten, Kerbtiere

vgl. die Einteilung Lamarcks auf S. 1004. Dazu kommen noch die Protracheaten oder Onychophoren (Peripatus), welche gewöhnlich vor die Myriapoden gestellt werden. — Man kann die Protracheaten, Myriapoden, Arachnoideen und Insekten unter dem Namen der Tracheaten (Tracheentiere) zusammenfassen.

Hinsichtlich neuerer Einteilungen der Arthropoden ist auf die Artikel „Myriapoda" und „Arthropoda" zu verweisen. — Von den phylogenetischen Beziehungen der Arthropoden wird unten die Rede sein (S. 1020).

VI. Mollusken. Der Stamm der Mollusken (Weichtiere) hat folgende Einteilung, welche mit unbedeutenden Abänderungen in allen neueren Lehrbüchern dieselbe ist.

1. Klasse Amphineuren, Urmollusken; Placophoren (Chitonen), Solenogastres
2. „ Lamellibranchiata, Lamellibranchier, Muscheln
3. „ Gastropoda, Cephalophoren, Schnecken
4. „ Cephalopoda, Kopffüßer, Kraken, Tintenfische.

Dazu kommt noch die Klasse der Scaphopoden (Solenoconchen), welche gewöhnlich zwischen die Lamellibranchier und die Gastropoden eingereiht wird; R. Hertwig hat diese Gruppe anhangsweise an die Muscheln angeschlossen (vgl. den Artikel „Scaphopoda").

In den älteren Systemen folgen auf die echten Mollusken die Molluskoideen, nämlich die Bryozoen, die Brachiopoden und die Tunicaten. Neuerdings stellt man die Bryozoen und die Brachiopoden besser zu den Würmern (s. oben) während die Tunicaten einen besonderen Stamm bilden (s. unten).

VII. Echinodermen. Bei den Echinodermen (Stachelhäutern) werden seit langer Zeit folgende Klassen unterschieden:

Asteroidea, Seesterne
  a) Asteriden
  b) Ophiuriden
Echinoidea, Seeigel
Holothurioidea, Seewalzen
Crinoidea, Haarsterne.

Die fossilen Cystoideen und Blastoideen wurden früher bei den Crinoideen eingereiht. Neuerdings werden sie wegen ihres verschiedenartigen Baues von denselben getrennt. Zuweilen werden sie unter dem Namen Pelmatozoen (Leuckart 1848) mit den Crinoideen zusammengefaßt.

Haeckel ist unter eingehender Berücksichtigung der fossilen Echinodermen zu folgendem phyletischem System gekommen.

1. Klasse Amphoridea, Urnensterne (fossil)
2. „ Holothuria, Gurkensterne
3. „ Cystoidea, Beutelsterne (fossil)

[1] Ueber den derzeitigen Stand der Cölomfrage. Verh. d. D. zool. Ges. 1898 S. 65. — Ueber die Enterocöltheorie. Zool. Anzeiger 1914.

4. Klasse Blastoidea, Knospensterne (fossil)
5. „ Crinoidea, Palmensterne
6. „ Echinidea, Igelsterne
7. „ Ophiodea, Schlangensterne
8. „ Asteridea, Seesterne.

Man vergleiche auch die Systeme in den Artikeln „Stachelhäuter“ und „Stachelhäuter (Paläontologie)“, sowie die Stammesgeschichte S. 1018.

VIII. Tunicaten. Die Tunicaten (Manteltiere) wurden schon von Lamarck (1816) neben die Mollusken gestellt. Später wurden sie unter die Mollusken eingereiht (z. B. von Claus 1868) oder nach der Abtrennung der Molluskoideen unter diese. Sie haben aber mit den übrigen Molluskoideen in ihrem Bau gar keine Beziehungen. Claus stellte sie also in den späteren Auflagen seines Lehrbuchs als selbständigen Typus zwischen die Molluskoideen und die Vertebraten. R. Hertwig bringt sie bei den Würmern unter.

Die Tunicaten sind von allen Abteilungen der wirbellosen Tiere so weit entfernt, daß man sie am besten als einen besonderen Stamm auffaßt. Da sie zu den Wirbeltieren die nächsten Beziehungen haben, stellt man sie an das Ende der wirbellosen Tiere, unmittelbar vor die Wirbeltiere. Zuweilen werden sie mit den Wirbeltieren unter dem Begriff der Chordonier (Haeckel) oder Chordaten vereinigt (vgl. den Artikel „Tunicata“).

Die Tunicaten werden in 3 Klassen eingeteilt: 1. Appendicularien (Copelata), 2. Ascidiaeformes (Tethyodea), 3. Salpaeformes (Thaliacea).

IX. Vertebraten. Was die Vertebraten (Wirbeltiere) betrifft, sind die wichtigsten Klassen derselben schon bei den älteren Systemen (Linné, Cuvier) erwähnt worden. Es kommt aber noch die Scheidung der Amphibien und der Reptilien hinzu, welche schon bei Aristoteles angedeutet war und von Blainville (1816) durchgeführt wurde.[1]) — In manchen Systemen werden die Cyclostomen als besondere Klasse aufgefaßt, in anderen den Fischen untergeordnet.[2]) Auch die Dipnoer werden manchmal als besondere Klasse angesehen, aber meistens den Fischen angereiht. — Schließlich sind noch die Acranier zu erwähnen, welche an den Anfang der Wirbeltierreihe gestellt werden müssen (vgl den Artikel „Amphioxus“).

[1]) Ducrotay de Blainville, geboren 1778 in der Normandie, von 1812 an Professor der Zoologie an der Pariser Universität; gestorben 1856.

[2]) In der Embryologie zeigen die Cyclostomen nahe Beziehungen zu manchen Ganoiden und zu den Amphibien. Meiner Ansicht nach stammen sie von Fischen ab und sind durch den Uebergang zum Parasitismus umgestaltet.

Die höheren Wirbeltiere werden als Amnioten zusammengefaßt. Im Gegensatz dazu bilden die übrigen Wirbeltiere, die Anamnien.

System der Wirbeltiere nach R. Hertwig.

I. Unterstamm Anamnien
1. Klasse Acrania, Schädellose
2. „ Cyclostomata, Rundmäuler
3. „ Pisces, Fische
4. „ Amphibien, Lurche

II. Unterstamm Amnioten
5. Klasse Reptilien, Kriechtiere
6. „ Aves, Vögel
7. „ Mammalia, Säugetiere.

Unterklassen der Säugetiere: 1. Monotremen, Schnabeltiere; 2. Marsupialier, Beuteltiere; 3. Placentalien, höhere Säugetiere[1]).

Bemerkungen über das zoologische System im Unterricht. Da ein natürliches System den Anspruch macht, die Tiere nach ihrer phyletischen Verwandtschaft zu ordnen, ist es von allen phyletischen Hypothesen abhängig. Infolgedessen gibt es unzählige Meinungsverschiedenheiten, und fast jeder Zoologe hat in bezug auf das System seine Besonderheiten; so wird wohl an jeder Universität ein anderes System gelehrt.

Meiner Ansicht nach ist ein streng phyletisch geordnetes System für den Unterricht unbrauchbar. Denn es gibt sehr viele isolierte Tiergruppen, welche die kleinen Reste ausgestorbener Abteilungen sind und folglich den Rang von Ordnungen und Klassen oder gar von Stämmen haben müßten. Führt man dieses Prinzip durch, so wird das System überaus kompliziert und unübersichtlich, wie dies ja bei der Größe und Verästelung des tierischen Stammbaums begreiflich ist.

Man braucht also für den Unterricht ein vereinfachtes System, welches zwar die Phylogenie berücksichtigt, aber nicht jede kleine Gruppe nach ihrer phyletischen Bedeutung bewerten muß.[2]) Man darf im Unterricht die isolierten Formen an die größeren Abteilungen anhangsweise anschließen, wie ich dies z. B. bei dem obenstehenden System der Würmer getan habe.

Ueberhaupt soll man die Aufgabe der Systematik von der Aufgabe der Phylogenie getrennt halten. Die Systematik muß nach Uebersichtlichkeit und nach klaren Definitionen streben. Aber die Phylogenie macht das System umständlich und unübersichtlich, verwischt die Abgrenzungen und erschwert die Definitionen. Die Systematik kann auch solche Abteilungen bestehen lassen, welche polyphyletisch entstanden sind; aber die Phylogenie muß solche Abteilungen zerlegen. Die Systematik darf sich also nicht völlig von der Phylogenie abhängig machen.

[1]) Die Einteilung der Säugetiere in diese drei Unterklassen stammt von dem oben erwähnten Blainville: Ornithodelphen, Didelphen (Beuteltiere) und Monodelphen.

[2]) Vgl. H. E. Ziegler, Das zoologische System im Unterricht. Verh. d. D. Zool. Ges. 1904.

6. Die Nomenklatur. Durch Linné (vgl. S. 997) wurde die sogenannte binäre Nomenklatur eingeführt. Jede Species (Art) wird also in ein Genus (eine Gattung) gestellt und trägt den Namen der Gattung (als Hauptwort geschrieben) und den Namen der Art (als Adjektiv geschrieben), z. B. Alauda arvensis, Feldlerche.

Seit Linnés Zeit wurden alle neuen Arten in dieser Weise bezeichnet. Aber die Gattungsnamen haben sich im Laufe der Zeit vielfach geändert, zum Teil auch die Artnamen. Die Gründe für solche Aenderungen waren teils sachlicher, teils persönlicher Art. Um willkürlichen Aenderungen vorzubeugen, wurde das Prioritätsgesetz aufgestellt, welches verbietet, daß ein bestehender Name durch einen neuen ersetzt werde, und in solchem Fall den neuen Namen für ungültig erklärt. Aber trotz dieses Gesetzes ging die Neubenennung von Gattungen doch weiter und (in geringerem Grade) auch die Umänderung von Artnamen. Zum Teil waren diese Aenderungen dadurch bedingt, daß die ursprünglichen Gattungen aus sachlichen Gründen zerlegt werden mußten, zum Teil beruhten sie auf der Willkür oder auf dem persönlichen Geschmack der Autoren. Wenn ein Forscher ein hervorragendes Werk über eine Teilgruppe (Klasse oder Ordnung) geschrieben hatte, kamen die von ihm verwendeten Namen in Gebrauch, denn es wäre unmöglich gewesen, erst die Berechtigung der Namen zu prüfen.

Die Nomenklatur, wie sie in der zweiten Hälfte des neunzehnten Jahrhunderts bestand, war also das Ergebnis einer etwa ein Jahrhundert alten historischen Entwickelung. Diese Nomenklatur steht in geschichtlichem Zusammenhang mit den großen Fortschritten der Systematik am Ende des achtzehnten und in der ersten Hälfte des neunzehnten Jahrhunderts.[1] Die ganze moderne Zoologie ist mit dieser Nomenklatur untrennbar verknüpft.

Nun trat aber gegen Ende des neunzehnten Jahrhunderts unter den Systematikern das Bestreben auf, das Prioritätsgesetz strenger anzuwenden und ihm eine weithin rückwirkende Kraft beizulegen. Längst veraltete Namen wurden wieder hervorgeholt und für die rechtmäßigen Namen erklärt. Manche Systematiker griffen dabei schon auf die ersten Auflagen von Linnés Systema naturae und noch weiter zurück.

Im Jahre 1889 brachte Blanchard bei dem internationalen Zoologenkongreß den Antrag vor, daß die Priorität aller Namen zu prüfen sei und daß man dabei bis zur 10. Auflage des Linnéschen Systema naturae (1758) zurückgehen solle. Dieser Antrag wurde auf den folgenden internationalen Zoologenkongressen zum Beschluß erhoben. Ferner wurde eine internationale Nomenklaturkommission eingesetzt, welche die Durchführung dieses Prinzips im einzelnen regeln sollte. Sie bestand aus den Professoren Blanchard (Paris), J. V. Carus (Leipzig), P. L. Sclater (London), F. A. Jentink (Leyden) und C. W. Stiles (Washington) und erstattete im Jahre 1898 einen Bericht, welcher dem 4. internationalen Zoologenkongreß in Cambridge vorgelegt wurde.[1]

Von dieser Zeit an verlegten sich manche Systematiker auf die Durchführung der neuen Prioritätsregeln. Aber das Ergebnis war ein erschreckendes. Die Aenderungen wurden viel tiefgreifender als man erwartet hatte. Die Nachprüfung der ganzen historischen Entstehung der Nomenklatur erwies sich als eine ungeheure Arbeit, deren Ende nicht abzusehen ist, und sie führte bei denjenigen Tierklassen, in welchen man sie zur Anwendung brachte, zur Aenderung zahlreicher gebräuchlicher Namen; oft mußten die Namen vielgenannter Tiere diesen genommen und auf ganz andere Tiere übertragen werden. Diese Zerstörung der historisch überlieferten und mit der Literatur des 19. Jahrhunderts so eng verknüpften Nomenklatur wurde also immer mehr als ein Uebelstand empfunden.

Im Jahre 1911 gab ich dem bei vielen Zoologen bestehenden Unwillen Ausdruck und wies darauf hin, daß das neue Verfahren im Prinzip verfehlt ist.[2] Der Wert des Prioritätsprinzips liegt lediglich darin, daß für die Zukunft die Einführung neuer Namen für bereits benannte Gattungen und Arten ausgeschlossen sein soll. Es ist ein Fehler diesem Prinzip eine weithin rückwirkende Kraft beilegen zu wollen und sozusagen zu versuchen, das Rad der Geschichte rückwärts zu drehen. Die Gattungsnamen, welche im 19. Jahrhundert üblich waren, sollten als Produkte der historischen Entwickelung unserer Wissenschaft geachtet werden und in Geltung bleiben. Will man überhaupt auf alte Namen zurückkommen, so darf man nicht weiter zurückgehen als bis zu den grundlegenden Bearbeitungen des 19. Jahr-

[1]) Z. B. hat der berühmte Rudolphi (vgl. den Artikel „Rudolphi") zahlreiche Namen von Würmern geändert. Die von ihm eingeführten Namen kamen in allgemeinen Gebrauch.

[1]) Später erschienen die neuen Regeln in drei Sprachen unter dem Titel: Règles internationales de la Nomenclature zoologique. Paris, Rudeval, 1905.

[2]) H. E. Ziegler, Ueber die neue Nomenklatur. Zoolog. Anzeiger 38. Bd. 1911 S. 268 bis 272. — Ueber die neue Nomenklatur. Zoolog. Annalen 5. Bd. 1912 S. 255 bis 265.

hunderts, welche für die einzelnen Abteilungen des Tierreichs zu verschiedener Zeit erschienen sind und damals als so autoritativ galten, daß ihre Benennungen allgemein oder nahezu allgemein anerkannt wurden.

Bald nachher erschien eine Erklärung der skandinavischen und finnischen Zoologen, welche auf die unheilvollen Folgen der neuen Prioritätsregeln hinwies.[1]) Bei einer Umfrage, welche darauf in der Deutschen Zoologischen Gesellschaft veranstaltet wurde, traten von 126 antwortenden Zoologen nur 11 für die strenge Anwendung der Prioritätsregeln ein.[2]) Eine ähnliche Abstimmung veranstaltete das Zoology Organisation Committee of the British Association; von 112 britischen Zoologen sprachen sich nur 26 für die neuen Regeln aus.[3]) Diese Abstimmungen lassen erkennen, daß die Anhänger der neuen Prioritätsregeln nur eine kleine Minderheit bilden und daß folglich die Beschlüsse der internationalen Zoologenversammlungen nur auf Zufallsmajoritäten beruhen; diesen Beschlüssen sollte also keine Autorität beigelegt werden.

Bei dem internationalen Zoologenkongreß in Monako (1913) wurde mehrere Tage hindurch über die Prioritätsfrage verhandelt. Die Deutsche Zoologische Gesellschaft stellte nach einem auf der Jahresversammlung in Halle a. d. S. gefaßten Beschluß[4]) den Antrag, wenigstens eine Anzahl gebräuchlicher Namen zu erhalten.[5]) Dieser Vorschlag wurde aber nicht angenommen. Schließlich wurde jedoch die Zulässigkeit von Ausnahmen von der strengen Anwendung eingeräumt. Da die Entscheidung über diese Ausnahmen aber einer internationalen Kommission zugewiesen ist, so bleibt die Handhabung dieses Beschlusses im Ungewissen.[6])

Das Ergebnis des ganzen Nomenklaturstreites glaube ich in folgenden Sätzen ausdrücken zu dürfen. 1. Man ist allgemein zu der Einsicht gekommen, daß die strenge Durchführung der in den Jahren 1889 bis 1898 beschlossenen Regeln nicht möglich ist. 2. Es hat sich bei den Abstimmungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft und der British Association gezeigt, daß die große Mehrzahl der Zoologen die strenge Anwendung dieser Regeln gar nicht wünscht. 3. Diejenigen Zoologen, welche die genannten Regeln durchführen wollen, sind bei den Benennungen der einzelnen Arten oft unter sich darüber uneinig, welches der richtige Name ist.[1]) Man kann also nicht glauben, daß die Anwendung der Regeln zu einer sicheren und unbestreitbaren Benennung führen würde. 4. Durch das Zurückgreifen auf das 18. Jahrhundert werden sehr viele gebräuchliche Namen geändert, so daß eine unheilvolle Verwirrung entsteht.

Unter diesen Umständen wäre es meiner Ansicht nach am besten, die Ausdehnung des Prioritätsprinzips auf die alte Zeit gänzlich zu verwerfen und sich nur um die Erhaltung der in den besten Werken des 19. Jahrhunderts gebräuchlichen Namen zu bemühen.

5. Der Stammbaum des Tierreichs. Wie wir uns die natürliche Verwandtschaft der Typen, Klassen und Ordnungen denken, das läßt sich in der Form eines Stammbaumes besser ausdrücken als in der Form des Systems. Ich gebe hier eine Uebersicht der Stammgeschichte.[2])

Ehe es vielzellige Tiere (Metazoen) gab, müssen einzellige Tiere (Protozoen) vorhanden gewesen sein. An die Wurzel des Stammbaumes der Tiere sind also die Protozoen zu stellen. Der Stammbaum des Pflanzenreichs wurzelt neben dem tierischen Stammbaum, und zwischen den beiden ist im Bereich der einzelligen Lebewesen keine Grenze zu ziehen, da hier Organismen mit tierischem und mit pflanzlichem Lebensprozeß sich sehr nahe stehen.

Ehe es Protozoen mit Kern gab, müssen kernlose Urtiere gelebt haben; in diesem

[1]) „It is doubtless the desire of the great majority of zoologists to have the more important, commonly used names protected against the tyranny of this rule of priority, wich leads to such extremely unfortunate results, when carried out literally in all cases.“ Zoolog. Anzeiger 39. Bd. 1912 S. 56.

[2]) Zoolog. Anzeiger 39. Bd. 1912 S. 365.

[3]) Zoolog. Anzeiger 40. Bd. 1912 S. 207.

[4]) Verh. d. D. zool. Ges. 1912 S. 214 bis 227.

[5]) Es wäre ratsam, eine Anzahl wichtiger Namen autoritativ zu fixieren und ihnen statt des Autornamens ein f. (d. h. fixiert) beizusetzen, wie ich dies vor kurzem vorgeschlagen habe (Zoologische Annalen 5. Bd. 1912 S. 263).

[6]) Internationale Kommissionen nützen im allgemeinen in der Wissenschaft noch weniger als in der Politik. Meiner Ansicht nach können wissenschaftliche Fragen überhaupt niemals durch Kommissionen entschieden werden.

[1]) Bei den Beschreibungen und Diagnosen der alten Zeit ist es oft unsicher, auf welche Art sie sich beziehen. Die Anwendung des Prioritätsgesetzes auf das 18. Jahrhundert bringt unzählige Schwierigkeiten und Meinungsverschiedenheiten mit sich.

[2]) Da jede Phylogenie auf Theorien und Hypothesen beruht, gibt es viele Meinungsverschiedenheiten. Ich schließe mich früheren Autoren an, soweit ich mit ihnen übereinstimme, und folge im übrigen meiner wissenschaftlichen Ueberzeugung. Zur näheren Begründung meiner Ansichten verweise ich auf meine Schriften über die Leibeshöhle (Verh. d. D. zool. Ges. 1898 und Handwörterbuch der Naturwissenschaften 1912 Bd. VI), auf meinen Vortrag über das zoologische System im Unterricht (Verh. d. D. zool. Ges. 1904) und auf den Aufsatz „Ueber die Enterocöltheorie“ im Zool. Anzeiger 1914.

Gedanken stellte Häckel die Abteilung der Moneren auf. Wahrscheinlich war die Kernsubstanz zuerst im Zellkörper verteilt (etwa in Form von Chromidien) und hat sich dann erst zu einem abgegrenzten Gebilde vereinigt (Fig. 1). Wir wollen also unter kernhaltigen Protozoen solche mit einheitlichem und räumlich begrenztem Kern verstehen.

Die ersten Organismen müssen pflanzlichen Lebensprozeß gehabt haben; denn der tierische Organismus setzt schon pflanzliche oder tierische Nahrung voraus. Pflanzliche Organismen brauchen keine Bewegungsorgane zu besitzen, wenn sie im Wasser schweben oder für sie sonst irgendeine Möglichkeit der passiven Verbreitung besteht. Man kann sich also die ältesten Organismen ohne Bewegungsorgane denken.

Die amöboide Bewegung ist vermutlich älter als die Bewegung durch Geißeln oder Wimpern. Man darf also die Flagellaten und die Ciliaten auf Rhizopoden zurückführen (Fig. 1). — Die Sporozoen sind keine einheitliche Gruppe und scheinen teils aus Flagellaten, teils aus Rhizopoden hervorgegangen zu sein (vgl. S. 1007).

Wir kommen nun zu der Ableitung der Metazoen. Die aufsteigende Entwicklung ging offenbar von den Flagellaten aus. Da jetzt noch Flagellatenkugeln leben (z. B. die pflanzlichen Lebensprozeß besitzende Gattung Volvox) und da die erste Larvenform aller Metazoen, die Blastula, einer Flagellatenkugel ähnlich ist, hat die Annahme eines derartigen phyletischen Stadiums alle Wahrscheinlichkeit für sich (Fig. 3). — Eine Flagellatenkugel kann schon eine geschlechtliche Fortpflanzung haben, bei welcher Makrogameten und Mikrogameten gebildet werden, wie dies von Volvox bekannt ist. Die geschlechtliche Fortpflanzung der Metazoen ist also schon von den Protozoen her überliefert. Die Furchung und die späteren Zellteilungen der Metazoen entsprechen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung der Protozoen.

Hinsichtlich der weiteren Entwickelung der Metazoen sind nun verschiedene Möglichkeiten in Betracht zu ziehen. Die erste wird in Häckels Gastraea-Theorie (1866) ausgesprochen, nach welcher aus der Blastula durch Einstülpung die Gastrula entstand (Fig. 3). Auf die zweite Möglichkeit hat Metschnikoff (1886) hingewiesen:[1]) in die Blastula wanderten von dem hinteren Pol her einzelne Zellen ein (Fig. 2), welche zum Teil Geschlechtszellen bildeten, zum Teil aber aufgenommene Nahrung verdauten,

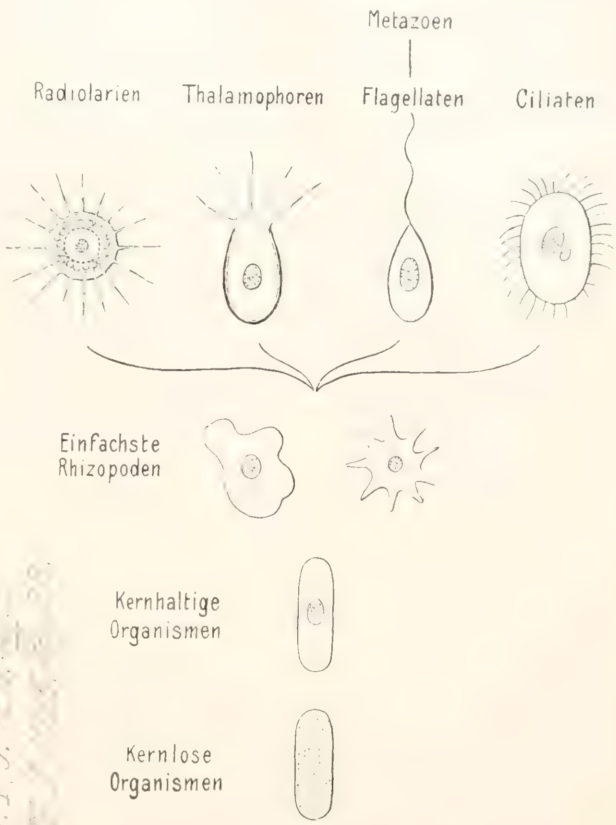


Fig. 1. Stammbaum der Protozoen.

es entstand also ein Organismus vom Aussehen einer Planula (Fig. 2 u. 3). Indem die verdauenden Zellen sich zu einem Epithel ordneten, konnte der Organismus einen ebensolchen Urdarm erhalten, wie er bei der Gastrulation sich bildet (Parenchymella-Theorie). An eine dritte Möglichkeit hat Bütschli gedacht (Placula-Theorie); er geht von einer Zellenplatte aus (wie man sie in der pflanzlichen Flagellatenkolonie Gonium sieht); diese wurde durch Teilung der Zellen zweischichtig und ging dann durch Faltung in eine Gastrula-artige Form über.

[1]) El. Metschnikoff, Embryol. Studien an Medusen. Wien 1886.

Ich will hier unentschieden lassen, welche dieser Bildungsarten die ursprüngliche gewesen ist. Ich neige am meisten der Parenchymella-Theorie zu.[1]) Jedenfalls ist die Planula der Gastrula gleichwertig, und muß man bei der Ableitung der Metazoen von der Gastrula oder der Planula ausgehen (Fig. 3). Wir betrachten zunächst die Entstehung der Spongien, der Cnidarien, der Würmer und der Wirbeltiere.

Die Schwämme (Spongien) stehen ganz allein; sie können weder aus einem anderen Metazoentypus abgeleitet werden noch einem solchen den Ursprung gegeben haben. Ihre Ableitung aus einer Planula-artigen Stammform begegnet aber keinen Schwierigkeiten, da sie in der Ontogenie eine solche Larve besitzen. Allerdings sind die Vorgänge bei der Festsetzung der Larve ganz eigenartig und von den Vorgängen bei den Cnidarien und anderen Metazoen völlig verschieden. Aus dem äußeren Epithel geht die epitheliale Auskleidung der Geißelkammern hervor (Fig. 3).

Die Cnidarien sind leicht von einer Gastrula-artigen Stammform herzuleiten, in welcher ja die beiden primären Keimblätter schon vorhanden sind. Die Gastrula hat sich mit dem vorderen Pole festgesetzt, so daß der Mund direkt aus dem Urmund hervorgeht (Fig. 3). — Bei den höheren Cnidarien (Scyphozoen) und bei den Ctenophoren entsteht eine ektodermale Einstülpung, welche ein Schlundrohr bildet, so daß nun das innere Ende dieses Rohres dem Urmund entspricht. Einleuchtend erscheint mir die Ansicht von K. Heider, daß die Ctenophoren aus freischwimmenden Larven von Scyphozoen hervorgegangen sind.

Die Würmer sind meiner Ansicht nach weder aus echten Cnidarien noch aus Ctenophoren hervorgegangen. Man hat allerdings versucht die dendrocölen Strudelwürmer von kriechenden Ctenophoren abzuleiten (Arnold Lang) oder hochstehende Cnidarien (Scyphozoen) als die Stammformen der „Enterocölier" (Mollusken, Anneliden usw.) anzusehen (vgl. den Artikel „Leibeshöhle" S. 161). Aber ich vermag diesen Hypothesen keine Bedeutung beizulegen. Die niederen Strudelwürmer (rhabdocölen Turbellarien) sind offenbar die Stammformen der höheren Strudelwürmer und überhaupt aller Plathelminthen, ferner auch der Rotatorien, Nemathelminthen, Mollusken und Anneliden. Wir müssen also zuerst die Entstehung der Strudelwürmer ins Auge fassen.

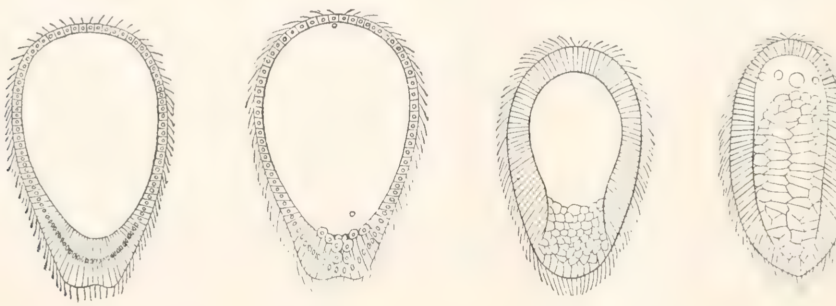


Fig. 2. Entodermbildung durch polare Einwanderung und Bildung der Planula bei der Qualle Aequorea. Nach Claus. Aus Hatschek, Lehrbuch.

Wenn eine Planula-ähnliche oder Gastrula-ähnliche Stammform zu kriechender Lebensweise überging, so entstand ein wurmartiges Tier (Fig. 3). Aus der Kriechbewegung folgt die Differenzierung einer unteren Fläche, woraus die bilaterale Grundform sich ergibt. Der Mund lag ursprünglich am Hinterende, wurde aber dann nach vorn verschoben. Die Lage des Mundes ist noch jetzt bei den Turbellarien sehr verschieden, manchmal hinten, manchmal in der Mitte, manchmal am Vorderende.

An der Mundöffnung bildete sich eine kleine Einstülpung des Ektoderms, in deren Nähe sich die Muskulatur verstärkte, so daß ein Schlundkopf (Pharynx) entstand, der zum Saugen und unter Umständen auch zum Fassen der Beute diente (Fig. 3).

Der Darm der acölen Turbellarien besitzt noch keine deutliche Höhle, so daß er noch an das kompakte Entoderm der Planula erinnert (Fig. 3). Auf etwas höherer Stufe findet man den stabförmigen Darm der Rhabdocölen (Fig. 3), aus welchem der verzweigte Darm der Trikladen und

---

[1]) Diese Theorie ist zwar weniger einfach als die Gastraea-Theorie, aber sie kann sich ebenfalls auf embryologische Tatsachen stützen, und ist auch geeignet den Bau mancher Mesozoen zu erklären (vgl. den Artikel „Mesozoa").

der Polycladen abzuleiten ist.[1]) — Die Trematoden und die Cestoden sind aus Turbellarien hervorgegangen und haben sich an die parasitische Lebensweise angepaßt.[1])

[1]) Schon L. v. Graff vertrat die Ansicht, daß die Acoelen die ursprünglichsten Formen der Turbellarien sind. In der neuen Schrift von Steinmann und Bresslau (Die Strudelwürmer. Leipzig 1913. S. 352) wird diese Meinung bestätigt.

[1]) Die eigenartige „Hautschicht" der Trematoden und Cestoden ist aus dieser Anpassung an die parasitische Lebensweise zu erklären. Sie enthält ursprünglich Zellkerne (H. E. Ziegler, Das Ektoderm der Plathelminthen. Verh. d.

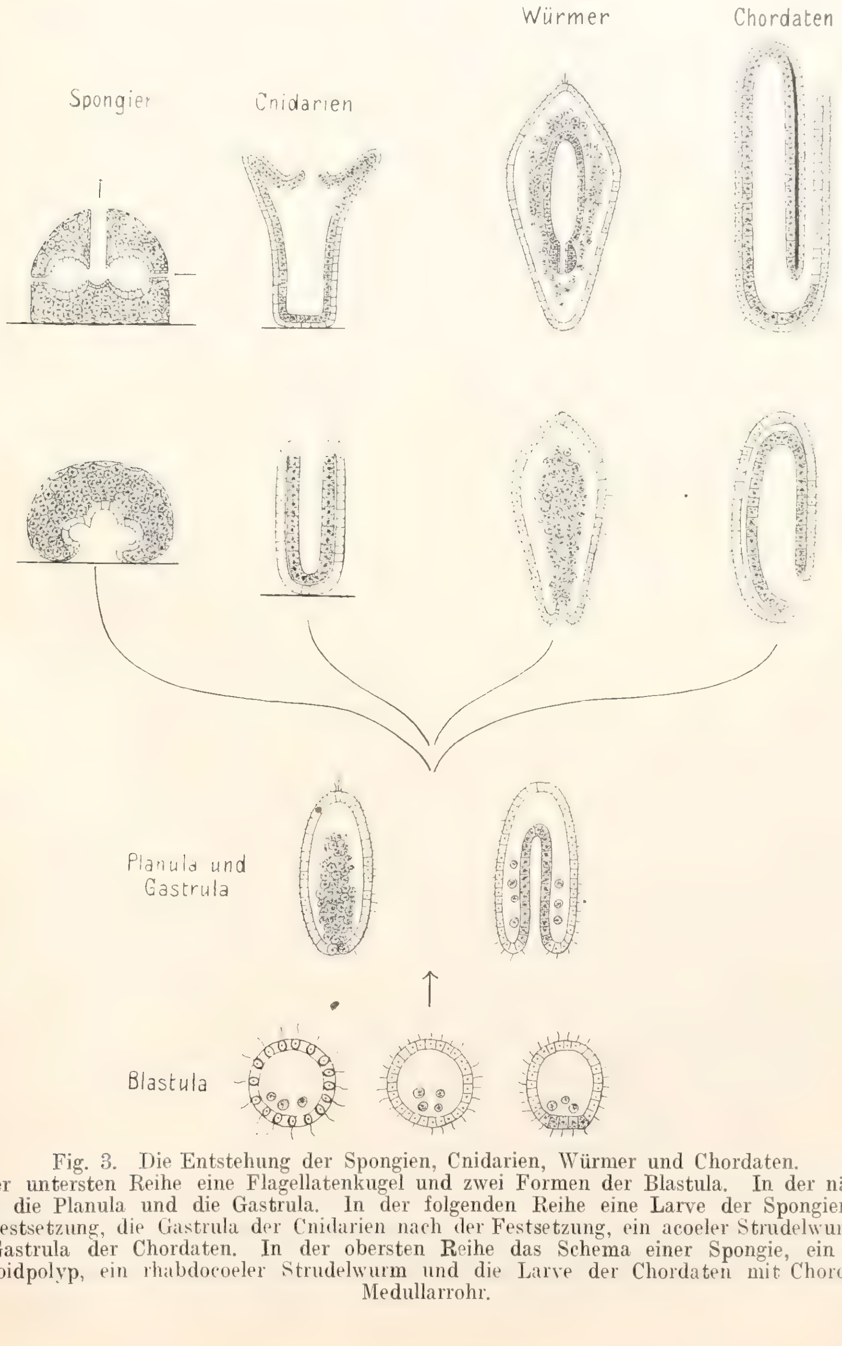


Fig. 3. Die Entstehung der Spongien, Cnidarien, Würmer und Chordaten.
In der untersten Reihe eine Flagellatenkugel und zwei Formen der Blastula. In der nächsten Reihe die Planula und die Gastrula. In der folgenden Reihe eine Larve der Spongien nach der Festsetzung, die Gastrula der Cnidarien nach der Festsetzung, ein acoeler Strudelwurm und die Gastrula der Chordaten. In der obersten Reihe das Schema einer Spongie, ein junger Hydroidpolyp, ein rhabdocoeler Strudelwurm und die Larve der Chordaten mit Chorda und Medullarrohr.

Bei den Nemertinen ist am Hinterende des stabförmigen Darmes ein After vorhanden. Da sie unzweifelhaft aus Turbellarien hervorgingen, kann man unbedenklich annehmen, daß auch andere mit After versehene Würmer mit den Turbellarien verwandt sind.

Die Rotatorien zeigen, daß das äußere Flimmerepithel eine eigenartige Umwandlung erfahren kann; es scheidet eine harte Cuticula ab und verliert dann seinen epithelialen Charakter; infolge der Festigkeit der äußeren Bedeckung kann die innere Muskulatur und das Parenchym vermindert werden, und folglich entsteht eine primäre Leibeshöhle (als Schizocoel, siehe in dem Artikel „Leibeshöhle" Fig. 17 auf S. 158). Meiner Ansicht nach hat ein solcher Vorgang auch bei den Nemathelminthen stattgefunden (vgl. den Artikel „Leibeshöhle" S. 158), ebenso bei den Gastrotrichen und Kinorhynchen (vgl. die Artikel „Gastrotricha" und „Kinorhyncha"), welche demnach ebenfalls von Turbellarien abstammen (Fig. 4). Haeckel leitete die Nemathelminthen durch Vermittlung der Gastrotrichen von rhabdocölen Turbellarien ab.[1]) Er läßt auch die Chaetognathen aus demselben Ast hervorgehen, während andere Autoren diese Wurmgruppe näher an die Anneliden anschließen.[2])

Von Turbellarien stammen auch die Mollusken und die Anneliden ab, wenngleich sie eine viel höhere Organisationsstufe erreichen. Fast alle Autoren stimmen darin überein, daß diese beiden Abteilungen sowohl mit den niederen Würmern als auch unter sich verwandt sind.[3]) Man leitet die Mollusken und die Anneliden monophyletisch ab, da sie die Trochophora-Larve gemein haben und in bezug auf das Cölom und das Blutgefäßsystem unverkennbare Aehnlichkeiten besitzen.

D. zool. Ges. 1905. — C. F. Roewer, Beiträge zur Histogenese von Cercariaeum. Jenaische Zeitschrift 1906).

[1]) O. Bütschli suchte die Nematoden durch Vermittelung der Gastrotrichen von Rotatorien abzuleiten (Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 26 1876). E. Martini führt sie direkt auf eine Gruppe der rhabdocoelen Turbellarien zurück auf die Hysterophoren (Verh. d. D. zool. Ges. 1913).

[2]) Ich habe die Chaetognathen nicht in den Stammbaum (Fig. 4) eingefügt, da ihre Stellung durchaus strittig ist. Meine eigene Ansicht habe ich in der Schrift über die Cölomfrage (1898) und in dem Aufsatz über die Enterocöltheorie (Zool. Anzeiger 1914) ausgesprochen.

[3]) „Die neueren Untersuchungen über die ersten Entwickelungsvorgänge der Turbellarien und der Nemertinen haben eine weitgehende Uebereinstimmung mit der Entwickelung der Anneliden und Mollusken ergeben." K. Heider, Entwickelungsgeschichte und Morphologie der Wirbellosen. In „Kultur der Gegenwart" 1913 S. 221.

Man kann sich die Entstehung der Mollusken in folgender Weise vorstellen. Wenn der kleine Wurmkörper größer wurde, mußte die Flüssigkeit in der primären Leibeshöhle in regelmäßige Zirkulation gesetzt werden um alle Teile des Körpers

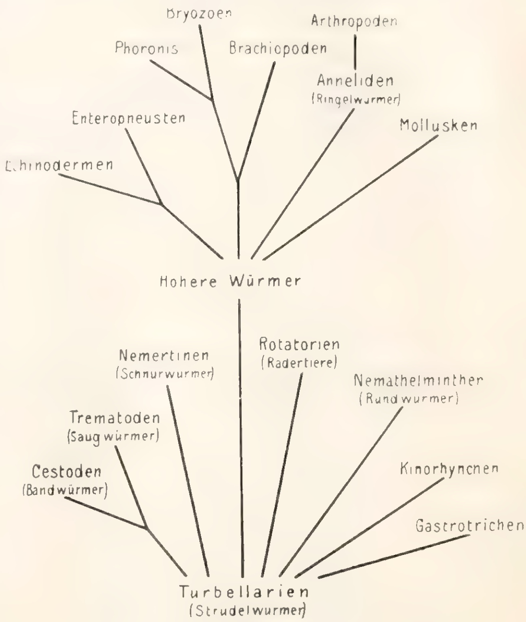


Fig. 4. Stammbaum der Würmer und verwandter Gruppen.

gleichmäßig mit Nahrung und mit Sauerstoff zu versorgen. So entstand das Herz und wandelte sich die primäre Leibeshöhle zum Blutgefäßsystem um (vgl. den Artikel „Leibeshöhle" S. 150 und 151). Nun ergab sich auch die Möglichkeit der Entstehung von Kiemen, indem die zirkulierende Flüssigkeit in besonderen Organen den Sauerstoff aufnehmen konnte. Ferner genügten für den größeren Körper die Protonephridien der Plattwürmer nicht mehr; es entstand also ein neues Exkretionsorgan, das Cölom mit den Nephridien (vgl. den Artikel „Leibeshöhle" Fig. 4), welches in diesem Falle wahrscheinlich von der Gonadenhöhle seinen Ursprung nahm. Durch diese Vorgänge kann man aus einem Strudelwurm ein Urmollusk ableiten; man kommt so zunächst zu den Amphineuren und dann auch zu allen anderen Molluskenklassen (vgl. den Artikel „Amphineura"). Das Nervensystem der Amphineuren ist demjenigen der Turbellarien noch sehr ähnlich und der mesenchymatische Charakter der Muskulatur ist derselbe.

Etwas schwieriger ist die Ableitung der Anneliden. Ihre Segmentierung geht offenbar vom Mesoderm aus, entweder von einer Reihe von Gonaden oder von einer

Reihe von Protonephridien. Ich habe schon in dem Artikel „Leibeshöhle" gezeigt (S. 162, Fig. 22 und 23), wie die segmentierte Leibeshöhle entstanden sein kann. Auf die innere Segmentierung folgte die äußere Ringelung. Aus dem Flimmerepithel der Turbellarien ist ein Cuticula-bildendes Epithel geworden. Infolgedessen werden neue Bewegungsorgane nötig: es entstehen Borsten (welche Cuticularbildungen sind) und dann werden, als diese für das Kriechen so nützlichen Organe sich vergrößern, aus der Leibeswand besondere Borstenträger herausgebildet, die Parapodien; dadurch sind die Tiere nun nicht nur zum Kriechen, sondern auch zu gewandtem Schwimmen befähigt.

Ich muß nun auf die Larvenformen eingehen. Die Turbellarien, Mollusken und Anneliden haben zum Zweck der leichteren Verbreitung freischwimmende Larven, deren Vergleichung für die Phylogenie wichtig ist. — Die Larven der Strudelwürmer sind schon bilateral gebaut und stehen also nicht mehr auf der Stufe der Planula-ähnlichen Stammform; vielmehr hat sich die Bilateralität des ausgebildeten Tieres schon auf die Larve übertragen (nach dem Gesetz der zeitlichen Verschiebung, Heterochronie). Sie zeigen am Vorderende einen Wimperschopf, der in manchen Fällen auf einer Scheitelplatte steht (Fig. 5a, vgl. den Art. „Ontogenie" S. 274 Fig. 32); diese Stelle entspricht offenbar dem Vorderende der Planula oder Gastrula.

Die Mollusken und die Anneliden zeigen die Trochophora-Larve (Fig. 5b, vgl. den Artikel „Ontogenie" S. 275 Fig. 33 oder den Artikel „Leibeshöhle" S. 159 Fig. 18). Hatschek hat dieser Larve eine große phyletische Bedeutung beigelegt und auf die Aehnlichkeit mit dem Rädertier Trochosphära äquatorialis hingewiesen. Nach meiner Ansicht kann man diese Larve nicht direkt als Stammform betrachten,[1]) so daß die Aehnlichkeit mit dem Rädertier für zufällig zu halten ist. Die Trochophora ist vielmehr aus einer Turbellarien-Larve abzuleiten; sie besitzt noch dieselbe Scheitelplatte (Fig. 5). Der Urmund liegt bei der Trochophora ursprünglich nahe am Hinterende, und die Stelle dieser Oeffnung wandert an der Bauchseite nach vorn, wie dies nach meiner Theorie auch bei den Larven der Turbellarien der Fall sein muß. Aus dem Urmund geht der Mageneingang hervor.[2])

Man darf die Larvenformen nur in dem Sinne für die Phylogenie verwerten, als man aus ähnlichen Larven auf phyletische Verwandtschaft schließen kann, aber nicht in dem Sinne, daß man hochentwickelte Larven (wie z. B. die Trochophora) kurzweg für Stammformen hält.

Durch diese Auffassung erleichtert sich die Ableitung der Echinodermen und der Enteropneusten. Bei den Stachelhäutern sind die wesentlichen Merkmale keine ursprünglichen Eigenschaften; die Vorfahren hatten weder die Fünfstrahligkeit noch den festen Kalkpanzer oder die Stacheln, ja nicht einmal die Ambulacren. Die Fünfstrahligkeit ist erst mit der Ausbildung des Ambulacral-Systems entstanden. Die Stammformen waren bilateral gebaut, wie

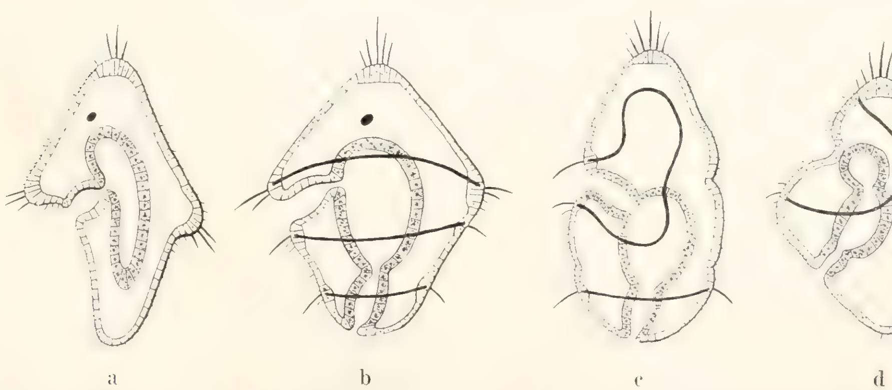


Fig. 5. Schemata der Larven der Turbellarien, Anneliden, Enteropneusten und Echinodermen. a Turbellarienlarve, b Trochophora eines Anneliden, c Schema einer Enteropneusten-Larve (Tornaria), d junge Echinodermen-Larve (Acrophora). Die dicken schwarzen Striche bedeuten Flimmerstreifen.

[1]) Ebensowenig wie man die Naupliuslarve der Krebstiere als Stammform ansehen oder aus der Kaulquappe die Form eines Urfisches ableiten darf.

[2]) Vielleicht ist der Verschluß des Urmundes nahtförmig zu denken, so daß sowohl der Mageneingang als auch der After vom Urmund abgeleitet werden können.

dies auch für die Larven gilt und ebenso für manche der ältesten fossilen Formen.[1]) Sieht man von der Fünfstrahligkeit ab, so erkennt man die Beziehungen zu den höheren Würmern, welche sich zunächst in dem Besitz einer sekundären Leibeshöhle zeigen, die früh durch einen Kanal (den späteren Steinkanal) nach außen mündet, der wahrscheinlich als Nephridium oder Segmentalkanal aufgefaßt werden darf. Ferner besitzen die jungen Larven eine Scheitelplatte (Fig. 6),

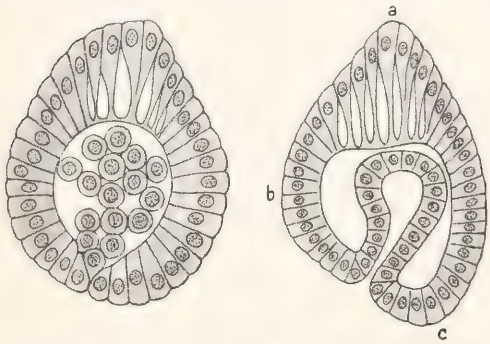


Fig. 6. Blastula und Gastrula von Ophiothrix fragilis. a Scheitelplatte, b Mundseite. H. E. Ziegler, Einige Beobachtungen zur Entwickelungsgeschichte der Echinodermen. Verh. d. D. zool. Ges. 1896.

welche an der älteren Larve über dem Mund zu suchen ist (Fig. 5d). Die junge Larve, welche ich Acrophora genannt habe,[2]) ist also mit der Trochophora verwandt (Fig. 5). Die ausgebildeten Echinodermenlarven haben allerdings einen Flimmerstreifen, der in seinem Verlauf von der Trochophora abweicht; es ist aber diesem Unterschied keine Bedeutung beizulegen, da die Larve in dem früheren Stadium am ganzen Körper bewimpert ist. Auch zeigt die Larve der Crinoiden abweichend von anderen Echinodermenlarven fünf Wimperreifen (vgl. den Artikel „Ontogenie" S. 279). Die Echinodermen bilden einen Seitenzweig aus demselben Aste, dem die Mollusken und die Anneliden angehören (Fig. 4). Allerdings müssen sie sich schon früh abgetrennt haben.

Aehnliches gilt für die Enteropneusten. Sie sind wahrscheinlich mit den Echinodermen verwandt.[1]) Man hat schon oft darauf hingewiesen, daß die typische Balanoglossus-Larve, die Tornaria, den Echinodermenlarven ähnlich ist (Fig. 5c und 7). Die Larven der Enteropneusten haben stets eine Scheitelplatte. In Figur 5 sind die Merkmale der Tornaria mit denjenigen anderer Enteropneusten-Larven kombiniert, und ist schon die Dreiteilung des Körpers angedeutet. Die Enteropneusten haben eine sekundäre Leibeshöhle, welche in das Eichelcölom, das Kragencölom und das Rumpfcölom zerfällt (vgl. den Artikel „Leibeshöhle" S. 159). — Die Enteropneusten bilden also ebenfalls einen Seitenzweig der höheren Würmer. Sie erhalten ihre Charakteristik durch relativ neue Merkmale: die Gliederung des Körpers in Eichel, Hals und Rumpf (Fig. 7) und die Entstehung der Kiemenspalten.[2])

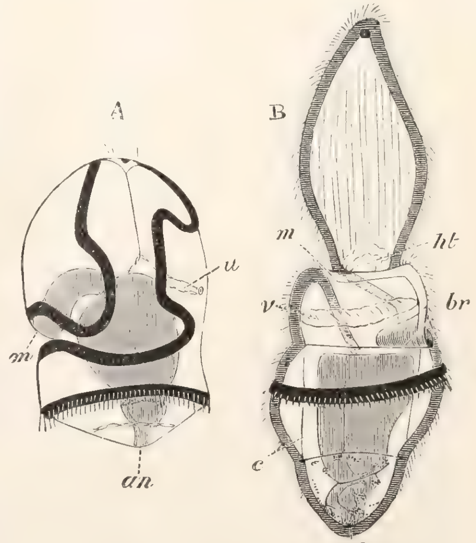


Fig. 7. Tornaria und ältere Larve von Balanoglossus. an After, br Kiemenspalte, m Mund, ht Herzbeutel, v Kragencölom, c Rumpfcölom, u Wassergefäßblase (Eichelcoelom). Nach Metschnikoff. Aus Balfours Handbuch.

[1]) Bei den ursprünglichsten der bekannten fossilen Formen sind die Ambulacren so klein, daß sie kaum einen Einfluß auf die Gesamtform des Körpers ausüben. Es kommen 2, 3, 4 oder 5 Ambulacren vor. Haeckel faßte unter dem Namen Amphorideen diejenigen alten Formen zusammen, welche noch keine fünfstrahlige Ambulacralrosette besitzen. (E. Haeckel, Systematische Phylogenie 1896 2. Bd. S. 423 bis 430). Es gehören dahin die Carpoideen und manche Cystoideen. Vgl. den Artikel „Stachelhäuter (Paläontologie)" S. 459 und 463. — Viele der ältesten Echinodermen waren festsitzende Tiere, und es ist wahrscheinlich, daß der strahlige Bau infolge dieser Lebensweise entstanden ist.

[2]) H. E. Ziegler, Einige Beobachtungen zur Entwickelungsgeschichte der Echinodermen. Verh. d. D. zool. Ges. 1896.

[1]) K. Heider leitet die Echinodermen von Enteropneusten ab. Er betrachtet als Stammform der Echinodermen ein bilaterales, Rhabdopleura- oder Cephalodiscus-artiges Wesen, welches in Röhren wohnte (Verh. d. D. zool. Ges. 1912).

[2]) Es könnte allerdings möglich sein, daß die Eichel dem Kopflappen, der Kragen dem Mundsegment eines Anneliden homolog wären.

Ich lege für die Phylogenie keinen Wert auf die Tatsache, daß die sekundäre Leibeshöhle bei manchen Echinodermen und bei manchen Enteropneusten durch Divertikelbildung vom Urdarm aus entsteht. In beiden Abteilungen kommt auch die solide Anlage vor, indem Zellen aus der Darmwand auswandern. Ich halte diese Bildungsweise für die ältere.[1])

Wir müssen dem Wurmstamme noch zwei Zweige anfügen; in beiden hat die festsitzende Lebensweise zu mancherlei Umwandlungen geführt. Ich meine einerseits den Zweig der Phoroniden und der Bryozoen und andererseits den Zweig der Brachiopoden (Fig. 4). In beiden Zweigen kommt eine sekundäre Leibeshöhle vor, welche durch Nephridien nach außen mündet.[2]) Offenbar sind beide Zweige von den höheren Würmern ausgegangen und haben wahrscheinlich einen gemeinsamen Ursprung.[3]) Sie sind ja früher schon unter dem Namen der Prosopygier oder Tentakulaten zusammengefaßt worden (vgl S. 1009).

Wir kommen nun zu den Arthropoden. Es besteht kein Zweifel darüber, daß alle Gliederfüßer von den Ringelwürmern (Anneliden) abstammen. Denn ihre Leibeshöhle entsteht aus segmentalen Abschnitten, und ihre Nephridien sind ursprünglich segmental angeordnet. Ihr Nervensystem läßt sich leicht aus demjenigen der Anneliden ableiten; der wesentliche Unterschied besteht nur in der Bildung des Unterschlundganglions, und dieser erklärt sich aus der Tatsache, daß in dem Kopf der Arthropoden mehrere Segmente vereinigt sind. Macht man die Hypothese, daß bei einem Ringelwurm die Cuticula sich verdickte und starre Ringe bildete, wobei die ersten Segmente zum Kopf verschmolzen, so ergibt sich der Bau eines Krebstieres. Die Gliedmaßen der Krebse können leicht von Parapodien abgeleitet werden, deren Borsten verschwunden sind (wie dies auch bei manchen Anneliden der Fall ist, z. B. Tomopteris). Die ältesten Krebse waren Branchipus-ähnlich und Apus-ähnlich. Aus solchen Formen lassen sich die alten und vielgestaltigen Trilobiten ableiten (vgl. den Artikel „Crustacea. Paläontologie“).

Die Ostracoden, die Xiphosuren (Limulus) und die Gigantostraken stammen auch von den alten Formen der Krebse ab;[1]) wie die Trilobiten haben sie alle einen großen Cephalothorax mit paarigen Facettenaugen.

Die Antennen sind bei den ältesten Krebstieren noch nicht erheblich von den anderen Gliedmaßen verschieden; ursprünglich waren alle Gliedmaßen gleichartig, allmählich differenzierten sich die Antennen, die Mundgliedmaßen und die Abdominalbeine immer mehr von den übrigen Paaren. — Wahrscheinlich lagen ursprünglich alle Gliedmaßen hinter dem Munde; auch die ersten Antennen der Krebse und die Antennen der Insekten werden bei den Embryonen hinter dem Mund angelegt.

Die Tausendfüßer (Myriapoden) und die Insekten stammen von Krebsen ab. — Die Tracheen der Tausendfüßer und der Insekten gehen von segmentalen Stigmen aus; sie sind aus Drüsen abzuleiten, wie solche bei manchen Krebsen an der Basis der Beine vorkommen.

Es besteht kein Zweifel darüber, daß die Insekten ursprünglich an allen Segmenten Beinpaare hatten und daß ihre Stamm-

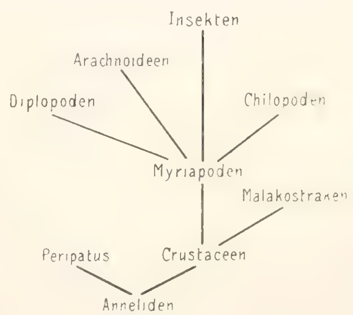


Fig. 8. Stammbaum der Arthropoden.

formen manchen Myriapoden (Scolopendrella, Pauropus) ähnlich waren. Es ist ferner festgestellt, daß das sogenannte Tritocerebrum

[1]) Ich verweise auf meinen Aufsatz über die Enterocöltheorie im Zool. Anzeiger 1914.

[2]) Die endoprokten Bryozoen besitzen aber Protonephridien; sie haben auch keine sekundäre Leibeshöhle. Ihr Verhältnis zu den anderen Bryozoen ist zweifelhaft. Manche Autoren haben sie von denselben ganz abgetrennt und an die niederen Würmer angeschlossen. Vgl. den Artikel „Bryozoa“ S. 227.

[3]) Ueber die Verwandtschaft zwischen den Bryozoen, Brachiopoden, Phoroniden und Enteropneusten habe ich mich in meiner Schrift über die Cölomfrage ausgesprochen. Verh. d. D. zool. Ges. 1898, S. 52 bis 56.

[1]) Von den Gigantostraken schreibt R. Wedekind (vgl. den Artikel „Gigantostraca“ S. 43), daß „die kambrischen Gattungen, die Antennen besitzen, sich den Crustaceen nähern und vielleicht zu den Trilobiten überleiten“. Ueber die Verwandtschaft der Gigantostraken mit den Xiphosuren besteht kein Zweifel. Ich rechne die letzteren zu den Krebsen. Die Idee von Ray Lankester, daß Limulus ein Arachnid sei, hat als genialer Gedanke großes Aufsehen gemacht, ich kann mich ihr aber nicht anschließen, da die Xiphosuren wie viele andere Krebse Kiemen an den Abdominalbeinen besitzen (vgl. unten die Ableitung der Arachnoideen).

der Insekten dem Ganglion der 2. Antenne der Crustaceen entspricht, die verloren ging.[1])

Es ist wahrscheinlich, daß alle fliegenden Insekten monophyletisch entstanden sind. Die Paläontologie zeigt, daß Archipteren-artige und Orthopteren-artige Formen die Stammformen aller fliegenden Insekten sind (vgl. den Artikel „Insekten. Paläontologie“). Diejenigen Insekten, welche nicht fliegen und niemals ein Flugvermögen besessen haben (Campodeiden, Thysanuren und Collembolen) sind direkt von den ältesten Insekten abzuleiten.

Die Spinnentiere (Arachnoideen) machen in stammesgeschichtlicher Hinsicht einige Schwierigkeit. Manche Forscher halten die Skorpione für die ursprünglichsten Arachnoideen und schließen sie nach dem Vorgange von Ray Lankester direkt an die Xiphosuren (Limulus) an. Sie homologisieren die Blättertracheen der Skorpione mit den Abdominalbeinen der Limulus. Ich kann dieser Ansicht aus folgenden Gründen nicht zustimmen. Erstens gibt es bei Spinnentieren außer den Blättertracheen auch echte Tracheen, die denen der Insekten sehr ähnlich sind, so daß eine monophyletische Entstehung der echten Tracheen wahrscheinlich ist (abgesehen von Peripatus). Zweitens leite ich die Blättertracheen der Arachnoideen von echten Tracheen (resp. Tracheentaschen) ab, nicht von den Kiemen an den Abdominalbeinen des Limulus. Die Aehnlichkeit der letzteren mit den Blättertracheen halte ich nur für eine Zufälligkeit.[2]) Da die Spinnentiere wie die Insekten in der Embryonalentwicklung Abdominalbeine zeigen (Fig. 9), so müssen sie ebenfalls von Myriapoden-ähnlichen Vorfahren abstammen. — Ich stimme mit Haeckel darin überein, daß die Solpugen uns den ursprünglichen Bau der Arachnoideen zeigen, nicht die Skorpione. Die ersteren erinnern durch die drei freien Thorakalsegmente (deren erstes ein Stigma trägt) an die Myriapoden.

Ueber die Homologisierung der Gliedmaßen der Spinnentiere gibt es mancherlei Meinungsverschiedenheiten. Nach manchen Autoren entsprechen die Cheliceren der 1. Antenne der Krebstiere, nach anderen ist ein Homologon der ersten Antenne nicht vorhanden. Die Kieferfühler (Cheliceren) liegen ursprünglich hinter dem Munde und sind von einem Gehirnteil innerviert, der sich dem Oberschlundganglion anschließt, also dem Tritocerebrum der Insekten zu vergleichen ist. Daraus schließen Korschelt und Heider, daß dieses Gliedmaßenpaar der 2. Antenne der Crustaceen entspricht.[1]) Infolgedessen kann man die beiden ersten Laufbeinpaare der Arachnoideen dem 2. und 3. Paar der Mundwerkzeuge der Insekten homolog setzen. Ich halte es aber für wahrscheinlich, daß die 4 Beine der Arachnoideen den 3 Beinpaaren der Insekten und ihrem ersten Abdominalfußpaar entsprechen, das bei den Insektenembryonen deutlich größer als die anderen Abdominalfußpaare angelegt wird. Ich bin also der Meinung, daß die Arachnoideen mit den Myriapoden-ähnlichen Urinsekten verwandt sind[2]) und daß bei ihnen im Vergleich zu den



Fig. 9. Embryo einer Spinne (Lycosa amentata) mit den Extremitäten des Kopfbruststückes und Beinanlagen an den Abdominalsegmenten 1 bis 7. Die Beinanlage des ersten Abdominalsegmentes ist schon im Verschwinden begriffen. Das zweite Abdominalsegment enthält später die Blättertrachee. IV letzter Thorakalfuß. Nach R. Janek (1909).

[1]) Schon Viallanes vermutete diese Beziehung; durch meinen Schüler Kühnle wurde sie bestimmter erwiesen (Jenaische Zeitschrift 50. Bd. 1913 S. 227).

[2]) Ich verweise auf die Arbeiten meines Schülers Janek (in der Jenaischen Zeitschrift 44 Bd. 1909 und 46. Bd. 1910). Während die genannten Autoren die Blätter der Blättertracheen der Spinnen von den Falten an den Abdominalfüßen des Embryo ableiten, zeigt Janek, daß solche Falten auch an den Thorakalbeinen vorkommen und mit den Blättern der Blättertrachee nichts zu tun haben. Die Idee von Ray Lankester, daß die Blättertracheen versenkte Abdominalbeine sind, ist also nicht richtig.

[1]) Korschelt und Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Jena 1890 S. 636.

[2]) Manche Autoren wollen die Arachnoideen deswegen ganz von den Insekten trennen, weil die Geschlechtsöffnungen bei den Arachnoideen am Anfang des Abdomens liegen, bei den Insekten am Ende desselben. Man muß bei dieser Auffassung auch die Myriapoden zerlegen, da zwischen den Diplopoden und Symphylen einerseits und den Chilopoden andererseits ein entsprechender Gegensatz besteht. Ich bin aber der Meinung, daß die Lage der Geschlechtsöffnung sich verschieben kann, wie dies die Crustaceen zeigen, bei welchen sie oft sogar bei den beiden Geschlechtern derselben Art eine verschiedene Lage hat.

Krebstieren mehrere Gliedmaßen des Kopfes fehlen, entweder die ersten Antennen und 2 Kieferpaare oder beide Antennen und 1 Kieferpaar.

Wenn man die Myriapoden, Insekten und Arachnoideen von Krebstieren ableitet, wie ich es hier getan habe, so entsteht die Frage, wo die Onychophoren (Peripatus) unterzubringen sind. Es besteht zwar kein Zweifel darüber, daß man sie zwischen die Anneliden und die Arthropoden stellen muß, aber es frägt sich, ob man sie als einen Seitenzweig der Arthropoden betrachtet oder als die Stammformen der echten Tracheaten (Myriapoden, Insekten und Arachnoideen) ansieht. Ich möchte mich für die erstere Ansicht entscheiden (Fig. 8); abgesehen von den Tracheen hat Peripatus wenig Aehnlichkeit mit den übrigen Tracheaten, während die letzteren sich ohne Schwierigkeit an die Krebstiere anschließen lassen. Ich komme also zu der Meinung, daß die Tracheen von Peripatus zwar ebenfalls aus Hautdrüsen abzuleiten sind, aber durch eine parallele oder konvergente Entwickelung entstanden; sie haben allerdings mit denjenigen mancher Myriapoden (Diplopoden) eine große Aehnlichkeit,[1] aber die Stigmen sind nicht segmental angeordnet, sondern stehen auf der Haut zerstreut.

Schließlich kommen wir zu den Chordatieren (Chordaten), also zu den Tunicaten und den Wirbeltieren. Man findet in der Literatur mannigfache Versuche für diese Tiere einen Anschluß an die Würmer zu gewinnen, entweder an die Anneliden oder an die Enteropneusten. Die Segmentierung des Körpers erinnert an die ersteren, der Besitz der Kiemenspalten an die letzteren.[2] Wenn man aber die Beziehungen zu solchen Würmern genauer verfolgen will, so begegnet man den größten Schwierigkeiten. Man muß nicht nur die Bauchfläche zur Rückenfläche werden lassen, sondern auch eine höchst schwierige Verlagerung des Mundes annehmen. Obgleich mehrere Forscher ihren Scharfsinn an diesem Problem versucht haben (Semper, Dohrn u. a.), ist doch keine befriedigende Lösung gegeben worden. — Ich sehe ganz davon ab, daß manche Paläontologen die Wirbeltiere von Krebstieren ableiten wollten; diese Hypothese steht mit der Morphologie und Histologie in solchem Widerspruch, daß sie meiner Ansicht nach für einen Zoologen nicht in Betracht kommen kann.

[1]) H. E. Ziegler, Die Tracheen bei Julus. Zoolog. Anzeiger 31. Bd. 1907. — H. Krug, Beitr. zur Anatomie der Gattung Julus. Jenaische Zeitschr. 42. Bd. 1906. — W. Effenberger, Beitr. zur Kenntnis der Gattung Polydesmus. Jenaische Zeitschr. 44. Bd. 1909.

[2]) Manche Forscher betrachten den Eicheldarm der Enteropneusten als ein Homologon der Chorda. Ich lege auf diesen Vergleich keinen Wert und schließe mich darin den Kennern der Enteropneusten-Organisation an. Vgl. den Artikel „Enteropneusta“.

Ich bin der Ansicht, daß die Wirbeltiere (mit den Tunicaten) sich schon sehr früh vor den anderen Metazoen getrennt haben. Ich verzichte also auf jeden Versuch sie von hochorganisierten Würmern (Anneliden, Enteropneusten oder dgl.) abzuleiten. Die Segmentierung der Wirbeltiere geht von der Muskulatur aus, während diejenige der segmentierten Würmer von den Gonaden oder von den Exkretionsorganen herzuleiten ist. Das Zentralnervensystem der Wirbeltiere, das Medullarrohr, kann ebensowenig aus den Oberschlundganglien und dem Bauchmark der Anneliden abgeleitet werden als etwa aus dem Nervensystem der niederen Würmer. Es ist eine ganz eigenartige Bildung, nämlich ein Rohr, das ursprünglich durch den Canalis neurentericus in den Darm mündete, somit Nahrung zuführte (Fig. 3).

Wir müssen also die Wirbeltiere von schwimmenden und allseitig bewimperten Stammformen ableiten, welche sich an die Planula- oder Gastrula-artigen ältesten Formen der Würmer anschließen. Es bildete sich eine Flimmerrinne, welche zu dem am Hinterende befindlichen Urmund hinführte (Fig. 3). Aus dieser Flimmerrinne (Medullarrinne) ging das Medullarrohr hervor. Dieses Rohr hatte in seiner Wand Sinneszellen und wurde infolgedessen zum Zentralorgan des nervösen Apparats.[1]) Als später der neue Mund und die Kiemenspalten sich bildeten, wurde der Canalis neurentericus und der vordere Neuroporus geschlossen, so daß das Medullarrohr von nun an nur noch als Zentralorgan des Nervensystems fungierte. — Damit der Körper sich verlängern konnte, mußte er eine innere Stütze erhalten, was durch die Bildung der Rückensaite (Chorda dorsalis) geschah, welche aus einer Falte des Entoderms hervorging.[2]) Die Bewegung erfolgte nun nicht mehr allein durch die Flimmerung der Haut, sondern auch durch die Muskulatur. Die schlängelnde Bewegung verlangte eine von vorn nach hinten fortschreitende Kontraktion der Muskulatur; infolgedessen gliederte sich die Muskulatur

[1]) Die ausführlichere Begründung dieser Theorie ist in folgender Schrift enthalten: H. E. Ziegler, Die phylogenetische Entstehung des Kopfes der Wirbeltiere. Jenaische Zeitschrift 43. Bd. 1908 S. 676 bis 680.

[2]) Es ist im Tierreich etwas ganz ungewöhnliches, daß das Entoderm ein Stützgewebe bildet. Bei den Chordaten ist dies daraus zu erklären, daß die Chorda ein so altes Organ ist und daß zu jener Zeit noch kein Mesenchym vorhanden war.

in Segmente, welche sich der Reihe nach kontrahierten. Dies ist der Ursprung der Segmentierung, welche dann in zweiter Linie auch an anderen Organen sich geltend machte (segmentale Spinalnerven, segmentierte Gonaden, segmentale Exkretionsorgane).

So entstand der Typus der Chordaten. Innerhalb dieses Stammes macht die Aufstellung des Stammbaumes keine Schwierigkeiten. Wir spalten den Stamm in die drei Zweige der Tunicaten, der Leptocardier und der Cranioten (Fig. 10). In letzterem

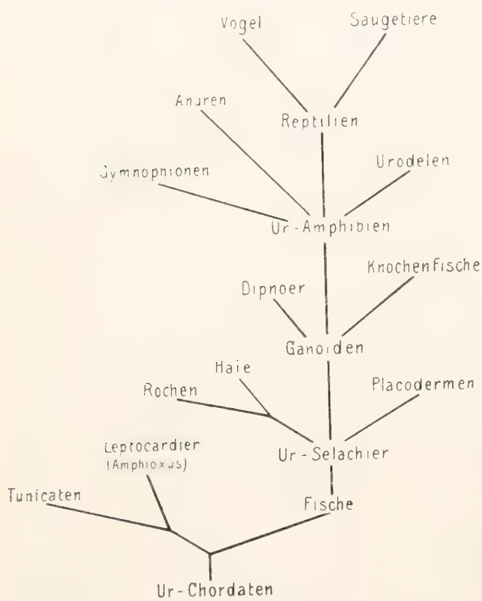


Fig. 10. Stammbaum der Wirbeltiere.

Zweig gehen aus Fischen die Amphibien hervor, aus letzteren die Reptilien und aus solchen die Vögel und die Säugetiere (Fig. 10). Den Uebergang von den Fischen zu den Amphibien vermitteln die Dipnoer und manche Formen der Ganoiden (Crossopterygier).

Literatur. ***Boas,*** *Lehrbuch der Zoologie, 7. Aufl., 1913.* — ***Al. Brandt,*** *Grundriß der Zoologie und vergleich. Anatomie für Studierende der Medizin und der Veterinärmedizin. Berlin 1911.* — ***M. Braun,*** *Die tierischen Parasiten des Menschen, 4. Aufl., 1908.* — ***Brehms*** *Tierleben, 4. Aufl., von 1911 an.* — ***Bronn,*** *Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Leipzig-Heidelberg. Von 1859 an.* — ***Rud. Burckhardt,*** *Geschichte der Zoologie, Sammlung Göschen. Leipzig 1907.* — ***O. Bütschli,*** *Vorlesungen über vergleichende Anatomie, Leipzig, von 1910 an.* — ***J. V. Carus,*** *Geschichte der Zoologie, München 1872.* — ***Claus,*** *Lehrbuch der Zoologie, neubearbeitet von* ***Karl Grobben,*** *2. Aufl. Marburg 1910.* — ***Dannemann,*** *Grundriß einer Geschichte der Naturwissenschaften. Leipzig 1908.* — ***Delage et Hérouard,*** *Traité de Zoologie concrète. Paris, von 1896 an.* — ***R. Hertwig,*** *Lehrbuch der Zoologie, 10. Aufl. Jena 1912.* — ***Al. Goette,*** *Lehrbuch der Zoologie. Leipzig 1902.* — ***R. Hesse und F. Doflein,*** *Tierbau und Tierleben in ihrem Zusammenhange betrachtet. Leipzig u. Berlin 1910.* — ***Hatschek und Cori,*** *Elementarkurs der Zootomie. Jena 1896.* — ***O. Keller,*** *Tiere des klassischen Altertums, 1887.* — ***Derselbe,*** *Die antike Tierwelt. Leipzig 1909 bis 1913.* — ***Korschelt und Heider,*** *Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Jena, von 1893 an.* — ***Kükenthal,*** *Leitfaden für das zoolog. Praktikum, 6. Aufl., 1912.* — ***A. Lang,*** *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. Jena, 2. Aufl., von 1901 an.* — ***E. Ray Lankester,*** *A Treatise on Zoologie. London, von 1900 an.* — ***Leunis,*** *Synopsis der Tierkunde, neubearbeitet von* ***Ludwig,*** *Hannover 1883 bis 1886.* — ***F. E. Schulze,*** *Das Tierreich, eine Zusammenstellung der rezenten Tierformen. Berlin.* — ***Carus Sterne (Ernst Krause),*** *Geschichte der biologischen Wissenschaften im 19. Jahrh. Berlin 1901.* — ***H. E. Ziegler,*** *Zoologisches Wörterbuch. Erklärung der zoologischen Fachausdrücke. Verfaßt von* ***E. Bresslau, H. E. Ziegler*** *u. a., 2. Aufl. Jena 1912.* — ***H. E. Ziegler und R. Woltereck,*** *Monographien einheimischer Tiere.*

H. E. Ziegler.

Zoologische Methoden.

1. Einleitung: Morphologen, Systematiker; Fachleute, Dilettanten. 2. Beobachtung der lebenden Tiere. a) Im Freien. b) In der Gefangenschaft (Zoologische Gärten, Terrarien, Aquarien). 3. Sammeln. a) Von Landtieren. b) Von Wasser-, speziell Seetieren. 4. Präparieren und Aufbewahren. a) Präparate in Flüssigkeiten. b) Trockene Präparate (Zoologische Museen und Institute). 5. Aufziehen von Tieren. 6. Hilfsmethoden: Zeichnen, Photographieren, Messen und Zählen.

1. Einleitung. Von den vielen Methoden, deren sich die Zoologen zur Erforschung ihrer Objekte bedienen, ist die älteste und in mancher Beziehung einfachste die Beobachtung der lebenden Tiere im Freien, in ihrer gewohnten Umgebung. So findet man denn auch bereits bei Aristoteles zahlreiche, zum Teil selbst heute noch mustergültige biologische Angaben niedergelegt, die auf seiner eigenen wissenschaftlichen Tätigkeit beruhen. Erst viel später beschäftigte man sich auch mit der Untersuchung des Baues der Tiere, die ja bedeutend schwieriger ist und mancherlei komplizierte Werkzeuge und Verfahren nötig macht. Im vorigen Jahrhundert, seit dem Aufschwunge der mikroskopischen Forschung trat gegen

diese sogar die biologische Methode stark zurück, nimmt aber zurzeit die ihr gebührende Stellung allmählich von neuem ein. Immerhin spaltet auch heutzutage sich die große Schar der Zoologen ziemlich scharf in zwei Gruppen: die Morphologen und die Systematiker. Jene sind hauptsächlich durch die zünftigen Zoologen vertreten, und so wird die Morphologie vorwiegend in den zoologischen Instituten (s. unten) gepflegt; als Systematiker, zu denen untrennbar die Faunistiker gehören, sind dagegen außer den an den Zoologischen Museen (s. unten) arbeitenden Forschern besonders die sogenannten Dilettanten tätig, d. h. private Personen, deren Liebhaberei meist in der Beschäftigung mit einer relativ kleinen Gruppe von Insekten, Mollusken, Vögeln usw. besteht, aber gerade durch diese Beschränkung der Zoologie wesentliche Dienste leistet. Solche Einzelforscher sind in allen Ländern, vornehmlich in England, Deutschland, Frankreich und Amerika ungemein zahlreich an der Arbeit, und obwohl leider manche von ihnen wirklich nur dilettantisch verfahren, so ist doch die Frucht ihrer Tätigkeit, wie sie im Aufspeichern großen, zum Teil sogar kostbaren Materials oder im Aussenden eigener Sammler oder endlich im Beschreiben und systematischen Einordnen der gefundenen Schätze in besonderen Zeitschriften zutage tritt, hoch anzuschlagen. Auch verdankt man ihnen nicht wenige wertvolle biologische Beobachtungen. Indem wir am Schlusse dieses Artikels auf die zoologischen Institute und Museen zurückkommen, wollen wir nun auf die Methoden der zoologischen Forschung näher eingehen.

2. Beobachtung der lebenden Tiere. 2a) Im Freien. Sie ist in vielen Fällen nicht nur recht beschwerlich, sondern auch gefahrvoll. Manche gute Beobachtung ist den Jägern und Fischern zuzuschreiben, neuerdings aber werden von Naturforschern ohne jegliche sportliche oder merkantile Absicht auch viele interessante Vögel, ja sogar die großen Raubtiere des Landes oder der See an ihren Wohnorten aufgesucht, in ihren Lebensäußerungen belauscht und wenn irgend möglich mit Teleobjektiven photographiert. Man ist dabei soweit gegangen, sich in einen starken Käfig einzuschließen, den man am Wege der Tiere zur Tränke aufgestellt hat; weniger aufregend ist die ebenfalls noch sehr junge Methode, photographische Apparate von den Tieren selber in Tätigkeit setzen und eventuell dabei zugleich ein starkes Licht aufflammen zu lassen, so daß auch in der Nacht Augenblicksbilder erhalten werden. Von den Dampfern, noch besser von Segelschiffen aus haben gleichfalls zahlreiche Forscher die Wale, Delphine, Seevögel, fliegenden Fische und andere durch ihre Größe hierzu geeignete Tiere in ihren charakteristischen Bewegungen studiert. Für kleinere Seetiere eignet sich unter Umständen die Beobachtung durch ein oben offenes Gefäß hindurch, dessen Boden aus einer Glasscheibe besteht: man taucht diesen „Wassergucker" etwas unter die Oberfläche des Wassers und kann so auch bei leichter Kräuselung der See deutlich in die Tiefe schauen. Mehr im großen wird diese Vorrichtung seit Kurzem an der kalifornischen Küste angewandt, wo kleine Dampfer, deren Boden zum Teil aus Glas besteht, über geeignete Stellen langsam hinwegfahren, so daß die Korallen usw. auf dem Grunde in Ruhe betrachtet werden können. Allerdings scheint diese Methode bisher nicht wissenschaftlich erprobt worden zu sein. Auch die sehr umständliche und nicht ungefährliche Arbeit mit dem Taucherapparate ist einstweilen von den Zoologen nur wenig und mit relativ geringen Resultaten geübt worden.

Handelt es sich um Insekten, Spinnen und ähnliche oft sehr kleine Landtiere, die mitunter den Beobachter nicht nahe genug herankommen lassen, so leistet unter Umständen gute Dienste das sogenannte Bio- oder Vitaskop, d. h. ein Fernrohr von etwa 10 bis 60facher Vergrößerung, das aber mehr für nahe Objekte eingerichtet ist.

Besonders erwähnt sei hier das neuerdings sehr in Aufnahme gekommene Markieren lebender Fische und Vögel, die dann wieder frei gelassen und später eventuell von neuem gefangen werden. Es handelt sich dabei um die genauere Erforschung der Wanderzüge, der Schnelligkeit des Wachstums und anderer biologisch interessanter Tatsachen, die sich eben von vielen Tieren nur auf diesem langwierigen Wege ermitteln lassen.

2b) Beobachtung der lebenden Tiere in der Gefangenschaft. Obwohl theoretisch diese Methode keine so zuverlässigen Resultate ergeben kann wie die eben besprochene, so ist sie nicht nur in vielen Fällen bequemer als jene, sondern macht auch manche wichtige Einzelfunde überhaupt erst möglich; zudem lassen sich namentlich für kleinere Tiere die Behälter so geräumig gestalten, daß diese künstliche Umgebung von der natürlichen nur wenig abweicht, also vielen Tieren ganz konform ist. Je nach der Art der Tiere kommen hierbei in Betracht: für Wasser-, besonders Seetiere die Aquarien — hierüber siehe unten S. 1031 — für Landtiere die Terrarien und vor allem die Zoologischen Gärten. Diese, deren zurzeit über 100 existieren, darunter in den Vereinigten Staaten nahezu 30, in Deutschland 20, in Großbritannien 6, waren ursprünglich kaum viel besser als eine große, allerdings stabile Menagerie; so z. B. der in Schön-

brunn bei Wien (seit 1752). Allmählich jedoch hat man immer mehr Wert auf die gute Unterbringung der oft recht seltenen und kostbaren Tiere gelegt, und so nimmt gegenwärtig einer der bedeutenderen Gärten, wie der in London (seit 1828), Amsterdam (seit 1838), Berlin und New York, einen sehr großen Flächenraum ein. Noch mehr nähert sich der Natur die Umgebung jeder der zahlreichen Tierspecies in dem von Carl Hagenbeck ins Leben gerufenen Garten („Tierparadies") in Stellingen bei Hamburg; auch der Garten in Rom ist nach diesem Prinzipe angelegt. Zwar dienen alle Gärten in erster Linie der Allgemeinheit, oft sogar mehr, als sich mit der Forderung nach wissenschaftlichem Betriebe verträgt, jedoch gehen aus ihnen auch sehr viele gute biologische Beobachtungen hervor. Im Londoner Garten ist sogar ein eigener Prosektor angestellt, der die sterbenden Tiere aus allen Gruppen anatomisch zu bearbeiten hat; auch aus anderen Gärten gelangt totes Material an die zoologischen Institute und Museen. Das Interesse der Gärten ist natürlich vorwiegend den höheren Wirbeltieren zugewandt; schon die Reptilien und Amphibien treten an Artenzahl stark dagegen zurück; Fische sind nur dann vertreten, falls mit dem Garten ein Aquarium verbunden ist, und von den Wirbellosen kommen nur die Insekten und Verwandte in Betracht.

3. Sammeln der Tiere. Der Methoden und Werkzeuge zum Sammeln der Tiere, um sie lebend oder tot studieren zu können, sind eine überaus große Menge, und sie wechseln je nach der Art der Objekte und der Absicht, die man dabei im Auge hat. Denn: sollen die Tiere lebend gefangen werden, so muß man natürlich viel behutsamer verfahren, als wenn man diese Bedingung nicht zu erfüllen hat.

3a) Sammeln von Landtieren. Abgesehen von den gewöhnlichen Methoden der Jäger, Trapper und anderer professioneller Sammler, auf die hier nicht weiter eingegangen werden soll, finden für die großen Säugetiere die Fallen und Fallgruben, die meist dort aufgestellt resp. gegraben werden, wo die Tiere zur Tränke gehen, für die Vögel allerlei Netze, Schlingen, Leimruten usw. Verwendung. Unabsichtlich dienen die Leuchttürme und ähnliche starke Lichtquellen als Mittel zur Erlangung von Vögeln, die bei ihren Wanderzügen vom starken Lichte geblendet werden und sich den Kopf an den Scheiben der Laternen einrennen.

Den Fang der Insekten, Tausendfüßer, Spinnen usw., besonders wenn es sich um die geflügelten Species handelt, betreibt man mit Netzen, Kätschern, Fangscheren, schüttelt die Tiere auch von den Bäumen und Sträuchern in aufgespannte große Schirme oder Tücher. Den Fang tötet man meist sofort durch Cyankalium, Aether, Benzin, Chloroform, schweflige Säure, Nikotin usw. Ameisen und Termiten nebst ihren Gästen sammelt man in der Regel der Einfachheit halber gleich mit der Erde, in der sie leben, bringt sie in geräumige Behälter und siebt sie erst zu Hause aus. Nicht selten wird allerlei Köder angewandt. Hygrophile und nächtliche Insekten fängt man auch in sogenannten Lichtfallen, d. h. man bringt unter einer hellen Laterne eine Schale mit Petroleum oder einen Kasten an; die geblendeten Tiere fallen hinein. Auch vergräbt man wohl ein Glas bis an den Rand in die Erde und lockt die Insekten durch einen stark riechenden Köder an. Fliegenpapier ist gleichfalls unter Umständen brauchbar. Die gesamte Technik des Insektenfanges ist entsprechend den so verschiedenen Bedürfnissen der Sammler sehr ausgebildet; auf weitere Einzelheiten kann aber hier nicht eingegangen werden.

3b) Sammeln von Wasser-, speziell Seetieren. Manche nicht unwichtige Funde werden von den gewerbsmäßigen Fischern mit ihren so vielfach variierten Fanggeräten gemacht und gelangen oft hinterher in die richtigen Hände. Für den rein wissenschaftlichen Sammelbetrieb sind schon seit geraumer Zeit allerlei spezielle Netze konstruiert worden, aber erst in den letzten Dezennien hat man das Bedürfnis nach Netzen gefühlt, die geschlossen hinabgelassen werden, sich erst in der gewollten Tiefe öffnen, während des Fangens offen bleiben, dann nach Wunsch wieder geschlossen werden und in diesem Zustande heraufkommen. Nur mit solchen Schließnetzen ist man imstande, sich über die Fauna in bestimmter Tiefe zu orientieren; wo es geht, bringt man sogar an derselben Leine — richtiger an demselben Drahtseil — außer einem Schließnetze mehrere offene an, fischt also gleichzeitig in verschiedenen Tiefen und gewinnt so ein viel genaueres Bild von der vertikalen Verteilung der Tiere im Wasser. Die meisten Netze dieser Art werden geöffnet, indem man an der Leine ein Gewicht hinabgleiten läßt, das beim Aufschlagen auf den oberen Rand des noch geschlossenen, senkrecht hinabhangenden Netzes einen Mechanismus auslöst, so daß sich die Bügel des Netzes voneinander entfernen; ist nun das Netz die gewünschte Zeitspanne lang offen durch das Wasser gezogen worden, so sendet man an der Leine dem ersten Boten den zweiten nach, und dieser sorgt dafür, daß der obere Bügel auf den unteren trifft; alsdann kann das Netz geschlossen aufgezogen werden. Einzelheiten siehe im Artikel „Plankton" Bd. VII S. 930ff.

Ganz dicht über dem Grunde läßt man sich die Dredgen bewegen, d. h. horizontal gezogene Netze mit einem einzigen eisernen Bügel von verschiedener Form, der aber stets unten flach ist; dieser soll den Grund abkratzen, jedoch nicht darin versinken, damit die Oeffnung immer ein wenig darüber bleibt. Diese Grundnetze sind wichtig für den Fang der festsitzenden oder sich langsam bewegenden Tiere, also der Korallen, Muscheln, Seesterne usw., während die rascheren Fische nur selten hineingelangen. Neuerdings werden viel die Schernetze angewandt, die viel größer sein können, da bei ihnen das Netz durch zwei beim Ziehen auseinanderweichende Bretter offen gehalten, also der schwere Bügel unnötig wird. Diese fangen auch rascher bewegliche Vertreter der Bodenfauna, sind aber nur bei einigermaßen glattem Grunde verwendbar. (Der weiten Oeffnung halber werden sie auch beim Planktonfange benutzt.) Hanfquasten, mit einem Gewicht beschwert oder an einem Holzkreuze befestigt, liefern beim Ziehen über den Grund allerlei Gestein mit den Tieren darin, ferner Korallen und ähnliches Material an Festsitzern. Zum Fangen von Krebsen, Grundfischen usw. braucht man Reusen oder Körbe (Nassen) aus resistentem Material (Binsen, Holzstäben, Weidenruten u. dgl.) geflochten, in die nach dem Prinzipe der Drahtfallen für Mäuse den Tieren wohl der Eintritt, nicht aber der Austritt möglich ist. Als Köder dient Fischfleisch u. a. m., auch lockt man mit gutem Erfolge durch eine elektrische Lampe in der Reuse die Tiere an. Proben des Meeresgrundes, der ja unter anderem die Schalen vieler Tierspecies enthält, gelangen nebenher beim Lichten des Ankers der Schiffe in die Höhe; absichtlich werden sie durch eine Einrichtung am unteren Ende des Lotes oder eigene Sanddredgen gewonnen.

Manche zarte Seetiere, die sich an oder dicht unter der Oberfläche des Wassers halten, wie Medusen, Ctenophoren und Salpen, schöpft man, um sie nicht den Fährnissen des Aufenthaltes im Netze auszusetzen, mit Gläsern oder Eimern. Auch gewinnt man die ganz kleinen Wesen, für die selbst das feinste Netz aus Müllergaze noch zu grob ist, durch Filtrieren oder Zentrifugieren des Wassers; natürlich läßt sich dies nur mit relativ geringen Mengen ausführen, wie sie etwa einer der vielen Wasserschöpfapparate aus der gewünschten Tiefe mit heraufbringt, aber die Resultate sind doch oft recht bedeutend. Man läßt auch wohl das stundenlang an Bord gepumpte Wasser gleich durch ein engmaschiges Netz passieren oder versenkt einen etwa 200 m langen Kautschukschlauch, zieht ihn voll wieder auf und filtriert nun das ganze Wasserquantum, das dann allerdings Organismen aus verschiedenen Tiefen enthält.

Wasserinsekten und -spinnen usw. fängt man mit Kätschern wie die Landinsekten; nur bedarf man dazu eventuell ziemlich langer Stöcke, um einigermaßen weit vom Ufer reichen zu können.

Ueber das Sammeln von Fossilien siehe unten S. 1027.

4. Präparieren und Aufbewahren. Hier sind die Methoden und Instrumente sehr verschieden, je nachdem es sich um mikroskopische Präparate handelt oder nicht. Im ersteren Falle kommen wesentlich die Methoden zur Anwendung, die bereits im Artikel über die Mikrotechnik (Bd. 6 S. 896 bis 902) kurz geschildert wurden. Nur sei hier besonders hervorgehoben, daß einen ziemlich großen Teil der Sammlungen die Schliffe durch allerlei Hartgebilde von Tieren oder durch ganze Tiere mit den Weichteilen bilden; so durch Foraminiferen, Poriferen, Korallen, Stacheln von Echinodermen, Schalen von Muscheln und Schnecken; besonders wichtig sind diese Schliffe bei fossilen Tieren, wie Trilobiten, Ammoniten usw. Sollen dagegen die Objekte nur mit unbewaffnetem Auge, höchstens mit der Lupe studiert werden, so verfährt man meist ganz anders. Zu unterscheiden sind zwei Hauptkategorien; a) Methoden für Präparate in Alkohol oder anderen Flüssigkeiten, b) für trocken aufzuhebende Objekte.

4a) Präparate in Flüssigkeiten. Meist werden so die niederen Tiere (oder Teile von ihnen) aufbewahrt. Sind diese relativ hart, so daß sie ohne stark zu schrumpfen oder sich sonst zu verzerren, direkt aus ihrem natürlichen Medium — also dem Meere, Süßwasser, den Körpersäften anderer Tiere oder der Luft — in die Konservierflüssigkeit übertragen werden können, so ist die Prozedur höchst einfach: man bringt das Tier lebend oder vorher irgendwie getötet in eine reichliche Menge starken Alkohols, seltener in Formol mit Wasser oder Alkohol verdünnt, noch seltener in ein Gemisch von Alkohol und Glyzerin; stets aber tut man gut daran, die Flüssigkeit so oft zu wechseln, bis sie klar und ungefärbt bleibt. Bei Tieren mit schwer durchlässiger oder dicker Haut muß man in diese Einschnitte machen, sonst faulen die inneren Organe leicht; auch spritzt man wohl die Flüssigkeit direkt durch Mund und After sowie durch die Bauchwand hindurch in die Leibeshöhle ein. Sind dagegen die Objekte zart, sehr wasserreich, wie das bei vielen Seetieren zutrifft, so muß man sie vorher auf oft recht umständliche, mitunter auch kostspielige und vieles Geschick erfordernde Weise härten, eventuell sogar zu allererst betäuben, so daß sie ihre kontraktilen Organe (Tentakel usw.)

nicht mehr zusammenziehen können. Da der Alkohol leicht verdunstet, so ist für einen dichten Verschluß der Gläser Sorge zu tragen. Das ist bei kleinen Flaschen nicht schwer, wohl aber bei großen Behältern für Fische, Cephalopoden u. a. m., um so mehr, als man sich doch nicht der Möglichkeit berauben darf, die Objekte zu näherer Untersuchung oder aus anderen Gründen ohne große Umstände herauszuholen und später von neuem in demselben Recipienten unterzubringen. Wenn es irgendwie angeht, nimmt man also Gefäße (zylindrische oder eckige) mit recht weiter Oeffnung und einer Glasscheibe als Deckel, die darauf durch einen Kitt befestigt wird; leider ist ein Kitt, der allen Ansprüchen genügt, noch nicht gefunden, am besten taugt als solcher Kautschuk mit oder ohne Paraffin, Wachs u. a.

4b) Trockene Präparate. Solche harte, unvergängliche Teile von Tieren, wie die Schnecken- oder Muschelschalen, lassen sich ohne weitere Vorbereitung aufstellen oder, wenn sie klein sind, in Schachteln und ähnlichen Behältern aufbewahren; sie brauchen nur gegen Staub geschützt zu werden. (Nicht ganz leicht ist jedoch mitunter bei Schnecken vorher die Entfernung des Weichkörpers aus der Schale.) Schwieriger ist das schon, wenn ganze Tiere mit all ihren Weichteilen trocken aufbewahrt werden sollen. Man schlägt da verschiedene Wege ein. Zartere Krebse, Würmer und manche andere niedere Tiere, auch wohl Raupen und Puppen von Insekten bringt man aus dem Alkohol, mit dem sie (wie oben angegeben) behandelt worden waren, erst in absoluten Alkohol, Aceton oder ähnliche Flüssigkeiten, die ihnen das Wasser völlig entziehen, und von da in Terpentinöl, das eventuell ein oder mehrere Male gewechselt wird; zuletzt nimmt man sie heraus und läßt das ihnen anhaftende Oel an der Luft verdunsten; hierbei verharzt ein Teil davon und überzieht so die Objekte mit einer dünnen Schicht von Colophonium, das sie vor dem Verderben durch die Luft, Insekten usw. schützt. Allerdings ist diese Methode recht umständlich, gibt aber oft sehr gute Resultate. Das riesige Heer der Insekten wird ebenfalls trocken aufbewahrt, aber da genügt fast in allen Fällen das einfache Trocknen an der Luft oder bei geringer künstlicher Wärme. Vorher jedoch weicht man die allermeist provisorisch getrockneten Tiere auf feuchtem Sande, der mit einer Glasglocke überdeckt ist, wieder so weit auf, daß man die Flügel, Beine und Fühler in die richtige Lage bringen kann, spießt die Tiere auf feine Nadeln, läßt sie auf besonderen Spannbrettern trocknen und steckt sie zuletzt mit der Nadel auf Platten von Kork, Torf oder ähnlichem Materiale, die den Boden von Kästen bilden, fest. Jedoch hat man dabei besonders dafür Sorge zu tragen, daß die aufgespießten Insekten, vor allem ihr Rumpf, vor den Angriffen räuberischer Käfer (Anthrenus u. a. m.) gesichert werden und vom Staube nicht zu leiden haben. Die Kästen müssen also ganz hermetisch geschlossen werden, auch bringt man auf den Boden etwas Naphthalin, Nitrobenzol usw., um jene Käfer abzuhalten. Bei Insekten mit relativ dickem Hinterleibe, besonders wenn dieser voll Eiern ist, schwitzt allmählich gern eine fettartige Substanz aus; hier wird es bisweilen nötig, die Tiere vorher durch Einlegen in Benzin oder dergleichen zu entfetten. Auch bildet sich wohl an den Nadeln da, wo sie den Leib durchbohren, Grünspan, der nicht leicht zu entfernen ist. Den Raupen und Spinnen muß man, um sie gut trocken aufbewahren zu können, zuvor durch den After die Eingeweide herausholen und dann die Haut vorsichtig durch ein Glasrohr mit Luft aufblasen, zugleich aber bei gelinder Wärme über einer Spiritusflamme trocknen. Die Kästen haben meist einen Glasdeckel, um die Beobachtung auch ohne Oeffnen des staubdichten Verschlusses zu gestatten.

Eine ganz spezielle Technik erfordern die Wirbeltiere. Wenn es geht, sucht man von ein und demselben Exemplare sowohl die Haut als auch das Skelett für die Sammlung zu gewinnen, muß also die Haut vorsichtig abpräparieren und für sich behandeln (s. unten). Dann löst man behutsam die Muskeln usw. ab; will man die Knochen isoliert gewinnen, so kann man, besonders bei Fischen, das Bindegewebe durch Kochen des abgehäuteten Tieres in vielem Wasser flüssig machen, so daß die Knochen meist leicht und sauber bloßgelegt werden. Ganz kleine Landtiere vergräbt man wohl auch in einen Ameisenhaufen und überläßt den Ameisen das Skelettieren. Das Aufstellen des Skeletts macht, wenn die Bänder noch erhalten sind, keine großen Schwierigkeiten mehr, sonst jedoch muß man mit Draht und Eisenbändern die Knochen in ihrer natürlichen Lage sichern. Vorher tut man gut daran, sie durch Einlegen in Benzin zu entfetten. — Die Haut dagegen muß, wenn man sie nicht einfach als Fell aufheben will, ausgestopft werden. Unter allen Umständen wird sie zunächst durch Einreiben einer gifthaltigen Masse (Arsenikseife u. dgl.) gegen die Angriffe von Insekten, Nagetieren usw. geschützt und mit Alaun und Salz leicht gegerbt. Inzwischen konstruiert man aus Holz, Eisen oder anderen zweckdienlichen Materialien einen Kern, der annähernd die Form des Tieres wiedergibt, überzieht diesen sodann mit Werg oder ähnlichen Stoffen, so daß die Form ganz treu gewahrt wird, spannt zuletzt die Haut vorsichtig darüber und vernäht oder verklebt sie. Das ist zumal bei großen Tieren keine

leichte Arbeit. Während in den älteren Museen oft wahre Zerrbilder von ausgestopften Tieren zur Schau gestellt sind, trifft man in den neueren meist ganz exakte Wiedergaben der Gestalten an, so daß sie fast wie lebend erscheinen, besonders wenn man die künstlichen Augen richtig ausgewählt hat. Allerdings gießt man zu diesem Zweck oft sogar das abgehäutete Tier in Gips ab, studiert die Muskeln, macht Photographien vom lebenden Tiere, um seine Haltung genau zu fixieren, und scheut auch sonst keine Mühe und Kosten, um der Natur so nahe zu kommen, wie nur möglich. Leider sind die Farben der Tiere nur in den wenigsten Fällen auf die Dauer haltbar, selbst wenn die Sammlungen nicht öfter und länger dem Lichte ausgesetzt werden, als absolut nötig ist. Man muß daher oft durch künstliche Färbung nachzuhelfen suchen.

Einer noch spezielleren Technik bedürfen die Paläontologen in vielen Fällen sowohl zur Gewinnung als auch zur Konservierung und Aufstellung ihrer Funde. Schalen von Radiolarien, Foraminiferen, kleinen Krebsen (Ostracoden) usw. werden aus dem Gestein, in dem sie liegen, durch Pulverisieren, Schlämmen und Sieben isoliert und dann auf die gewöhnliche Art zu mikroskopischen Präparaten verarbeitet. Größere wirbellose Tiere, z. B. Muscheln, müssen oft mühsam aus dem Gestein mit Hammer und Meißel freigelegt werden; brüchige Fossilien durchtränkt man aber vorher mit Lösungen von Leim, Schellack oder Kopal, damit sie nach dem Trocknen besser zusammenhalten; mitunter läßt sich das Muttergestein auf chemischem Wege (Salz- oder Flußsäure, Aetzkali) entfernen, ohne daß die Versteinerungen Schaden erleiden. Auch die Reste fossiler Wirbeltiere, namentlich der riesigen unter ihnen, müssen oft schon an Ort und Stelle miteinander verkittet werden, um nicht beim Ausgraben und Transporte zu zerbröckeln; später läßt man sie in Ruhe trocknen, durchtränkt sie mit Gelatine und kann sie nun definitiv aufstellen. Bereits zerbrochene Knochen erhalten eventuell eine Bandage von Stoff mit Gips oder Wasserglas. Um ein ganzes Skelett in der natürlichen Lage zu fixieren, wird es zunächst im Gestein nur oberflächlich freigelegt, mit Gummi durchtränkt und dann mit einer dicken Schicht von Gips bekleidet, in den man der größeren Resistenz halber Holzlatten oder Eisenstäbe mit einbettet; erst jetzt darf man den ganzen Block vorsichtig auch von den Seiten und unten ablösen. Die Präparation gestaltet sich dann besonders schwierig, wenn das Fossil weicher ist als die Masse, worin es steckt. Mitunter entfernt man daher jenes (mechanisch oder chemisch) und füllt den Hohlraum mit Gips, Guttapercha oder Glyzeringelatine aus; so gewinnt man meist einen brauchbaren Abguß des zerstörten Fossils, den man nun weiter behandeln kann.

Zur Aufbewahrung der Sammlungen dienen die zoologischen Museen. Von diesen gibt es natürlich bei der Menge der Objekte, die darin untergebracht werden sollen, und den mehrfachen Zielen, die sie anstreben, nur wenige große, alles umfassende, zentrale; so besonders in den Hauptstädten der Länder, also in London, Kopenhagen, Amsterdam, Berlin, Paris usw., aber z. B. auch in Hamburg als in einer Stadt, die durch ihre ausgedehnten merkantilen Beziehungen in der Lage ist, sich aus allen Erdteilen relativ leicht auch die selteneren Tiere zu verschaffen. Ein derartiges Museum hat zunächst eine Schausammlung für die große Menge der Laien, dann aber auch die weniger ins Auge fallenden, jedoch viel wichtigeren Bestände an Objekten, die nur für die wissenschaftliche Bearbeitung bestimmt sind. In jener findet man sowohl die meisten Tiere nach systematischen Kategorien angeordnet als auch die interessanteren Tiergruppen so weit wie möglich in ihrer natürlichen Umgebung zu biologischen Gruppen zusammengestellt, ferner die ökonomisch bedeutenden Tiere nicht nur in der erwachsenen Form, sondern auch in ihren Jugendstadien übersichtlich angeordnet, auch Modelle mancher Medusen und anderer zarter Tiere in Glas, Wachs usw. ausgeführt. Dann gibt es meist spezielle Sammlungen zur Darstellung von Lokalfaunen (des Landes, der Kolonien, der Provinz usw.) oder nur von Parasiten, speziell Eingeweidewürmern, nur von Insekten, ferner für marine Tiere usf. Alle diese Arten von zoologischen Museen können in ein und demselben Gebäude vereinigt oder sogar in verschiedenen Städten vorhanden sein. Die Magazine zur Aufbewahrung des nur den wissenschaftlichen Zwecken dienenden, nicht zur Schau gestellten Materials sind oft sehr umfangreich, aber höchst bescheiden ausgestattet und gewöhnlich viel zu vollgestopft, da die Sammlungen in der Regel häufiger und größer eingehen, als daß sie rasch bearbeitet und zweckentsprechend untergebracht werden könnten. Speziell von Säugetieren und Vögeln werden oft die Bälge ganz eng in Kisten aufgehoben statt in den teueren Schränken; nur dauert ein solches Provisorium leider meist viel zu lang.

An fast allen Universitäten ist das zoologische Museum mit dem zoologischen Institute vereinigt. Da dieses in erster Linie Lehrzwecke verfolgt, so dient wohl ein Teil des Museums ausschließlich dem Unterrichte der Studenten, umfaßt daher auch gewöhnlich eine besondere Sammlung zootomischer und embryologischer Präparate. Jedoch beschränkt sich ein modernes In-

stitut nicht auf die Unterweisung der Studenten durch totes Material, sondern umfaßt auch Aquarien, Terrarien, Brütapparate, Vorratsräume für kleinere lebende Tiere (Frösche, Insekten, Schnecken u. dgl. m.), um praktische Kurse in Zootomie veranstalten zu können und den vorgerückteren Studenten die Möglichkeit zur Anfertigung eigener wissenschaftlicher Arbeiten zu bieten.

5. **Aufziehen von Tieren.** Abgesehen von der Zucht der Haustiere, die hier nicht weiter zu erörtern ist, kommt in Betracht das planmäßige Aufziehen von niederen und höheren Tieren. Dies geschieht nicht nur, um über die Jugendstadien ins Klare zu kommen, sondern auch, allerdings viel seltener, um Kreuzungen zu erzielen oder zu anderen experimentellen Studien, die mit der Vererbung, Variation und verwandten Materien zusammenhangen. Die Vertebraten werden allermeist in den zoologischen Gärten und zoologischen Stationen gezüchtet, soweit dies überhaupt möglich ist; die Evertebraten ebenfalls in diesen Anstalten, aber auch vielfach von Privatpersonen in Terrarien und Aquarien. Meist lehnt sich die Zucht der Säugetiere und Vögel in den zoologischen Gärten an die der Haustiere an und bedarf keiner mühsamen Vorkehrungen, sondern bedient sich der für diese gebräuchlichen Einrichtungen. Das gilt auch für die Aufzucht der Reptilien und Amphibien, dagegen sind Bruten von Fischen, besonders marinen, meist ohne künstliche Befruchtung und Zucht in eigenen, oft ziemlich komplizierten Apparaten nicht zu erreichen. Auch zur Ausbrütung von kleineren Vögeln zieht man nicht selten einen Wärmeschrank vor; diesem kann man die Embryonen zu beliebiger Zeit entnehmen, um sie genauer zu studieren und wohl gar sich dann weiter entwickeln zu lassen. Solche und viele andere Methoden nimmt in neuerer Zeit mit großem Erfolge die Experimentalembryologie für sich in Anspruch, sei es, daß sie die Regeneration absichtlich verletzter oder gar amputierter Teile des Embryos verfolgt, oder Transplantationen von Stücken eines Tieres auf ein anderes oder auf eine andere Region desselben Individuums vornimmt, oder daß sie die Vorgänge bei der Befruchtung (siehe auch Bd. I S. 909) im einzelnen studiert usw. Es würde zu weit führen, alle diese Methoden auch nur aufzuzählen; erwähnt sei hier lediglich, daß man sogar mit sehr feinen Nadeln aus Metall oder Glasfäden, Messerchen oder Scheren, die unter Umständen durch besondere Mechanismen bewegt und geführt werden, äußerst subtile Operationen an ganz winzigen Eiern, Embryonen oder Larven auszuführen kann und meist auch gute Resultate erhält, obwohl von den hierzu verwandten Organismen gewöhnlich viele zugrunde gehen. Auch die Zentrifuge oder Schüttelapparate, ferner der elektrische Strom, die X- und Radiumstrahlen finden bei dieser Technik ausgedehnte Verwendung.

6. **Hilfsmethoden.** Fast stets bedarf der Zoologe bei der Darstellung seiner Untersuchungen, da in der Regel das Wort allein nicht ausreicht, der Zeichnung. Handelt es sich um mikroskopische Gebilde, so wird fast immer der Zeichenapparat (siehe Bd. VI S. 888) benutzt, in neuerer Zeit auch der photographische Apparat; dieser liefert bei schwachen Vergrößerungen meist brauchbare Abbildungen, bei starken aber nur selten, und dann tut man gut daran, das Photogramm nur als Basis für die Zeichnung zu verwenden. — Ein eigener Zweig der Zoologie, die Biometrie, beschäftigt sich mit dem Messen der Objekte und braucht dabei eventuell die Mikrometer (siehe Bd. VI S. 889). Endlich werden neuerdings auch häufig statistische Untersuchungen mit Hilfe des Zählens ausgeführt; so vornehmlich bei der Erforschung der Ozeane und Süßwasserseen; hierzu sind eigene Zählapparate konstruiert worden.

P. Mayer.

Zoologische Stationen.

1. Historische Uebersicht. Zweck und Leistungen der zoologischen Stationen. 2. Einrichtung typischer Stationen. 3. Anstalten für spezielle Zwecke (Süßwasserstationen usw.). 4. Die Stationen der verschiedenen Länder. 5. Die Stationen in alphabetischer Anordnung.

1. **Historische Uebersicht. *Zweck und Leistungen der Stationen.*** Zoologische Stationen sind Anstalten zur Untersuchung von Tieren in ihrer normalen Umgebung. Sie liegen, da die marine Fauna viel reicher ist, als die des Süßwassers und Landes, meist am Meere. Das älteste derartige Institut wurde von J. J. Coste 1859 in Concarneau als permanente Station für biologische Forschungen an Seetieren gegründet; ihm folgte 1863 das von Arcachon, dann wurden ziemlich zu gleicher Zeit die viel bedeutenderen Anstalten in Neapel und Roscoff eröffnet, und gegenwärtig zählt man allein in Europa gegen 100 kleine und große zoologische Stationen, darunter manche im Binnenlande zur Erforschung von Seen und Flüssen. (Die Institute für praktische Fischerei und die landwirtschaftlichen Versuchsanstalten sind hierbei sowie im folgenden nicht berücksichtigt.)

Die ältesten zoologischen Stationen, manche unbedeutende auch jetzt noch, waren sehr einfach eingerichtet: wesentlich boten sie dem Forscher nur die Möglichkeit, sich das lebende Material an Tieren (oder Pflanzen) selbst zu fischen oder fischen zu lassen und es dann so sorgfältig zu untersuchen, wie es die damals noch recht wenig entwickelte mikroskopische Technik gestattete. Dazu bedurfte man weder zahlreicher chemischer Reagenzien noch vieles Raumes; auch waren die Einrichtungen zum Lebendhalten der Tiere ziemlich primitiv: man wechselte das Seewasser gewöhnlich durch Ausschöpfen des alten und Zugießen frischen Wassers, ohne komplizierte Vorkehrungen zu fortwährender Zirkulation. Heutzutage dagegen verlangt man von einer gut eingerichteten zoologischen Station, wie z. B. von der in Neapel, enorm viel mehr: man will, wenn man sie aufsucht, die Gewißheit haben, daß in ihr den Objekten der Forschung — seien es Tiere oder Pflanzen — in jeder nur irgend möglichen Weise wissenschaftlich näher getreten werden kann, d. h. nicht nur mit dem Mikroskope, sondern auch mit chemischen Mitteln und durch physiologische Experimente, ganz besonders aber, daß sich auch die Entwickelung der Lebewesen nach allen Richtungen hin zur Beantwortung der jeweils wichtigen Fragen verfolgen läßt. Wegen dieses so vieles umfassenden Programmes bezeichnet man daher diese Anstalten oft auch als Biologische Stationen.

2. Einrichtung typischer Stationen. Von den wenigen Instituten mit ganz spezieller Forschungsrichtung — Hydrographie, Wüstenkunde usw. — sei erst weiter unten die Rede; zuvor sei auf die typischen marinen zoologischen Stationen näher eingegangen. Weitaus die meisten sind steinerne Gebäude, zum Teil von bedeutender Ausdehnung; die primitiveren, aber auch einige größere, sind aus Holz hergestellt. Stets spielen — oder sollten es wenigstens — in ihnen eine wichtige Rolle die Vorrichtungen zur Versorgung der Arbeitsräume mit Seewasser, um das Material zur Forschung recht lange am Leben zu erhalten.

Für ganz subtile Untersuchungen wird es mitunter nötig, das Medium, in dem die Tiere in das Institut gebracht wurden, nach Bedarf mehr oder weniger oft und rasch durch Wasser von annähernd derselben Lokalität zu ersetzen; aber es handelt sich dann immer um relativ kleine Mengen, die sich leicht beschaffen lassen, und so genügt es meist völlig, wenn man ein- oder zweimal täglich entweder die Organismen vorsichtig in das frisch geschöpfte Wasser überträgt oder dieses reichlich, aber behutsam in das alte, durch ihre Exkrete verunreinigte gießt. In der Regel hingegen werden bedeutende Quantitäten (viele Kubikmeter) ziemlich dicht an der Küste an einer von fremden Beimengungen möglichst freien Stelle dem Meere entnommen, durch eine Pumpe in ein hoch gelegenes — mitunter dient dazu ein eigener Wasserturm — Behältnis befördert und von da durch Rohre an die Orte des Verbrauchs geführt. Hier fließt das Wasser meist kontinuierlich Tag und Nacht in kleinere Becken und gelangt, nachdem es die Tiere umspült hat, durch andere Rohre in einen tief gelegenen Behälter, wo es sich erst eine Weile klären mag, auch wohl durch Sand filtriert wird, bevor es wieder in die Höhe gepumpt wird und seinen Kreislauf so oft von neuem antritt, wie es noch keine Anzeichen von Verschlechterung erkennen läßt. Nur eine oder die andere, in dieser Beziehung ausnahmsweise begünstigte Anstalt kann das verbrauchte Wasser direkt ins Meer zurückfließen lassen und fortwährend frisches pumpen. In der Wahl des Materials für die Rohre, Behälter und Becken ist man infolge der geradezu mörderischen Eigenschaften des Seewassers sehr beschränkt: weitaus am besten bewähren sich Hartgummi, Kautschuk und Glas, ferner in großen Dimensionen, wo jene zu teuer würden, Zement (ohne oder mit Eisen), auch Holz, innen asphaltiert oder mit Blei ausgeschlagen, und von Metallen Blei. Reines Eisen wird, obwohl der Rost den Tieren kaum schaden dürfte, allzu rasch vom Wasser verzehrt, desgleichen Aluminium und Zink. Kupfer und Messing geben an das Wasser lösliche giftige Salze ab; Bronze ist allenfalls gestattet, aber nur für Hähne. Die Becken in den Arbeitsräumen haben meist Glaswände und einen Boden aus Marmor, oder, falls sie von unten beleuchtet werden sollen, ebenfalls von Glas; Schiefer ist nicht zu empfehlen. Die Zu- und Abflußrohre werden am bequemsten aus Blei mit Hähnen aus Hartgummi hergestellt. Aus den Becken lassen sich durch Heber von Glas, seltener Blei, kleinere runde oder eckige Gläser mit frischem Wasser speisen; der Ueberstrom fließt aus diesen entweder über den Rand ab oder wird ebenfalls durch Heber abgeführt, oft in ein anderes, von da wieder in ein anderes Glas usw. Leider siedeln sich allenthalben, wo die Gelegenheit ihnen günstig ist, Bakterien an und bilden Häute oder Fäden, verstopfen auch gern die Rohre; überhaupt wächst in diesen schon bald eine eigene, oft recht lästige Fauna und Flora.

Den Tieren ist meist mit dem Wasser allein nicht gedient, sondern man muß dieses eigens mit Luft sättigen, indem man es aus den an der Spitze stark verengten Röhren in starkem Strahl austreten läßt,

so daß es Luft mit sich reißt; für zarte Organismen, die beim Wasserwechsel mit fortgeschwemmt würden, ist unter Umständen das Einblasen von Luft in das Wasser erforderlich und genügt in der Regel auch.

Während in den großen Sammelbehältern das Wasser meist bei Abschluß des Lichts aufbewahrt wird, erhalten die Becken in den Zimmern in der Regel reichliches Licht, denn den Tieren, besonders aber den Pflanzen, ist eher der Mangel als der Ueberfluß daran schädlich. Im übrigen richtet sich die Aufstellung der Becken und ihre Einrichtung im einzelnen sehr nach den lokalen Umständen; natürlich bedingt es auch einen großen Unterschied, wenn die Organismen in diesen Behältern nur aufbewahrt, nicht auch beobachtet werden sollen. Für die Untersuchung des Planktons sind in manchen Stationen besondere Gläser mit zwei planparallelen Wänden vorhanden.

Zur Beschaffung des Materials an Tieren und Pflanzen sind in einer großen zoologischen Station eigene Fischer angestellt, die regelmäßig oder nach Bedürfnis zum Sammeln ausfahren. Auch schöpft wohl jede aus den Erträgen der gewerbsmäßigen Fischerei: entweder werden auf offener See die Fischerboote aufgesucht und von ihnen die Tiere übernommen, die allermeist nur nebenbei in die Netze geraten und nur einen ganz geringen Handelswert haben; oder am Lande, eventuell auf den Fischmärkten werden die geeigneten Vorräte käuflich erworben. Besonders notwendig wird alle Tage wenigstens einmal das Fischen von Plankton (s. oben Bd. 7 S. 929), weil dieses immer eine äußerst ergiebige Fundgrube für allerlei interessante niedere Wesen ist, die sich meist direkt zum Studium unter dem Mikroskope eignen. Die großen Fische und anderen Wirbeltiere, z. B. Delphine, kommen ebenso oft ihrer Parasiten wegen in Betracht, wie um ihrer selbst willen. Die Beschaffung mancher festsitzender Tiere ist nicht selten sogar dann schwierig, wenn man ihre Fundorte genau kennt. Aus größeren Tiefen erlangt man das Material durch allerlei Dredgen und ähnliche Vorkehrungen (s. oben S. 1025). Es versteht sich von selbst, daß an Süßwasserstationen die Gewinnung des Materials viel leichter ist.

Die großen Stationen haben alle außer Ruder- und Segelbooten wenigstens einen Dampfer oder ein durch einen anderen Motor getriebenes Fahrzeug. In manchen zoologischen Stationen wird viel Wert darauf gelegt, daß sich die Forscher mit dem Leben der Tiere an Ort und Stelle bekannt machen, also selbst mit fischen, weniger um mit den Netzen und anderen Gerätschaften vertraut zu werden, als der biologischen Beobachtungen halber, die sich dort anstellen lassen. Dies gilt besonders von den Punkten, wo Ebbe und Flut eine bedeutende Höhe erreichen, z. B. von Roscoff, Cold Spring Harbor usw., sowie überhaupt, wenn es sich um die praktische Unterweisung von Studenten handelt. Nicht wenige Anstalten geben geradezu Kurse für jüngere Forscher und wohl gar auch Unterricht im mikroskopischen Studium der Seetiere; dies ist z. B. in Bergen (Norwegen) der Fall, aber auch in vielen nordamerikanischen Anstalten. Meist dagegen beschränken sich die Stationen als solche auf die Lieferung des lebenden Materials und der Behälter von Glas, Porzellan usw. zur Aufbewahrung, aber auch der Reagenzien und Bücher, die dabei nötig werden können.

An Reagenzien bedarf eine moderne zoologische Station viel und vielerlei: zum Betäuben mancher Tiere, die sich ohne diese Prozedur im Leben nicht genau studieren lassen, aber auch solcher, die sich sonst beim Töten oft bis zur Unkenntlichkeit kontrahieren; ferner zum Töten, Fixieren, Konservieren, Einbetten, Färben, Einlegen der fertigen mikroskopischen Präparate usw. Es handelt sich da um Hunderte von Säuren, Salzen, Basen, Kohlenwasserstoffen, Oelen, Fetten usw., und da die zoologischen Stationen fast alle ziemlich weit von den Handelszentren entfernt liegen, so ist die Beschaffung dieser Chemikalien nicht immer bequem und rasch durchführbar. Mitunter werden auch in dieser Beziehung von den Forschern große Forderungen gestellt — man will z. B. allerlei Narkotika oder andere seltene Stoffe, die bei höheren Tieren interessante Resultate ergaben, auch an Seetieren prüfen —, die sich nicht einmal immer befriedigen lassen.

Genau so verhält es sich mit den Glas- (und Porzellan-)waren: von riesigen runden oder eckigen Gefäßen an bis herab zu den Objektträgern und Deckgläsern, den Glasröhren für Heber und Pipetten usw. muß ein reichliches Quantum stets vorhanden sein. Zumal wenn ein oder gar mehrere Forscher zu gleicher Zeit Studien über die Entwickelung betreiben, ist eine unglaublich große Menge kleiner Glasschalen mit Deckeln nötig, und nicht selten werden da Wünsche laut, deren Erfüllung nicht immer möglich ist.

Daß man erwartet, in den zoologischen Stationen Mikrotome vorzufinden, ist mit Rücksicht auf deren schwierigen Transport ganz natürlich, aber auch Mikroskope, Spektroskope, Lupen, einfache oder gar binokuläre, sollen zum Leihen bereit stehen. Nun schließen zwar manche Anstalten die Lieferung der optischen Instrumente prinzipiell aus, aber diese Vorschrift wird in der Praxis nur selten streng durchgeführt. Messer,

Scheren, Nadeln, Pinzetten und ähnliches, was unter den Begriff der schneidenden Instrumente fällt, sind dem Verderben durch das Seewasser so stark ausgesetzt, daß sie fast immer vom Forscher selbst mitgebracht werden müssen.

Für feinere Untersuchungen reicht das zerstreute Tages- oder das in richtiger Weise diffus gemachte Sonnenlicht meist nicht aus: elektrisches oder wenigstens Gasglühlicht wird verlangt, unter Umständen auch Licht von bestimmter Wellenlänge oder besonderen chemischen Eigenschaften, sowie X-Strahlen und anderes mehr. In dieselbe Kategorie von Forderungen oder wenigstens Wünschen gehört die nach Thermostaten für Paraffin, Trockenschränken, aber auch großen Behältern von konstanter Temperatur, um darin Studien über die Entwickelung bei verschiedenen Wärmegraden anzustellen. Einige wenige Stationen sind sogar in der erfreulichen Lage, ein vollständiges chemisches Laboratorium zu besitzen, so daß selbst in dieser Hinsicht allen Ansprüchen genügt werden kann.

Da die oben kurz geschilderten Einrichtungen zum Teil sehr teuer sind, so hat in der Regel der Forscher — oder wer für ihn eintritt, s. unten — dem Institute eine Vergütung zu leisten: entweder je nach Verbrauch oder per Woche eine bestimmte Summe. Jedoch wird meist eine wenn auch nur selten bedeutende Quantität von Chemikalien, Glaswaren usw. umsonst geliefert.

Die meisten zoologischen Stationen sind das Eigentum der ihnen zunächst gelegenen Universitäten oder ähnlichen Anstalten und dienen in erster Linie diesen. Nicht selten ist dann den Studenten der Zoologie geradezu der Besuch der betreffenden zoologischen Station vorgeschrieben, und es wird ihnen dort auch Unterweisung gegeben (s. oben). Andere Stationen gehören besonderen wissenschaftlichen Korporationen oder direkt dem Staate, in dem sie liegen. Eine eigene Stellung nimmt die Neapeler Station ein: sie erhält sich zum größten Teile durch Vermietung von Arbeitsplätzen (Tischen) an die Staaten (Italien, Preußen, Bayern, Sachsen usw., Rußland, Belgien usw.) oder Universitäten (Straßburg, Cambridge usw.) oder Korporationen (Carnegie, American Women's Association) und nimmt nur Forscher auf, die ihr von diesen Behörden angemeldet werden; ganz ausnahmsweise vermietet sie zu den gleichen Bedingungen einen Platz an einen Gelehrten.

Andere Einnahmen erwachsen namentlich den großen zoologischen Stationen durch den Versand von lebendem oder fixiertem Materiale an zoologische Laboratorien oder Museen, soweit sie dieses nicht unentgeltlich zu liefern verpflichtet sind. Hierin ist die Neapeler Station den übrigen vorausgegangen und hat auch die größte Bedeutung erlangt, besonders für Museen, da sie nach mustergültigen, meist in ihr selbst erfundenen und erprobten Methoden die marinen Tiere und Pflanzen konserviert und verschickt. Aehnliches leisten aber auch Helgoland, Roscoff, Rovigno, Triest, Villefranche u. a. m.

Mit einigen zoologischen Stationen sind Schau-Aquarien verbunden. Diese gestatten dem Forscher manche, namentlich größere Tiere zu beobachten, allerdings meist nicht so bequem, als wenn er sie in seinem Arbeitsraume vor sich hat, dafür aber in einer Umgebung, die sich der normalen sehr viel mehr nähert als die räumlich beschränktere des Beckens oder gar eines Glases. Wo die Umstände es gestatten, sind diese Aquarien auch dem Laien zugänglich und tragen so, weil das in der Regel nur gegen Eintrittsgeld geschieht, nicht wenig zur Erhaltung des Institutes bei.

Es versteht sich von selbst, daß auf eine gute Bibliothek großes Gewicht gelegt wird. Aber gerade dieses Desiderat ist am schwersten zu erfüllen, und so steht, obwohl auch Roscoff und Banyuls über gute Bücherschätze gebieten, Neapel mit seinen über 12000 Bänden unerreicht da. Weniger nötig ist es, daß einige zoologische Stationen eigene Zeitschriften herausgeben: so Neapel, Helgolond, Banyuls (in Gemeinschaft mit Roscoff), Triest (zusammen mit dem Wiener zoologischen Institute), Plön, Monaco, München, Boulogne, Woods Hole usw.

Nur nebenbei sei erwähnt, daß zwar in der Regel die Forscher für Unterkommen und Verpflegung selbst zu sorgen haben, in einigen Anstalten aber Wohnung und sogar Pension zu relativ bescheidenen Preisen erhalten können.

3. Zoologische Stationen mit beschränktem Arbeitsprogramme. Durch ihre Lage sind manche Stationen nur zur Ausführung bestimmter Untersuchungen befähigt oder von vornherein mit Rücksicht auf letztere an geeigneten Punkten erbaut worden. Hierher gehören zunächst alle Süßwasserstationen, auch die rein der Forschung gewidmeten. Es sind ihrer in den meisten Ländern nicht wenige vorhanden, besonders in den Vereinigten Staaten, wo sie nicht selten keinen festen Sitz haben, sondern am Laufe eines Flusses oder an den Ufern eines Sees je nach Bedürfnis ihren Platz wechseln. Einige aber beschäftigen sich mit scharf umschriebenen Problemen, z. B. der Zucht von Süßwasserfischen oder dem Studium der Verunreinigungen des Wassers durch die Exkrete von Fabriken, und benutzen dabei anstatt chemischer Methoden wesentlich die biologischen. Ferner gibt es Anstalten, wo in erster Linie die Hydro-

graphie gepflegt wird, oder auch solche, die sich vorwiegend mit den Krankheiten der Wassertiere, speziell der Fische, befassen. Endlich stehen bisher ganz isoliert da zwei Institute: das Desert Laboratory in Tucson (Arizona) hauptsächlich zum Studium der Wüstenflora, und das Laboratoire spéléobiologique in Saint Paër (Frankreich) zur Erforschung der Höhlenbewohner.

Schwimmende zoologische Stationen. Streng genommen kann man als solche alle die Schiffe ansehen, die entweder eigens zu biologischen Forschungen ausgesandt werden, z. B. den Challenger, die Valdivia, die Princesse Alice usw., oder nebenbei einem Zoologen einen brauchbaren Arbeitsplatz gewähren. Jedoch handelt es sich hierbei nur um temporäre Einrichtungen. Am ehesten noch ließe sich im Mittelmeere eine permanente Anstalt dieser Art ins Leben rufen, und sie würde zur genaueren Erforschung namentlich der östlichen Küsten ohne Zweifel von bedeutendem Vorteil sein. Im kleinen sind solche Stationen hier und da in Nordamerika auf Seen und Flüssen in Gestalt von Hausbooten, die an geeigneten Stellen verankert werden, vorhanden.

4. Die Stationen der verschiedenen Länder. Zum Schluß sei eine Uebersicht über die zoologischen Stationen, geordnet nach ihrer geographischen Lage, gegeben. Absichtlich sind in diese eine Anzahl ganz unbedeutender Anstalten nicht aufgenommen, dagegen die interessanteren durch Sperrdruck ausgezeichnet und dann in alphabetischer Folge etwas genauer charakterisiert worden. Für die europäischen liegt eine treffliche, sehr sorgfältige Bearbeitung von Ch. A. Kofoid (The Biological Stations of Europe; Washington 1910, U. S. Bureau of Education Bull. 440; 360 p., 48 Fig., 55 Taf.) vor, aus der ich viel geschöpft habe. Dagegen fließen für die anderen Erdteile die Quellen gar spärlich, und so ist auch trotz allen brieflichen Erkundigungen manche Lücke geblieben.

Afrika. Bisher nur Algier.

Amerika. a) Canada: Canadian Biological Station und Georgian Bay Biological Station; b) Vereinigte Staaten: Beaufort; Cedar Point (Lake Laboratory der Universität von Ohio); Cold Spring Harbor; Devils Lake (North Dacota); Douglas Lake (Universität von Michigan); Fairport (am Mississippi, für Fisch- und Muschelzucht); Flathead Lake (Universität von Montana); Friday Harbor; Havana (Illinois, Hausboot für die Universität); Laguna; Pacific Grove; San Diego; South Harpswell; Tolland (Mountain Biological Station der Universität von Colorado); Tortugas; Tucson; Venice; Woods Hole; c) Bermuda: Agar's Island; d) Jamaica: Montego Bay, früher Port Henderson, von den Vereinigten Staaten aus betrieben; e) Chile: San Antonio (südlich von Valparaiso) seit 1911 geplant.

Asien. a) Japan: Misaki; b) Java: Buitenzorg; Tjibodas (im Urwalde, 4500 Fuß über dem Meere, von Treub für mehrere Forscher eingerichtet, von Haeckel 1899 benutzt); Batavia (Fischereistation, 1905, aber auch für Biologen).

Australien. Vacat.

Spanien. Palma; Santander.

Frankreich. Arcachon; Banyuls; Boulogne sur Mer; Cette; Concarneau; Endoume; Grenoble; Luc sur Mer; Portel; Roscoff; Saint Paër; Saint Vaast la Hougue; Tamaris; Toulouse; Villefranche sur Mer; Wimereux.

Belgien. Overmeire.

Niederlande. Helder.

Großbritannien. Cullercoats; Millport; Plymouth; Port Erin; St. Andrews. Manche Stationen sind aufgegeben worden oder bestehen wohl nur zeitweilig, so z. B. Aberdeen, Bangor, Catfield usw.

Deutschland. Friedrichshagen; Helgoland; München; Neustadt; Plön; Rovigno (s. Oesterreich).

Dänemark. Hilleröd; Godhavn.

Norwegen. Bergen; Dröbak; Trondhjem.

Schweden. Aneboda; Bornö; Kristineberg.

Rußland. Alexandrowsk; Kielkond; Saratoff; Sebastopol; Villefranche (s. Frankreich).

Schweiz. Genf.

Bulgarien. Varna (scheint im Bau zu sein).

Oesterreich-Ungarn. Lunz; Rovigno; Triest; Wien.

Italien. Mailand; Neapel; Quarto dei Mille (bei Genua).

Monaco. Monaco.

5. Die Stationen in alphabetischer Anordnung. Agar's Island (im Hafen von Hamilton auf Bermuda, etwa 32° N. 65° W.). Wohl noch in der Einrichtung begriffen.

Alexandrowsk (am Kolafjord, 69° 12′ N., die nördlichste Station nicht nur Europas, sondern überhaupt). Seit 1899. Direktor W Schimkewitsch. Etwa 9 Plätze. Schooner.

Alger (Algier). Seit 1881. Direktor C. Viguier. Nur einige Plätze. Motorboot.

Aneboda (bei Lamhult, zwischen Malmö und Nassjö). Seit 1910. Direktor O. Nordquist. 4 Plätze. Nur für Süßwasserfauna.

Arcachon (südwestlich von Bordeaux). Seit (1863) 1902. Gehört zur Universität von Bordeaux. Direktor F. Jolyet. Etwa 12 Plätze. Schau-Aquarium. Motorboot.

Banyuls (im Mittelmeere, dicht an der spanischen Grenze). Gegründet 1863 von H. Lacaze-Duthiers („Laboratoire Arago"). Gehört zur Faculté des Sciences von Paris. Direktoren G. Pruvot und E. G. Racovitza. 12 (bis 20) Plätze. Schau-Aquarium. Große Bibliothek. Dampfer.

Beaufort (North Carolina, etwa 34° 40′ N.). Marine Biol. Station des U. S. Bureau of Fisheries. Direktor H. D. Aller. 12 Plätze. Motorboote.

Bergen in Norwegen. Seit 1892. Gehört zu Bergens Museum. Direktor B. Helland-Hansen. 10 Plätze. Im Sommer internationale Kurse. Schau-Aquarium. 2 Motorboote.

Boulogne sur Mer. Seit 1884. „Station aquicole." Direktor A. Cligny. Nur für Fischerei. Keine Plätze! Dampfer.

Buitenzorg (auf Java). Seit 1902 sind im 's Land Plantentuin 3 Plätze für Zoologen eingerichtet. Direktor J. C. Koningsberger. Wohl nur zum Studium der Landfauna.

Canadian Biological Station. Seit 1899 Wanderstation in einer Art von Waggon auf einem „scow so that it could be towed"; war je 2 Jahre in St. Andrews, Canso, Malpeque und Gaspé, aber immer nur im Sommer; 1911 in Departure Bay bei Nanaimo, Vancouver Island. Wohl nur für Süßwasser- und Landfauna.

Cette (Dep. Herault). Seit (1879?) 1896. Gehört zur Universität von Montpellier. Direktor O. Duboscq. Etwa 8 Plätze und ein Laboratorium für etwa 40 Studenten. Schau-Aquarium. Motorboot. Wasser aus dem Etang de Thau, ungefähr gleich normalem Seewasser.

Cold Spring Harbor (Long Island, New York). Seit (1890) 1904. „Station for Experimental Evolution". Direktor C. B. Davenport. Für See-, Brack- und Süßwasserfauna, mit eigenen Räumen für Studien an Insekten, Vertebraten (auch Haustieren), Höhlentieren und Pflanzen. 17 Plätze (11 für Studenten).

Concarneau (Dep. Finistère). Gegründet 1859 von J. J. Coste, gehört jetzt zum Collège de France. Direktor L. F. Henneguy. 8 Zimmer zu je 1 oder 2 Plätzen. Motorboot.

Cullercoats (bei Newcastle). Seit (1897) 1908. Direktor A. Meek. 6 (?) Plätze. Schau-Aquarium.

Dröbak (südlich von Kristiania). Seit 1894. Gehört zur Universität von Kristiania. Direktor K. E. Schreiner. 8 Plätze. In der Regel nur im Sommer offen. Kurse für Studenten.

Friday Harbor (auf der Insel San Juan im Pugetsund, etwa 48° 30′ N.). Seit 1904. Gehört als „Puget Sound Marine Station" zur Universität von Washington. Direktor T. Kinkaid. 6 Plätze. Nur im Sommer offen. Kurse. Dampfer.

Friedrichshagen (bei Berlin, am Müggelsee). Seit 1893. „Institut für Binnenfischerei." Direktor P. Schiemenz. Etwa 20 Plätze, auch für Chemiker. Kurse für Praktiker. Nur für Süßwasserfauna. Motorboot.

Genf. „Station de Zoologie lacustre" der Universität. Seit 1911. Direktor E. Yung. 4 Plätze. Kurse für Studenten. Motorboot.

Georgian Bay Biological Station. Seit 1901. Gehört zur Universität von Toronto. Auf dem Huronsee. Nur im Sommer offen. Nur für Süßwasserfauna.

Godhavn (an der Südküste der Insel Disco, etwa 69° N.). Seit 1908. Direktor M. P. Porsild. Holzhaus. 3 Plätze. 2 Motorboote.

Helder (am Eingange der Zuyder See). Von 1876 bis 1887 Wanderstation aus Holz, jetzt stabil und aus Stein. Direktor H. C. Redeke. 5—8 Plätze. Für See- und Brackwasserfauna.

Helgoland. Seit 1892. Direktor F. Heincke. 10 bis 12 Plätze. Schau-Aquarium. Motorboot. Kurse für Fischer.

Hilleröd (bei Lyngby, 14 km vom Furesee, auf Seeland). Seit 1900. Gehört zur Universität von Kopenhagen. Direktor C. Wesenberg-Lund. Etwa 4 Plätze. Motorboot. Nur für Süßwasserfauna. Außerdem am Furesee ein kleines Holzhaus für den Sommer.

Kristineberg (Fiskebäckskil, am Ausgang des Gullmar Fjordes, nördlich von Gotenburg). Seit (1877) 1905. Direktor H. Östergren. 23 Plätze. 2 Motorboote. Im Sommer Kurse für schwedische Studenten.

Laguna (Orange County, Kalifornien). Seit 1911. Gehört als „Laguna Marine Laboratory" zum Pomona College (Claremont, Kalifornien). Direktor W. E. Hilton.

Lunz (Nieder-Oesterreich, zwischen Wien und Salzburg). Seit 1905. Direktor H. Kupelwieser. Etwa 10 Plätze, auch für Chemiker und Physiologen. Nur für Süßwasserfauna.

Mailand. Seit 1906. Gehört als „Stazione di biologia e idrobiologia applicata" der Stadt Mailand. Direktor F. Supino. 7 Plätze. Schau-Aquarium (auch marin).

Millport (auf der Insel Cumbrae im Firth of Clyde, West-Schottland). Von 1885 bis 1897 auf dem Schiffe Ark, seither stabil. Direktor R. Elmshirst. 12 Plätze. Kurse. Schau-Aquarium. Dampfer.

Misaki (am Eingange der Bucht von Tokyo). Seit 1887. Direktor J. Ijima. Etwa 10 Plätze. Kurse für Studenten.

Monaco. Als „Institut océanographique" 1901 vom Fürsten Albert I. von Mo-

naco gegründet. Direktor J. Richard. Mehr als 12 Plätze. Schau-Aquarium und -Museum. 2 Dampfer.

München. „Bayerische Biologische Versuchsstation". Seit 1897. Direktor B. Hofer. 5 Plätze. Hauptsächlich für Zucht und Studium der Krankheiten von Süßwasserfischen.

Neapel. Gegründet 1872 von A. Dohrn. Größte Anstalt ihrer Art, international. Direktor R. Dohrn. 55 Plätze, auch für Chemiker, Physiologen usw. Schau-Aquarium. Dampfer und Motorboot. Bibliothek von über 12000 Bänden.

Neustadt a. d. H., seit 1905 (?) in Verbindung mit der Biologischen Versuchsanstalt, Direktor F. Schwangart. Dient der praktischen Entomologie.

Overmeire (in Flandern). Seit 1907. Direktor E. Rousseau. 2 Plätze. Nur für Süßwasserfauna.

Pacific Grove (westlich von Monterey in Kalifornien, etwa 37° N.). „Marine Biological Laboratory" der Leland Stanford Universität. Seit 1892. Direktor F. M. Mc Farland. 17 Zimmer und für etwa 80 Studenten 4 Säle. Sommerkurse.

Palma (auf der Insel Mallorca). Seit 1906 (?). Gehört zur Universität von Madrid. Direktor O. de Buen. 3 Plätze.

Plön (in Ostholstein). Seit 1890. Direktor O. Zacharias. 6 Plätze. Nur für Süßwasserfauna.

Plymouth. Seit 1888. Gehört der Marine Biological Association. Hauptsächlich für Fischerei, Hydrographie und Planktonkunde. Direktor E. J. Allen. 14 Plätze. Kurse für Studenten. Dampfer.

Port Erin (auf der Insel Man). Seit (1892) 1902. Direktor W. E. Herdman. 6 Plätze. Sommerkurse. Dampfer. Schau-Aquarium.

Roscoff (im Dep. Finistère). 1872 von H. Lacaze-Duthiers gegründet, gehört jetzt als „Laboratoire Lacaze" zur Sorbonne. Direktor Y. Delage. 37 Plätze. Sommerkurse. Motorboot.

Rovigno (in einer Bucht nahe bei Pola). 1892 von O. Hermes für das Berliner Aquarium gegründet, gehört jetzt der Kaiser-Wilhelm-Gesellschaft zur Förderung der Wissenschaften in Berlin. Direktor T. Krumbach. 10 Plätze. Dampfer (?) und Motorboot.

Saint Paër (im Dep. Seine Inférieure). „Laboratoire spéléobiologique expérimental". Seit 1910. Direktor und Besitzer H. Gadeau de Kerville. Für Höhlenfauna und -flora. Keine Arbeitsplätze zu haben!

Saint Vaast La Hougue (im Dep. Manche, auf der Insel Tatihou). Seit 1881. Gehört zum Pariser Zool. Museum. Direktor E. Perrier. 11 (20?) Plätze. 2 Motorboote.

San Diego (La Jolla, Kalifornien, 32° 50′ N.). Seit (1905) 1910. Gehört zur Scripps Institution for Biological Research der Universität von Kalifornien. Direktor W. E. Ritter. 12 Plätze. Beschäftigt auch bezahlte Forscher für Studien über die Tiefsee. Motorboot.

Sebastopol. Seit (1871) 1897. Direktor W. Salensky. 17 Plätze. Schau-Aquarium. Motorboot.

South Harpswell (Casco Bay, Maine, etwa 43° 40′ N.). Seit 1901. Direktor J. S. Kingsley. Holzbau, kein fließendes See- oder Süßwasser. 14 Plätze. Nur im Sommer offen. Motorboot.

St. Andrews (Ostküste von Schottland, etwa 56° 20′ N.). „Gatty Marine Laboratory" der Universität von St. Andrews. Seit (1884) 1896. Direktor W. C. M'Intosh. 6 Plätze.

Tortugas (Loggerhead, Florida). Seit 1905. Gehört zur Carnegie Institution. Direktor A. G. Mayer. 14 Plätze. Nur im Sommer offen („a summer school of research") wegen der konstanten Stürme im Winter. Dampfer und Motorboote.

Triest. Seit 1875. Direktor J. Cori. 24 Plätze. Kurse für Studenten. 3 Motorboote.

Trondhjem (Hägadal, 63° 30′ N.). Seit 1900. Direktor O. Nordgaard. 7—10 Plätze. Nur im Sommer offen. Motorboot.

Tucson (Arizona, etwa 32° N. 111° W.). „Desert Laboratory" der Carnegie Institution. Direktor D. T. Mac Dougall. Wesentlich für Studien an Pflanzen, aber auch an Insekten.

Venice (westlich von Los Angeles, Kalifornien, etwa 34° N.). Seit 1911. Gehört zur Universität von Südkalifornien. Direktor A. B. Ulrey. 6 Plätze. Schau-Aquarium. Motorboot.

Villefranche sur Mer (im Dep. Alpes Maritimes). Provisorische Station 1880 von H. Fol, 1882 von J. Barrois geleitet, definitive Anstalt seit 1886 russisch. Direktor A. Korotneff. 30 Plätze. Kurse im Frühjahr. Motorboot.

Wien. „Biologische Versuchsanstalt". Seit 1903. Direktor H. Przibram. 35 Plätze. Hauptsächlich für biologische und entwickelungsgeschichtliche Studien an Land- und Süßwasser-, aber auch an Seetieren.

Wimereux (im Dep. Pas de Calais). 1873 von A. Giard gegründet, gehört jetzt zur Sorbonne. Direktor M. Caullery. 15 (20) Plätze. Keine Wasserversorgung durch Pumpen.

Woods Hole (Massachusets, etwa 41° 30′ N.). „Marine Biological Laboratory". 1888 von C. O. Whitman gegründet. Direktor F. R. Lillie. 55 Zimmer und 3 Säle mit 20 Plätzen. Nur im Sommer offen. Kurse

für Studenten. Eigenes Gebäude für Botaniker.

Woods Hole. „U. S. Fisheries Laboratory“. Seit 1884. Direktor F. B. Sumner. 14 Zimmer und ein Saal mit 9 Plätzen. Nur im Sommer offen. Beschäftigt bezahlte Forscher. Dampfer usw. des U. S. Bureau of Fisheries.

P. Mayer.

Zündvorrichtungen.

1. Streichhölzer. 2. Platinselbstzünder. 3. Reibzünder. 4. Elektrische Zündung.

1. Streichhölzer. Vor 80 Jahren wurden die ersten Phosphorzündhölzer in den Handel gebracht, aber bald wegen ihrer Feuergefährlichkeit verboten. 1848 erfand Böttger die phosphorfreien Streichhölzer, die jedoch erst ein Jahrzehnt später als „schwedische“ Zündhölzer Eingang fanden. Seit 1907 ist wegen der Giftigkeit des weißen Phosphors (Phosphornekrose der Arbeiter) die Fabrikation und Einfuhr von Zündhölzern, welche weißen Phosphor enthalten, gesetzlich verboten.

Zu den Hölzchen wird möglichst poröses Holz, vorzüglich Espenholz verwendet, auch Pappel- und Lindenholz. Man tränkt das zu Drähten gesägte Holz mit Paraffin; das Nachglimmen wird durch Behandeln mit Phosphorsäure und Ammoniumphosphatlösung verhütet.

Die Zündmasse besteht bei den üblichen Zündhölzern im wesentlichen aus Kaliumchlorat und Schwefel oder Schwefelantimon als explosivem Gemenge, einer leicht Sauerstoff abgebenden Substanz (z. B. Braunstein), einem Klebstoff (z. B. Dextrin) und Zusätzen, welche das Abbrennen verlangsamen und die Reibung erhöhen (z. B. Glaspulver) oder die Masse färben (z. B. Eisenoxyd und Umbra). Diese „Sicherheitszündhölzer“ entzünden sich nur an einer Reibfläche, die mit rotem Phosphor, Schwefelantimon und Glaspulver bestrichen ist.

Seit dem Verbot des weißen Phosphors sucht man Streichhölzer, die sich auf einer beliebigen Reibfläche entzünden, mit Hilfe von Schwefelphosphorverbindungen oder von Schenckschem hellrotem Phosphor oder Phosphorsuboxyd herzustellen. Auch Cuprobariumpolythionat wurde als Ersatzmittel eingeführt. Diese neuen Streichhölzer sind zum Teil gegen die Luftfeuchtigkeit nicht unempfindlich.

In allen Fällen muß das Pulvern und Mischen der Zündmassen mit großer Vorsicht vorgenommen werden. Die Fabrikation des Holzdrahtes, das Abteilen der Hölzchen, das Einlegen, Paraffinieren, Tunken, Trocknen und Verpacken der fertigen Streichhölzer wird von sinnreichen Maschinen ganz selbsttätig ausgeführt. Eine „Komplettmaschine“ kann täglich über 3 Millionen Streichhölzer in etwa 50000 Schachteln verpackt liefern und braucht nur 4 Menschen zur Bedienung.

Deutschland stellt jährlich über 1 Milliarde Schachteln Streichhölzer her; diese Riesenmenge ist aber nur ein kleiner Bruchteil der gesamten Weltproduktion. Im letzten Jahrzehnt ist auch die japanische Zündholzindustrie, welche mit sehr billigen Löhnen arbeitet, auf dem Weltmarkte als sehr gefährlicher Mitbewerber aufgetreten.

Literatur. ***Ichenhäuser***, *Zündwaren in „Chemische Technologie der Neuzeit“. Stuttgart 1910, Bd. I, S. 434 bis 438.* — ***Freitag***, *Die Zündwarenfabrikation, 3. Aufl. Wien 1907.*

2. Platinselbstzünder. Mit zunehmender Verbreitung des Gasglühlichtes regte sich das Bedürfnis nach einer Vorrichtung, welche das bei geöffnetem Hahne ausströmende Gemisch von Luft und Leuchtgas selbsttätig entzündet. Eine solche Vorrichtung bietet einmal den Vorzug größerer Bequemlichkeit, indem sie das Suchen nach Streichhölzern erspart und das Zünden hochgelegener Lampen, z. B. von Gaskronen erleichtert, und gewährt zum anderen Sicherheit dagegen, daß durch ein Versehen unverbranntes Leuchtgas aus einem Brenner längere Zeit ausströmt und Vergiftungen oder Explosionen veranlaßt. Vorbedingung ist, daß eine solche Vorrichtung zuverlässig wirkt und daß sie sanft zündet, damit der gegen Stöße höchst empfindliche Glühstrumpf beim Zünden nicht beschädigt wird.

Die Gasselbstzünder beruhen auf dem Prinzip des Döbereinerschen Feuerzeuges, bei welchem ein Wasserstoffstrom auf Platinschwamm trifft, diesen zum Glühen erhitzt und an ihm entflammt. Die erste zum Zünden von Leuchtgas bestimmte derartige Vorrichtung ist schon 1868 patentiert worden; aber um sie praktisch brauchbar zu machen, mußten erst zwei Hindernisse überwunden werden: erstens entflammt ein Gemisch von Leuchtgas und Luft schwerer als Knallgas und zweitens wurde durch die Flammengase die „katalytische“ Wirkung des feinverteilten Platins bald so weit geschwächt, daß es wohl erglühte, aber nicht mehr zündete. Max Rosenfeld überwand 1888 das erste Hindernis, indem er aus dem Platinschwamm einen dünnen Platindraht herausragen ließ, der durch den erglühenden Schwamm vorgewärmt sich seinerseits im Gasstrome bis zur hellen Gelbglut erhitzte und nun das dem Brenner entströmende Gemisch von Luft und Gas in Brand setzte. Der zweite Fehler,

daß das feinverteilte Platin in der Brennerhitze zusammensinterte und untauglich wurde, ist später von Duke und anderen Erfindern dadurch verringert worden, daß sie als Träger des Platins kleine poröse Pillen aus feuerfestem Material (Meerschaum, Tonerde, Zirkonoxyd usw.) benutzten. Die Pillen werden mit Platinchloridlösung getränkt und das Platin bei nicht zu hoher Temperatur reduziert. Bei manchen Zündern sind in der Nähe der Pille auf den Drähten

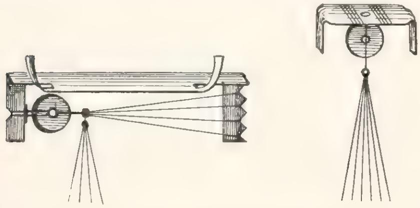


Fig. 1. Zündpillen mit Drähten.

kleine Tupfen sichtbar (Fig. 1); sie bestehen aus derselben mit Platin durchsetzten Masse wie die Pille und erhöhen die Zündsicherheit nicht unwesentlich; ihre Einführung ist H. Schimmel zu verdanken.

Um die Zündvorrichtung gegen mechanische Beschädigungen zu schützen, wird sie mit einem Korb aus Drahtnetz oder durchlochtem Blech umgeben. Soll der Zünder ständig auf der Lampe verbleiben, so muß das Platin gegen die schädlichen Einflüsse der Flammengase möglichst geschirmt werden. Einigermaßen wird dieser Zweck bei dem Helm- oder „Blaker"zünder dadurch erreicht, daß der obere Teil des Aluminiumhelms, in welchem der Zünder befestigt ist, nach unten durch ein ziemlich engmaschiges Drahtnetz abgeschlossen wird. Noch einfacher ist der Konuszünder; bei seinem aus verkupfertem Eisendraht gewickeltem Gehäuse schließen die unteren Windungen der spitz zulaufenden Spirale eng aneinander und hemmen den Eintritt der Abgase.

Bei anderen weniger einfachen Anordnungen wird der Schutz vor den Flammengasen dadurch vollkommener erreicht, daß nach erfolgter Zündung der Zutritt zu dem Zünder durch eine Klappe verschlossen oder der Zünder zur Seite gedreht wird. Diese Bewegung wird entweder durch die aufsteigenden heißen Gase oder durch die Formänderung eines sich erwärmenden Blechstreifens bewirkt, der aus zwei Metallen von verschiedenem Ausdehnungsbestreben zusammengefügt ist. Auf die eine Weise wird z. B. der Iriszünder ausgeschaltet; dem zweiten Wege ist im Butzke-Grixzünder neuerdings eine praktische Gestalt gegeben worden.

Auch bei Taschenfeuerzeugen wird der Platinselbstzünder verwendet, indem man ihn über einen mit Methylalkohol getränkten Docht bringt.

Wenn der Platinzünder vorsichtig behandelt und täglich benutzt wird, so kann er mehrere Jahre wirksam bleiben. Das Versagen beruht vornehmlich darauf, daß die Oberfläche der Zünddrähte durch Staub und Hitze verändert wird. Oefter hilft es, wenn man die Pille und die Zünddrähte mit der Flamme eines Streichholzes ausglüht.

Literatur. ***K. Arndt,*** *Technische Anwendungen der physikalischen Chemie. Berlin 1907, S. 130 bis 139.* — ***H. Drehschmidt,*** *Journal für Gasbeleuchtung und Wasserversorgung, Bd.* **41** *1898, S. 337.* — ***Killing,*** *Journ. f. Gasbel., Bd.* **42** *1899, 293.*

3. Reibzünder. Die uralten Feuerzeuge aus Stahl, Feuerstein und Zunder sind in den modernen „Reibzündern" wieder aufgelebt, bei denen von einer Cereisenlegierung durch einen geriffelten Stahl große zündende Funken abgerissen werden.

Obwohl schon 1875 Hillebrand und Norton ihre Bemerkung, daß die Ceritmetalle am Stahl auffällig starke Funken geben, veröffentlichten, hat doch erst etwa 30 Jahre später Auer, der Erfinder des Gasglühlichtes, diese Eigenschaft zum Bau von Feuerzeugen verwertet und auf die von ihm als besonders geeignet erkannte Legierung von Cer mit 30 bis 40% Eisen (Auermetall) das vielumstrittene D. R. P. 154807 erlangt. Das Cermetall wird durch Elektrolyse aus geschmolzenem Cersalz gewonnen und mit der nötigen Menge Eisen legiert, um ihm größere Härte und Beständigkeit zu verleihen. Weil das metallische Cer sich an der Luft leicht oxydiert, muß bei der Herstellung und Bearbeitung des „pyrophoren" Metalles die Luft abgeschlossen werden; für das Lagern wird das zu Treibach in Kärnthen hergestellte Auermetall mit Oel oder Petroleum eingefettet.

Zum Wettberweb mit dem Auermetall ist unter anderem von der Firma Kuhnheim eine Cermagnesiumlegierung mit angeblich 12% Magnesium in den Handel gebracht worden, die auch große Funken gibt, sich aber an der Luft nicht so gut halten soll. Auch Silicium, Bor und Titan bilden mit Cer nach Angabe der betreffenden Patente „pyrophore" Legierungen.

Die gebräuchlichste Anwendung des Reibzünders ist das Taschenfeuerzeug. Durch einen Druck auf einen Knopf springt der Deckel auf; dabei dreht sich ein am Rande feilenartig eingekerbtes Rädchen und reißt von einem dagegen gedrückten Stückchen pyrophoren Metalles feine Spänchen ab, die mit glänzendem Lichte verbrennen und die

von einem mit Benzin getränkten Dochte ausgestoßenen Dämpfe entzünden.

Auch zum Anzünden von Gasflammen werden einfache Reibzünder in Zangenform zu billigem Preise im den Handel gebracht.

Beim Gebrauche nützt sich die funkengebende Legierung ab. Angeblich soll 1 g Auermetall für mehr als 5000 Zündungen ausreichen. Wegen dieser Abnutzung muß der Funker nachgestellt und leicht ausgewechselt werden können. Im ganzen werden nach Böhm jährlich etwa 4000 kg Ceritmetall zu diesem Zwecke verbraucht.

Worauf die Eigenschaft, große Funken zu geben, beruht, ist noch nicht ganz aufgeklärt. Die ursprüngliche Annahme von Auer, daß reine Ceritmetalle nicht „pyrophor" sind, d. h. keine zündenden Funken geben, trifft nicht zu; später hat Auer eine katalytische Wirkung von beigemengten Metalloxyden angenommen. Fattinger sieht den Vorzug des Auermetalles in seiner niedrigen Entzündungstemperatur. Vergleicht man pulverförmiges Metall von gleicher Korngröße, so entzünden sich reine Erdmetalle bei 280°, Auermetall I (mit 30% Eisen) bei 180 bis 220°, Auermetall IIa (oxydierte gefrittete Legierung mit 3% Eisen) bei 120 bis 144°.

Ohne Cer hat man bisher noch keine brauchbaren Reibzünder hergestellt. Eine von Krieger erfundene Eisenmanganlegierung funkt zwar gut, aber nur unter ganz bestimmten Umständen.

Literatur. ***F. Fattinger***, *Chemikerzeitung, Bd.* 33 *[1909], S. 1113 bis 1114, Bd.* 35 *[1911], S. 470.* — ***C. Richard Böhm***, *Chemikerzeitung, Bd.* 34, *1910, S. 361 bis 363.* — ***Derselbe***, *Journal f. Gasbeleuchtung und Wasserversorgung, Bd.* 54, *1911, S. 255 bis 256.* — ***Derselbe***, *Journal f. Gasbeleuchtung und Wasserversorgung, Bd.* 53, *1910, S. 270.*

4. **Elektrische Zündung.** Die Eigenschaft des elektrischen Stromes, einen eingeschalteten schlechten Leiter z. B. einen dünnen Platin- oder Eisendraht zum Glühen zu erhitzen, wird bei Sprengungen zum Entzünden der mit Sprengkapseln ausgerüsteten Patronen benutzt. Bei dem „Brückenglühzünder" zündet der in die Stromleitung eingeschaltete feine Platindraht beim Erglühen zunächst den ihn umgebenedn Zündsatz, dessen Zündstrahl die Sprengkapsel zur Detonation bringt. Trotz der Umständlichkeit dieser Zündung wird sie namentlich im Bergbau angewendet, weil sie ein vorzeitiges Losgehen des Sprengschusses verhütet, verhältnismäßig große Sicherheit gegen Schlagwetter bietet und gestattet, eine größere Anzahl von Schüssen gleichzeitig zu entzünden.

Die elektrische Zündung durch den Induktionsfunken wird vielfach bei Explosionsmotoren, vornehmlich bei Automobilen angewendet. Die auf dem gleichen Prinzip beruhenden kleinen Vorrichtungen zum Anzünden von Gasflammen oder von Benzinlämpchen, denen der nötige Strom durch kleine Akkumulatoren oder Trockenelemente geliefert wird, welche im Handgriff oder im Sockel verborgen sind, haben wegen ihrer Schwere und ihrer Kostspieligkeit weniger Anklang gefunden. Das gleiche gilt auch von der Gasfernzündung mit Induktionsfunken, die unter anderem durch die Multiplex-Gesellschaft ausgebildet worden ist.

Literatur. ***G. Drehschmidt***, *Journal für Gasbeleuchtung, Bd.* 41 *(1898), S. 337.* — ***H. Grix***, *Prometheus, Bd.* 22, *S. 353 ff.* — ***Schiefer***, *Zeitschr. d. Vereins Deutscher Ingenieure 1911, S. 736 bis 738.* — ***H. Brunswig***, *Explosivstoffe. Leipzig 1909, S. 114. Auch sonst finden sich in den Fachzeitschriften, besonders im Journal für Gasbeleuchtung und Wasserversorgung viele kleine und größere Mitteilungen über Zündvorrichtungen aller Art.*

K. Arndt.

Zwillinge.

In der Kristallographie symmetrische Verwachsung zweier gleicher Kristalle (vgl. den Artikel „Kristallformen").

In der Zoologie zwei aus einem Ei oder verschiedenen Eiern hervorgegangene, von der Mutter gleichzeitig geborene Nachkommen.

Zwittergestein.

Ein Granit des Erzgebirges, welcher von Spältchen aus mit Erzen, besonders Zinnstein, imprägniert worden ist.

Nachträge.

Mendel
Gregor.

Gregor Mendel wurde am 22. Juli 1822 zu Heinzendorf in Oesterreichisch-Schlesien geboren und starb am 6. Januar 1884 in Brünn. Er besuchte das Gymnasium zu Olmütz und trat nach dessen Absolvierung in das Augustiner-Stift St. Thomas zu Brünn ein. In den Jahren 1851 bis 1853 studierte er in Wien Naturwissenschaften. Als er dann nach Brünn ins Kloster zurückkehrte, wurde ihm 1854 die Lehrerstelle für Naturwissenschaft an der Oberrealschule übertragen. In ihr wirkte er, von Schülern und Kollegen gleich hoch geschätzt, bis zum Jahre 1868. Damals wurde er zum Abt und Prälaten seines Stiftes gewählt. In den durch das Religionsfondsgesetz 1871 angefachten Kulturkampf wurde auch Mendel hineingezogen. Er verfocht die Rechte seines Klosters mit größter Zähigkeit gegen die Regierung. Der Wissenschaft aber ging er dabei verloren.

Mendel beschäftigte sich seit 1858 mit botanischen Studien. Seine Versuche, durch die die Lehre von der Vererbung ihre wissenschaftliche Fundamentierung erhielt, hat er im Stiftsgarten seines Klosters ausgeführt. Sie wurden in der Absicht unternommen, Gesetze für die Gestaltung pflanzlicher Bastarde (Hybriden) aufzustellen, und hauptsächlich an Erbsen, Bohnen und Hieracien angestellt. Die Ergebnisse seiner äußerst mühevollen und zeitraubenden Kreuzungsversuche legte er in zwei Abhandlungen nieder, die beide in den Verhandlungen des Naturforschenden Vereins in Brünn erschienen. Sie führen die Titel „Versuche über Pflanzenhybriden“ (1865) und „Ueber einige aus künstlicher Befruchtung gewonnene Hieraciumbastarde“ (1869). Es sind im wesentlichen drei Gesetze, die Mendel aus seinen Befunden ableitete: 1. Die Prävalenzregel (Dominanz und Rezessivität der Merkmale); 2. Die Spaltungsregel (in den Keimzellen der Bastarde werden die elterlichen Anlagenpaare in ihre Komponenten zerlegt) und 3. Das Gesetz von der Selbständigkeit spaltender Merkmale. Diese von Mendel aufgefundenen Gesetzmäßigkeiten sind für die Ausgestaltung der Vererbungswissenschaft von grundlegender Bedeutung geworden. Die darauf aufgebauten Anschauungen von der Vererbung werden als „Mendelismus“ bezeichnet.

Neben der Botanik beschäftigte sich Mendel mit meteorologischen Problemen; er veröffentlichte in den Verhandlungen des Naturforschenden Vereins zu Brünn drei Abhandlungen, die hierauf Bezug haben: „Bemerkungen zu der graphisch-tabellarischen Uebersicht der meteorologischen Verhältnisse zu Brünn“ (1863); „Meteorologische Beobachtungen aus Mähren und Schlesien für die Jahre 1863 bis 1866“ und „Die Windhose am 13. Oktober 1870“.

Die Bedeutung der Arbeiten Mendels für die Vererbungswissenschaft blieb lange unerkannt; erst im Jahre 1900 stellten die drei Botaniker C. Correns, E. Tschermak und H. de Vries seine Verdienste in das rechte Licht.

Literatur. ***Gregor Mendel,*** *Versuche über Pflanzenhybriden. Herausgegeben von Erich Tschermak. Ostwalds Klassiker der exakten Wissenschaften Nr. 121. Leipzig 1901.* — ***Gregor Mendels*** *Briefe an Carl Nägeli 1866 bis 1873. Herausgegeben von C. Correns. Abhandlungen der Math.-Phys. Klasse der Köngl. Sächs. Gesellschaft der Wissenschaften Bd.* **29** *Nr. III. Leipzig 1905.*

E. Teichmann.

Quetelet
Lambert Adolphe Jacques.

Geboren am 22. Februar 1796 in Gent, gestorben am 17. Februar 1874 in Brüssel. Belgischer Gelehrter, der sich mit Mathematik, Meteorologie, Astronomie und Statistik beschäftigt hat. Seine Arbeiten über Statistik sind die bekanntesten. Von 1814 bis 1819 war er Professor der Mathematik am College royale zu Gent, siedelte darauf in gleicher Eigenschaft an das Athenaeum zu Brüssel über und wurde 1836 Professor der Astronomie und Geodäsie an der dortigen Militärschule. Seit 1828 war er Direktor der unter seiner Leitung erbauten Sternwarte. Er hat eine Reihe von astronomischen Arbeiten, zum Teil populärer Natur, verfaßt. Von seinen mathematischen Arbeiten seien genannt: Mémoire sur une formule générale, pour déterminer la surface d'un polygone, formé sur une sphere par des arcs de grands ou petits cercles disposés entre eux d'une manière quelconque. Mémoire sur quelques constructions graphiques des orbites planétaires. Mémoire sur différents sujets de géometrie à trois dimensions. Schließlich schrieb er einige Arbeiten über die Theorie der Katakaustiken. Als Meteorologe ist er bemerkenswert durch seine Abhandlungen: Sur le climat de la Belgique. Sur la physique de globe u. a. Von seinen statistischen Arbeiten seien genannt: Statistique internationale de Physique sociale. L'anthropométrie. In dem 1835 erschienenen Werk „Sur l'homme“ unternahm er den Versuch, eine der kosmischen verwandte soziale Physik zu begründen. Er war Mitglied der Brüsseler Akademie der Wissenschaften seit 1820 und von 1834 ab ihr ständiger Sekretär.

H. v. Sanden.

Neumayer

Georg von.

Geophysiker, Hydrograph und Meteorolog. Geboren am 26. VI. 1826 zu Kirchheimbolanden. Er studierte in München Naturwissenschaften, besonders bei Lamont. Nach beendetem Studium 1850 suchte er sich mit der astronomischen Nautik praktisch vertraut zu machen, und unternahm mehrere ausgedehnte Seereisen zuerst als Matrose, dann als Steuermann. 1856 nach Deutschland zurückgekehrt, gewann er die Unterstützung von König Maximilian II. von Bayern zur Gründung eines geophysikalischen Laboratoriums in Melbourne, vor allem gedacht als Basisstation für magnetische Messungen in höheren südlichen Breiten. 1857 ernannte ihn darauf die englische Kolonialregierung zum Direktor des Flagstaff Observatory in Melbourne. Unter seiner Leitung wurde ein Teil von Australien magnetisch aufgenommen. 1864 kehrte er nach Deutschland zurück, bearbeitete sein mitgebrachtes Beobachtungsmaterial und trat von 1865 an für die Aufnahme der Südpolarforschung und für die Gründung einer Zentralstelle für Hydrographie und maritime Meteorologie ein. 1872 wurde er in das hydrographische Bureau der Admiralität in Berlin berufen und 1873 zum Professor ernannt. Er leitete die wissenschaftlichen Vorbereitungen zur Forschungsreise S. M. S. „Gazelle", nahm Anteil an der Errichtung des Observatoriums zu Wilhelmshaven und an der Gründung der „Hydrographischen Mitteilungen", der späteren „Annalen der Hydrographie und maritimen Meteorologie". Bei der Gründung der Kaiserlichen Deutschen Seewarte in Hamburg 1875 wurde Neumayer zu ihrem Direktor ernannt. Er hat diese Stellung 27 Jahre inne gehabt und in dieser Zeit die neue Anstalt nach vielen Richtungen hin ausgebaut; so sind unter ihm zum erstenmal die großen Segelhandbücher und Atlanten der Ozeane herausgegeben worden. Daneben war er dauernd für die Südpolarforschung tätig. 1879 gelang es ihm den in der Arktis bereits erprobten Vorschlag internationale Beobachtungsstationen einzurichten auch auf die Antarktis auszudehnen und Deutschland einen Anteil daran zu sichern. Ebenso ist ihm die Wiederaufnahme der antarktischen Forschung im Jahre 1901 zum nicht geringem Teil zuzuschreiben. 16 Jahre hindurch war er Vorsitzender des Zentralausschusses des Deutschen Geographentages. Nachdem er Geheimer Admiralitätsrat geworden war, legte er 1903 sein Amt als Direktor der Seewarte nieder und starb am 25. V. 1909 in Neustadt a. d. H. Seine hauptsächlichsten Arbeiten sind: Discussion of the meteorological and magnetical observations made at the Flagstaff Observatory 2 Bände 1859 bis 1862; Results of the meteorological, magnetical and nautical observations made and collected at the Flagstaff Obersvatory 2 Bände 1858 bis 1864; Results of the magnetic survey of the colony of Victoria 1869; Auf zum Südpol 1901; Anleitung zu wissenschaftlichen Beobachtungen auf Reisen (in Verbindung mit Fachgelehrten) 2 Bände 3. Aufl. 1905; als Vorsitzender der deutschen Polarkommission gab er heraus: Die Beobachtungsergebnisse der deutschen Stationen 2 Bände 1886 und Die deutschen Expeditionen und ihre Ergebnisse 1890 bis 91; endlich bearbeitete er für Berghaus physikalischen Atlas, neue Auflage, den Atlas des Erdmagnetismus 1891.

Literatur. *26. Jahresbericht über die Tätigkeit der Deutschen Seewarte für das Jahr 1903. — Annalen der Hydrographie und maritimen Meteorologie 34. Jahrg. 1906. — Geographische Zeitschrift 15. Jahrg. 1909.*

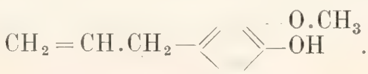
G. W. v. Zahn.

Berichtigungen.

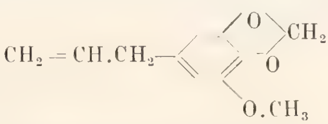
Auf Seite 74 des I. Bandes, Spalte 1, Zeile 10 und Zeile 12 von unten muß der linke Teil der Formeln heißen:

$$\begin{matrix} CH_3 \\ CH_3 \end{matrix}\!\!>\!CH— \quad \text{statt} \quad \begin{matrix} CH_3 \\ CH_3 \end{matrix}\!\!>\!C—$$

Auf Seite 74 des I. Bandes, Spalte 2, Zeile 12 von unten muß die Formel heißen:



Auf Seite 75 des I. Bandes, Spalte 1, Zeile 4 von unten muß die Formel heißen:



Auf Seite 178 des I. Bandes, Spalte 2, Zeile 3 von oben: Statt „S. P." lies „Fp."

Auf Seite 191 des I. Bandes, Spalte 1, Zeile 27 von oben: Statt „Dipolymerisation" lies „Depolymerisation".

Auf Seite 294 des I. Bandes, Spalte 1 Zeile 29 lies:

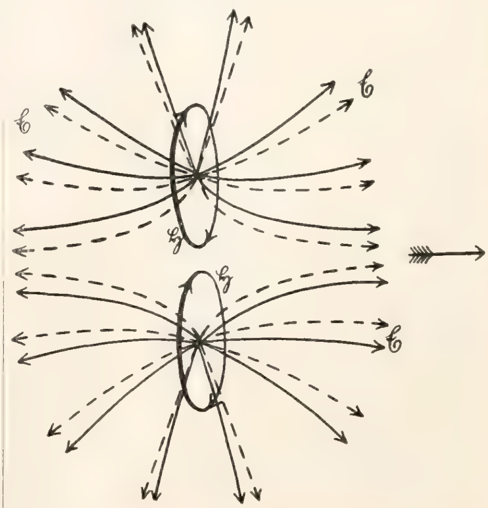
$$\begin{matrix} X \\ Y \end{matrix}\!\!>\!C = NOH \quad \text{statt} \quad \begin{matrix} X \\ Y \end{matrix}\!\!>\!C = HOH.$$

Auf Seite 405 des II. Bandes, Spalte 2, Zeile 18 von oben, schalte hinter „Drahtkorb" ein: „nach Art der Davyschen Sicherheitslampe".

Auf S. 438 des II. Bandes: In der Zusammenstellung der aristotelischen Elemente müssen „Feuer" und „Luft" miteinander vertauscht werden.

Auf S. 440 des II. Bandes, Spalte 1, Zeile 27 von oben ist hinter Wasserstoff „Wismut" einzuschalten.

Auf Seite 454 des III. Bandes ist die Figur 9 durch folgende zu ersetzen:



Der Text muß von der Mitte der Zeile 3 bis zum Schlusse des Absatzes lauten:

„Mit anderen Worten: es tritt zwischen den beiden bewegten Elektronen eine der Bewegungsgeschwindigkeit proportionale magnetische Anziehung auf. Um die der Parallelbewegung entsprechende Energieverschiebung sicherzustellen, müssen sich die beiden Elektronen wieder geeignet deformieren, etwa so, wie es in Figur 9 gestrichelt angedeutet ist. Die Figur 9 wird erhalten, indem man die Felder zweier Elektronen der Figur 7 zu einem resultierenden Felde zusammensetzt. Die Deformation bedeutet, daß sich die beiden bewegten Elektronen stärker abstoßen wie die ruhenden, und zwar um einen Betrag, der genau jene magnetische Anziehung aufhebt. So wird dem Relativitätsprinzipe Genüge geleistet, welches die Unabhängigkeit der Kraftwirkungen von der absoluten Bewegung der

Kraftzentra fordert. — Ein elektrischer Strom längs eines Leiters besteht in einer Verschiebung negativer Ladungen relativ zu den positiven Atomresten, mit denen zusammen sie die neutralen Atome bilden. Hier kompensieren sich also die elektrostatischen Kräfte und es bleiben insgesamt die magnetischen Kräfte übrig, deren Kraftlinien den Stromträger ringförmig umschlingen."

Auf Seite 90 des IV. Bandes in Tabelle 6 setze „0.10" statt „1.0" usw.

Auf Seite 287 des IV. Bandes, Spalte 1, Zeile 10 von unten ist vor „Mycelform" einzuschieben „einen".

Auf Seite 288 des IV. Bandes, Spalte 1, Zeile 16 von oben: Statt „Sauvagean" lies „Sauvageau".

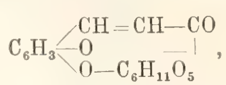
Auf Seite 288 des IV. Bandes, Spalte 2, Zeile 10 von unten: Statt „Mouhontia" lies „Marchantia".

Auf S. 289 des IV. Bandes, Spalte 1, Zeile 11 von oben: Statt „Goekl" lies „Goebel".

Auf Seite 289 des IV. Bandes, Spalte 1, Zeile 26ff. sind die Worte „Nach Wiesner" bis „sinkt" zu ersetzen durch „; genauere Bestimmungen der Lichtintensität bei Wiesner 1907".

Auf S. 100 des V. Bandes ist zu lesen:

11) **Kaffeegerbsäure** ist nach K. Gorter (Liebigs Annalen Bd 358, 359) keine einheitliche Substanz der Formel



sondern ein Gemisch von Chlorogensäure $C_{32}H_{38}O_{19}$, Coffalsäure $C_{34}H_{54}O_{15}$ und anderen noch nicht bekannten Stoffen. Chlorogensäure wird durch Alkali in je zwei Moleküle Kaffeesäure und Chinasäure gespalten.

Auf Seite 207 des V. Bandes, Spalte 2, Zeile 29 von unten: Statt „Haßkerl" lies „Haßkarl".

Auf S. 207 des V. Bandes, Spalte 2, Zeile 10 von unten: Statt „Paris" lies „Peru".

Auf Seite 327 Spalte 2 und Seite 328 Spalte 1 des V. Bandes ist stets statt „Humbold" zu lesen „Humboldt".

Auf Seite 538 des V. Bandes, Spalte 1, Zeile 6 von unten: Statt „Einzelfähigkeiten" lies „Einzelleitfähigkeiten".

Auf S. 704 des V. Bandes Zeile 15 von oben: Statt „Orthio" lies „Orthis".

Auf S. 157 des VI. Bandes Figur 15 und Figur 16: Statt „ak" lies „e"; statt „mk" lies „m". Ferner sind der Erklärung unter den Abbildungen die Worte anzufügen: „e Ectoderm; mp Medullarplatte; m Ursegment; lh Leibeshöhle; dh Darmhöhle; ik inneres Keimblatt (Entoderm); ih Anlage der Rückensaite (Chorda dorsalis). Bei * die Stelle der Ausstülpung."

Auf Seite 157 des VI. Bandes, Spalte 1, Zeile 17 von unten ist vor „Ursprung" einzuschieben „stammesgeschichtlicher".

Auf Seite 159 des VI. Bandes in der 3. Zeile der Figurenerklärung lies „Wkr" statt „Wkz".

Auf Seite 165 des VI. Bandes, Spalte 2, Zeile 7: Statt „Edelmetalle" lies „Erdalkalimetalle".

Auf Seite 168 des VI. Bandes, Spalte 1, Zeile 1 von unten ist hinter „Methan" einzuschalten „und Aethylen".

Auf Seite 170 des VI. Bandes, Spalte 1, Zeile 6: Statt „Anthrazenzol" lies „Anthrazenöl".

Auf Seite 240 des VI. Bandes, Zeile 43 ist statt Figur 65 und 66 zu setzen Figur 73 und 74.

Auf Seite 242 des VI. Bandes Figur 79 ist „Widerstand" und „Selbstinduktion" zu vertauschen.

Auf Seite 601 des VI. Bandes, rechte Spalte, Zeile 26 von oben lies: „Rotationsachse" statt „Rolationsachse".

Auf Seite 603 des VI. Bandes, linke Spalte, Zeile 9 von oben lies: „Achatlager" statt „Achatlage".

Auf Seite 604 des VI. Bandes, linke Spalte, Zeile 25 von oben lies: „S. M. S." statt „S. M.".

Auf Seite 606 des VI. Bandes, rechte Spalte, Zeile 7 von unten lies: „Breite u" statt „Breite μ".

Auf Seite 606 des VI. Bandes, rechte Spalte, Zeile 3 von unten lies:

$$X = \frac{1}{a}\frac{\partial V}{\partial u}; \quad Y = \frac{1}{\sin u}\int_0^u \frac{\partial X}{\partial l}\,du$$

statt $\partial\mu$; $\sin\mu$; $\int_0^\mu$; $d\mu$.

Auf Seite 607 des VI. Bandes, linke Spalte, Zeile 8 von oben lies:

$$\frac{1}{\sin^2 u}\frac{\partial^2 A_n}{\partial l^2} \quad \text{statt} \quad \frac{1}{\sin^2 u}\frac{\partial^2 A_n}{\partial t^2}$$

Auf Seite 607 des VI. Bandes, linke Spalte, Zeile 11 von oben lies:

$$+ g_{n,n} \cos nl \text{ statt } + g_n, n \cos nl$$

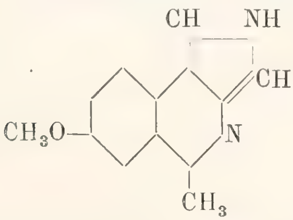
Auf Seite 625 des VI. Bandes, rechte Spalte, Zeile 3 von unten lies: „Station" statt „Rotation".

Auf S. 645 des VI. Bandes, Spalte 1, Zeile 3: Statt „$i_1 = 0$" lies „i_1 im Maximum".

Auf S. 655 des VII. Bandes 3d) Colchicin statt „Starkes Starrkrampfgift" lies „Starkes Darmgift, überhaupt eines der schwersten Gifte."

3f) Pilokarpin und 3h) Eserin bewirken Steigerung der Drüsensekretionen, Vermehrung des Speichels, der Tränen, des Schweißes.

Auf Seite 655 des VII. Bandes ist unter 3f) noch folgendes einzufügen: Harmin besitzt wahrscheinlich die Konstitution:

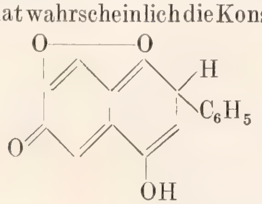


[Berichte der D. chem. Ges. 47, 100 (1914).]

Auf S. 656 des VII. Bandes ist zu lesen:

3l) Yohimbin ist der sehr giftige Methylester der ungiftigen Yohimboasäure.

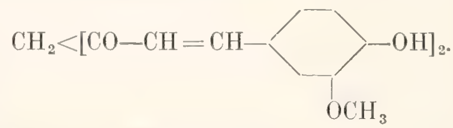
Auf Seite 657 des VII. Bandes ist unter 5c) noch folgendes einzufügen: Die so verschiedenfarbigen Anthocyane sind nach den Forschungen R. Willstätters mit einander aufs engste verwandt: es sind Glykoside von sog. Cyanidinen, welch letztere den Flavonen nahe stehen. Eines der einfachsten Cyanidine hat wahrscheinlich die Konstitution:



[Berichte der D. chem. Ges. 47, 2831 (1914.]

Auf S. 657 des VII. Bandes ist zu lesen:

5e) Curcumin besitzt sehr wahrscheinlich die Konstitution:



Auf S. 658 des VII. Bandes ist zu lesen:

6. Gallusgerbsäure. Die Gerbstoffe der Tanninklasse sind nach den Untersuchungen E. Fischers Polygalloylglukosen. Das Tannin aus chinesischen Zackengallen — der Hauptbestandteil der Handelstannine — scheint Penta-(digalloyl-)glukose zu sein [Ber. d. D. chem. Ges. Bd. 46 (1913).]

Auf Seite 1065 des VIII. Bandes, Zeile 47/48 muß es heißen: $K'^2 \ll 0$.

Auf Seite 1074 des VIII. Bandes, Zeile 33 von unten ist statt Figur 38 zu setzen Figur 37.

Auf Seite 1088 des VIII. Bandes muß Formel 67 heißen:

$$J_{\Re} R_2 = J'_{\Re}(R_2 + R_2')$$

Auf Seite VI (Inhalt) des IX. Bandes, Spalte 1, Zeile 1—3 von unten ist zu lesen:

Auf Seite 1008 des IX. Bandes ist am Ende des Abschnittes IV und der Tabellen als Verfasser zu setzen: „K. Schaum".

Sachregister.[1]

[1]) Die Umlaute sind getrennt und unter dem folgenden Konsonanten eingeordnet; es steht also z. B. „Aequator" bei „Aquarellfarben". — Sachlich begründete kleinere Abweichungen von der alphabetischen Anordnung sind leicht erkenntlich. — Wenn ein spezielles Stichwort vermißt wird, suche man den allgemeineren Begriff auf. — Die Artikel und größere zusammenhängende Darstellungen sind durch Fettdruck hervorgehoben.

Dr. St.

B.

C.

D.

F.

G.

H.

I. (J.)

K.

L.

M.

N.

O.

P.

Q.

R.

S.

T.

U.

V.

W.

X.

Y.

Z.

G. Pätz'sche Buchdruckerei Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S.